HAL
open science

Rôle de la mise à jour égocentrée dans la mémoire épisodique

Alice Gomez

To cite this version:

Alice Gomez. Rôle de la mise à jour égocentrée dans la mémoire épisodique. Psychologie. Université de Grenoble, 2011. Français. NNT : 2011GRENS012 . tel-00610837

HAL Id: tel-00610837

https://theses.hal.science/tel-00610837

Submitted on 25 Jul 2011

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.

UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Laboratoire de Psychologie & NeuroCognition – CNRS UMR 5105
Ecole Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et l'Environnement

THÈSE

Présentée par Alice GOMEZ

Pour obtenir le grade de

DOCTEURE DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : Sciences cognitives, Psychologie et Neurocognition

Arrêté ministériel : 7 août 2006

RÔLE DE LA MISE À JOUR ÉGOCENTRÉE DANS LA MÉMOIRE ÉPISODIQUE.

Sous la direction de Stéphane ROUSSET et co-direction de Monica BACIU

Thèse soutenue publiquement le 13 juillet 2011, devant le jury composé de :

Pr. Pascale PIOLINO	FRE, Université Paris Descartes	Rapporteur
Pr. Rémy VERSACE	Université Lumière Lyon 2	Rapporteur
Pr. Jean BLOUIN	CNRS, Université de Provence 3	Examinateur
Dr. Caroline HURON	INSERM, Unité de Neuroimagerie Cognitive	Examinateur
Pr. Olivier PASCALIS	CNRS, Université de Grenoble	Examinateur

Résumé

La mémoire épisodique lie différents éléments dans un contexte spatial et temporel particulier. Il a été proposé que lors de la récupération d'un épisode, la ré-instanciation d'une cohérence entre les éléments néocorticaux soit opérée grâce à une représentation spatiale allocentrée stockée au niveau de la structure hippocampique (i.e., codage de la position des objets entre eux, indépendamment de la position de l'individu, Burgess, Becker, King, & O'Keefe, 2001; Nadel & Moscovitch, 1998). Ce travail de thèse propose de traiter la mémoire épisodique et le sentiment de projection dans son passé (i.e., conscience autonoétique) comme une qualité attribuée à une dextérité relative dans le traitement spatial égocentré mis à jour (i.e., la position, orientation et le déplacement de son corps dans l'environnement). Le rôle des traitements spatiaux allocentrés et égocentrés mis à jour dans la mémoire épisodique a été évalué expérimentalement. Les résultats suggèrent l'existence d'un lien causal entre le traitement de la mise à jour égocentrée et les performances de mémoire épisodique. De plus, les études ont mis en évidence l'existence de spécificités cérébrales et comportementales de la mise à jour égocentrée confirmant l'adéquation de ce traitement au modèle théorique proposé. Par ailleurs, en référence à cette dissociation entre l'information égocentrée mis à jour et allocentrée, des études neuropsychologiques ont révélé la présence de déficits de la mise à jour égocentrée, et d'une préservation allocentrée dans l'amnésie bihippocampique qu'elle soit acquise ou *développementale*. Enfin, l'évaluation des conséquences cérébrales lors de la récupération épisodique d'un encodage maximisant le traitement égocentré mis à jour a permis de révéler une implication spécifique des structures temporo-pariétales. Ce travail de thèse a été organisé autour d'un modèle théorique original du fonctionnement de la mémoire épisodique proposant de nouvelles prédictions expérimentales. Les approches comportementale, neuropsychologique et en imagerie fonctionnelle soulèvent à leur tour de nouvelles pistes de recherche sur le lien entre conscience de son corps et mémoire épisodique.

Mots-clés : Mémoire épisodique, IRMf, Intégration de trajet, Allocentré, Amnésie bihippocampique, Conscience de soi.

Abstract

Episodic memory binds various elements in a specific spatial and temporal context. During retrieval, disparate neocortical elements can be re-associated into a coherent episode due to an allocentric spatial context maintained within the hippocampal formation (ie, coding for object-to-object relations, independently of the individual's position, Burgess, Becker, King, & O'Keefe, 2001, Nadel & Moscovitch, 1998). Phenomenological experience is characteristic of episodic memory. In this thesis, it is described as an individual's attribution to a fluency in processing egocentric-updating spatial information (i.e., the position, orientation and movement of one's body) during retrieval. The function of egocentric-updating and of allocentric spatial processing in episodic memory was assessed experimentally. Results demonstrate the presence of a causal link between egocentric-updating and episodic memory performance. Moreover, experiments showed cerebral and behavioral specificities of egocentric-updating spatial processing supporting its involvement in episodic memory. Additionally, in line with this distinction between allocentric and egocentric-updating spatial processing, neuropsychological experiments revealed deficits in egocentric-updating with a preservation of allocentric spatial processing in both acquired and developemental bi-hippocampal amnesia. Finally, the assessment of cerebral consequences of encoding an episode while maximizing egocentric-updating processes revealed a higher involvement of temporo-parietal regions during the subsequent episodic retrieval. This thesis work was structured over an original theoretical model on episodic memory functioning allowing new experimental predictions. Combining behavioral, neuropsychological and neuroimaging approaches raised in turn new questions concerning links between episodic memory and self-consciousness.

Keywords: Episodic memory, Functional MRI, Path integration, Allocentric, Bi-hippocampal amnesia, Self-consciousness.

Financements

Cette thèse a été financée par une allocation de recherche du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. Elle a été réalisée au sein du Laboratoire de Psychologie et de NeuroCognition (CNRS UMR 5105) et de l'Ecole Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et l'Environnement.

.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes deux directeurs de recherche sans qui ce travail n'aurait pas été possible. Stéphane Rousset pour m'avoir offert l'opportunité de travailler sur une problématique innovante dans un cadre méthodologique rigoureux. Merci pour votre très grande disponibilité et votre confiance en moi lorsque la mienne me faisait défaut. Monica Baciu pour sa rigueur et sa recherche de cohérence dans ce travail. Merci également pour votre disponibilité et votre gentillesse.

Je remercie les membres du jury, Pascale Piolino, Rémy Versace, Jean Blouin, Caroline Huron et Olivier Pascalis pour avoir accepté de lire et d'évaluer ce travail.

J'adresse mes remerciements à toutes les personnes qui ont collaboré avec nous lors de la réalisation des différentes études présentées dans cette thèse : Annick Charnallet, Olivier Moreaud, Jean-François Lebas, Cédric Pichat, Emilie Cousin, Eric Guinet, Mélanie Cerles, Camille Bonniot, Elise Antoine, Chrystele Mosca, Sophie Lemmonnier, Delphine Rigal et Yaelle Spirli. Merci également à l'ensemble des participants, en particulier à MR et DM, d'avoir accepté de prendre part à ces études.

Je remercie l'ensemble des membres du LPNC. Merci pour leur accueil et leur disponibilité durant ces années. Merci tout particulièrement à Françoise. Merci à Sylviane, Claire, Richard, Aurélie, Carole, Jean-Pierre B., Elsa, Marie-Line, Théophile O., Edouard, Karine, Julien, Christine, Alan, Sébastien, Christian etc.

Merci également aux doctorants ou jeunes chercheurs qui m'ont accompagné au cours de ces 4 années, je leur exprime toute mon amitié et ma reconnaissance pour leur aide au jour le jour. Merci à Anne sans qui ce travail de thèse n'aurait surement pas la même allure. Merci à Lucie, Marcela, Gaetan, Solène A., Benoit M., Muriel, MP, Jen B, Yanica, Nicolas M, Solène, Eve, Benjamin F., Clotilde L. Une note spéciale pour les cafés de 9H30, 10H30, 13H, 14H et 16H de Ben. Merci à Sébastien C. Merci à Marie pour sa bonne humeur et sa simplicité. Merci à Mathilde pour sa gentillesse démesurée et son écoute. Je remercie tout particulièrement Jen M. qui m'aura épaulée jusqu'au bout et Fleur pour m'avoir laisser croire qu'il était possible de s'occuper de pleins de bébés pendant sa thèse...

Merci à mes amis d'une autre vie, celle du sandwich pour les bons moments passés à vos cotés. Merci à Kamel pour nos discussions théologiques et scientifiques d'un niveau parfois ….limites. Merci à Flora toujours présente à nos cotés malgré tous tes désirs d'évasions. Merci à Mayo, Rominou, Lohan, Christophe, Armelle, Amadou, Sonia, Lisa, Sophie …

Merci à mes proches pour leur amour : Papy Z et Jacqueline, William et André, Agnès, Camille, Mathilde, Gil, Nico, Max. Merci à Evelyne. Merci à la famille Audoli qui est un peu la mienne à présent. Merci Alain et Sonia. Merci aux Ondel, Natacha, Julien, Paul, Elise et le ptit gars qui débarque bientôt. Merci au Kinzig, Vanina, David, Emma et Lyla.

A ma famille, merci pour votre amour inconditionel : à mon frère ainée, Jérémie, à sa chérie Flora et à ma petite nièce Lou. A mon petit frère chéri, Benjamin, loin des yeux mais près du cœur. A mes parents enfin sans qui je n'aurais pu construire l'ombre de ce travail : Merci papa, merci maman.

Je dédie ce travail à ceux qui partagent aujourd'hui ma vie. Mes deux petites filles, Elsa et Jane, qui ont su me rappeler tous les jours qu'il faut vivre et apprécier l'instant, qui m'ont réconforté dans la peine et appris mieux que personne à être persévérante pour ce(ux) que j'aime. A toi, Stéphane A. qui m'a épaulé (quoique j'en dise) dans chaque étape et qui continuera je l'espère à m'épauler encore longtemps.

.

Table des matières

RÉSUMÉ II

ABSTRACT III

FINANCEMENTS IV

REMERCIEMENTS V

TABLE DES MATIÈRES VI

ABRÉVIATIONS IX

PRÉAMBULE ..... - 1 -

REVUE DE LITTÉRATURE ET PERSPECTIVES THÉORIQUES. ..... - 4 -

CHAPITRE 1. LA MÉMOIRE ÉPISODIQUE. ..... - 5 -

Une mémoire contextuelle spatio-temporelle. - 8 -

La conscience autonoétique et la mémoire épisodique. - 29 -

La perspective d'acteur ou de spectateur. - 50 -

CHAPITRE 2. QUEL SUPPORT SPATIAL POUR LA MÉMOIRE ÉPISODIQUE ? ..... - 57 -

La représentation allocentrée est-elle la seule à pouvoir maintenir l'information spatiale en mémoire à long terme ? - 58 -

La carte cognitive hippocampique : un format purement allocentré ? - 72 -

La distinction classique allocentrée/égocentrée est-elle avant tout une distinction de format ou une distinction de source d'information utilisée ? - 83 -

CHAPITRE 3. MODÉLISATION DU LIEN ENTRE TRAITEMENT SPATIAL ET MÉMOIRE ÉPISODIQUE. ..... - 105 -

Modèle d'indexage hippocampique. - 105 -

Modèle d'indexage hippocampique et de cohérence spatiale. - 111 -

Vers une nouvelle conceptualisation de la mémoire épisodique et l'espace. - 124 -

Objectifs de la thèse. - 134 -

ETUDES EXPÉRIMENTALES. ..... - 137 -

Présentation générale. - 138 -

CHAPITRE 4. ETABLIR UN LIEN CAUSAL ENTRE LA MISE À JOUR ÉGOCENTRÉE ET LA MÉMOIRE ÉPISODIQUE. - 141 -

Etude 1

ABSTRACT - 141 -
INTRODUCTION - 142 -
MATERIALS AND METHODS - 143 -
RESULTS - 147 -
DISCUSSION - 148 -
ACKNOWLEDGMENTS - 149 -
REFERENCES - 149 -

CHAPITRE 5. SPÉCIFICITÉ DE LA MISE À JOUR ÉGOCENTRÉE. ..... - 151 -

Etude 2

ABSTRACT - 151 -
INTRODUCTION - 152 -
MATERIAL AND METHODS - 153 -
RESULTS - 158 -
DISCUSSION - 163 -
REFERENCES - 166 -
SUPPLEMENTARY MATERIAL - 170 -

Etude 3

ABSTRACT - 172 -
INTRODUCTION - 173 -
EXPERIMENT 1 - 174 -
EXPERIMENT 2 - 179 -
GENERAL DISCUSSION - 180 -
REFERENCES - 181 -

CHAPITRE 6. ARGUMENTS NEUROPSYCHOLOGIQUES D'UN LIEN FONCTIONNEL. ..... - 183 -

Etude 4

ABSTRACT - 183 -
INTRODUCTION - 184 -
MATERIALS AND METHODS - 186 -
EXPERIMENT 1 - 186 -
EXPERIMENT 2 - 190 -
RESULTS AND DISCUSSION - 191 -
GENERAL DISCUSSION - 192 -
ACKNOWLEDGMENTS - 196 -
REFERENCES - 196 -
SUPPLEMENTARY MATERIAL - 200 -

Etude 5

ABSTRACT - 201 -
INTRODUCTION - 202 -
MATERIALS AND METHODS - 204 -
GENERAL DISCUSSION - 213 -
ACKNOWLEDGMENTS - 214 -
REFERENCES - 215 -
SUPPLEMENTARY MATERIAL 218

CHAPITRE 7. CONSÉQUENCES CÉRÉBRALES EN RÉCUPÉRATION ÉPISODIQUE. ..... - 222 -

Etude 6

ABSTRACT - 222 -
INTRODUCTION - 223 -
MATERIAL AND METHODS - 224 -
RESULTS - 228 -
DISCUSSION - 233 -
ACKNOWLEDGMENTS - 237 -
REFERENCES - 237 -

DISCUSSION GÉNÉRALE. ..... - 243 -

CHAPITRE 8. DISCUSSION GÉNÉRALE, PERSPECTIVES ET CONCLUSIONS. 244

RÉFÉRENCES..... - 265 -

TABLE DES ILLUSTRATIONS..... - 293 -

Liste des tableaux - 293 -

Liste des figures - 296 -

Valorisation de la thèse - 306 -

Abréviations

GAPS	General Abstract Processing System
SPI	Serial Parallel Independent (sériel parallèle indépendant)
A	Allocentric
EU	Egocentric-updating
HERA	Hemispheric Encoding/Retrieval Asymmetry
DMN	Default Mode Network
PPC	Posterior Parietal Cortex
fMRI	Imagerie par Résonance magnétique fonctionelle
EEG	Electro-EncéphaloGramme
RKG	Remember-Know-Guess
R	Remember
K	Know
G	Guess
DRM	Deese, Roediger et McDermott (paradigme des faux-souvenirs)
MTT	Multiple Trace Theory
BBB	Burgess, Becker, Byrne
ANOVA	Analyse de variance (Analysis of Variance)
CPP	Cortex Pariétal Postérieur
SD	Déviation standard (Standard Deviation)
SE	Erreur Standard (Standard Error)
F	Indice statistique suivant la loi de Fisher
M	Moyenne
MSE	Carré moyen de l'erreur (Mean Square Error)
r	Coefficient de corrélation

Préambule

Figure 1 : Illustration d'Alice au Pays des Merveilles

« Living backwards ! Alice repeated in great astonishment.
I never heard of such a thing!
-but there's one great advantage in it, that one's memory works both ways.
I'm not sure mine only works one way, Alice remarked.
I can't remember things before they happen.
It's a poor sort of memory that only works backwards, the Queen remarked."
Alice au pays des Merveilles et le miroir magique, (Carroll, 2003, p.185)

A quoi ressemblerait le monde si nous pouvions nous souvenir d'événements à venir ? Serions-nous fou ? En neuropsychologie, certains patients présentent des confusions de la pensée qui les amènent à ne pas pouvoir discerner le souvenir d'un événement qui leur est arrivé, d'un scénario imaginaire construit par leur esprit. Les

confabulations deviennent mémoire. C'est à cette mémoire bien particulière que la reine dans Alice au pays des Merveilles fait référence lorsqu'elle dit à Alice : « C'est une bien pauvre mémoire qui n'est tournée que vers le passé ! ». Bien au contraire, cette limite apparente de la mémoire pourrait permettre à l'individu de construire son identité et sa conscience. En effet, à quoi ressemblerait une réalité construite sans limite ni dans le temps ni dans l'espace, comme chez ces patients souffrant de confabulations ? Chacun d'entre nous peut imaginer d'autres lieux et d'autres temps à sa guise, mais jamais ces récits, ces scénarios mentaux ne peuvent et ne doivent entretenir cette subjectivité et ce sentiment de véracité propre au souvenir. Dans cette thèse, nous allons précisément nous interroger sur ce qui nous amène à distinguer ce qui relève de la projection imaginaire et ce qui relève d'un souvenir réel.

En psychologie cognitive, le souvenir renvoie au concept de mémoire épisodique. Dans notre revue de littérature, nous allons donc nous attacher à présenter le fonctionnement de cette forme de mémoire (Chapitre 1). Nous définirons ensuite le lien entre le traitement de l'espace et la mémoire (Chapitre 2). Nous montrerons que la mémoire épisodique ne peut s'inscrire que dans un espace particulier : celui de l'individu en mouvement. Notre proposition s'appuie sur les modèles théoriques traditionnels. Ils supposent que la mémorisation des traitements spatiaux permettrait lors de la récupération d'un souvenir de reconstruire une cohérence entre différents éléments non-spatiaux. Les traces de ces différents éléments seraient conservées sur des zones néocorticales dispersées. Cependant, notre modèle s'y oppose car ceux-ci postulent que cette cohérence spatiale serait à attribuer à une représentation spatiale allocentrée.

Notre proposition s'inscrit dans les modèles de la mémoire comme attribution. Nous proposerons que l'épisodicité d'un souvenir repose sur l'attribution par l'individu du sentiment de ce souvenir à une fluence relative dans les processus de recréation d'une perspective d'imagerie visuelle particulière. Cette fluence relative serait engendrée par une mémorisation, au moment de l'encodage d'un événement, des processus de traitement de l'information spatiale égocentrée mis à jour (Chapitre 3). L'objectif de la thèse sera de comparer le rôle du traitement de l'espace de l'individu en mouvement (i.e., égocentré mis

à jour) au traitement de l'espace indépendant de l'individu (i.e., allocentré) pour le fonctionnement de la mémoire épisodique.

La section expérimentale contient quatre chapitres présentant les six études réalisées afin de répondre à cette question théorique. Chaque chapitre s'intéresse à un axe particulier de la compréhension de notre problématique: le chapitre 4 cherche à établir un lien causal entre ces deux fonctions, le chapitre 5 spécifie les caractéristiques de la mise à jour égocentrée qui la rendrait apte à sous-tendre la mémoire épisodique, le chapitre 6 apporte une évaluation de la mémoire épisodique lorsqu'elle est défaillante et de son lien à l'espace, enfin, le chapitre 7 recherche les conséquences cérébrales du traitement égocentré mis à jour lors d'une récupération épisodique.

La dernière section permet de discuter chacune de ces approches en lien avec les propositions théoriques présentées en introduction mais également d'évaluer les limites et perspectives ouvertes par cette recherche.

Revue de littérature et perspectives théoriques.

Chapitre 1.
La mémoire épisodique.

« Ma mère envoya chercher un de ces gâteaux courts et dodus appelés Petites Madeleines qui semblent avoir été moulés dans la valve rainurée d'une coquille de Saint-Jacques. Et bientôt, machinalement, accablé par la morne journée et la perspective d'un triste lendemain, je portai à mes lèvres une cuillerée du thé où j'avais laissé s'amollir un morceau de madeleine. Mais à l'instant même où la gorgée mêlée des miettes du gâteau toucha mon palais, je tressaillis, attentif à ce qui se passait d'extraordinaire en moi. Un plaisir délicieux m'avait envahi. [...] Et tout d'un coup, le souvenir m'est apparu. Ce goût, c'était celui du petit morceau de madeleine que le dimanche matin à Combray [...] ma tante Léonie m'offrait après l'avoir trempé dans son infusion de thé ou de tilleul […] Quand d'un passé ancien rien ne subsiste, après la mort des êtres, après la destruction des choses, seules, plus frêles mais plus vivaces, plus immatérielles, plus persistantes, plus fidèles, l'odeur et la saveur restent encore longtemps, comme des âmes, à se rappeler, à attendre, à espérer, sur la ruine de tout le reste, à porter sans fléchir, sous leur gouttelette presque impalpable, l'édifice immense du souvenir."

Marcel Proust dans Du côté de chez Swann (Proust & van Dongen, 1947) »

La mémoire épisodique correspond à une forme de mémoire spécifique et distincte de nombreuses autres formes de mémoire. L'existence (postulée) de différentes formes de mémoire (ou systèmes de mémoire) constitue une rupture importante avec la pensée traditionnelle, ou même le sens commun, qui considèrent la mémoire comme une fonction unitaire. La première brèche au sein de cette fonction unitaire provient de la révélation qu'il pourrait y avoir des lois et principes différents gouvernant la mémoire « primaire » dite à « court terme » et la mémoire « à long terme » (Atkinson & Shiffrin, 1968). La seconde attaque de cette fonction unitaire prit la forme d'une division de la mémoire à long terme en mémoire épisodique et mémoire sémantique (Tulving, 1972). Tulving propose même que chacune des fonctions soit assurée par un système mnésique différent (Voir encart 1, ci-dessous). La mémoire épisodique peut être définie comme la mémoire d'événements personnellement vécus, le souvenir de ce qui a eu lieu, son contenu, « What », son contexte spatial, « Where » et son contexte temporel, « When ». Elle est généralement conceptualisée comme distincte de la mémoire sémantique, qui est une mémoire des faits généraux sur le monde. En effet, la récupération épisodique est personnelle, émotionnelle, peuplée d'acteurs et de lieux spécifiques, emplie de détails, et

souvent porteuse de sens sur nous et notre vie. Au contraire la récupération sémantique traite de connaissances factuelles. Les premières distinctions entre ces deux systèmes de mémoire se sont tout d'abord focalisées sur le type d'informations traitées (Tulving, 1983), par les deux systèmes : des événements au contexte spatio-temporel unique pour la mémoire épisodique, des faits et concepts pour la mémoire sémantique. Au fil du temps, l'idée de la mémoire épisodique a survécu, grandi, changé et maturé pour se situer aujourd'hui au cœur d'intenses débats scientifiques (Tulving, 2001). L'apport majeur de Tulving avec le système de mémoire épisodique, a été d'attirer l'attention des chercheurs sur l'importance de l'expérience consciente de récupération d'un souvenir. Cette expérience phénoménologique du souvenir correspond au fait de se rappeler, de revivre un événement, d'être mentalement présent dans le contexte spatio-temporel de l'expérience originale (Tulving, 2002, 2005). Cet état de conscience dit autonoétique peut-être défini comme l'intersection entre des processus de conscience de soi et la capacité à voyager mentalement. Il est fonctionnellement relié à l'imagerie visuelle et à la perspective d'*acteur*. En amont de cette caractéristique phénoménologique, que contient la mémoire épisodique ? Si elle est conceptualisée comme un système stockant des traces associées à leur contexte spatio-temporel, quel type de fonctionnement peut permettre à l'individu de conserver, puis de récupérer le contexte spatio-temporel dans lequel chaque événement a eu lieu ?

Encart 1 : Qu'est-ce qu'un système de mémoire?

Un système de mémoire est un concept théorique complexe et controversé. Il est donc défini de manière plus ou moins large selon les auteurs. Il peut être conçu comme un ensemble particulier de règles opératoires, de types d'informations traitées, de mécanismes cérébraux ou plus largement comme un ensemble de processus corrélés (Tulving, 1985, p. 386). Avec Tulving (1984), nous définirons l'existence de multiples systèmes comme soumis à l'existence de différences : 1) au niveau des fonctions cognitives et comportementales, 2) sur le type d'informations et de connaissances que chaque système traite, 3) entre les lois et principes selon lesquels chaque système opère, 4) sur le substrat neurologique qui les sous-tend (structures et mécanismes neuronaux), 5) dans leur ordre d'apparition lors des développements phylogénétiques et ontogénétiques, 6) dans le format de représentation de l'information.

Il est important de noter qu'un système de mémoire n'est pas : 1) *une Forme de mémoire* telle la mémoire verbale ou olfactive par exemple, mémoire qui permet la description de faits empiriques : aucun critère n'est nécessaire pour nommer une nouvelle forme de mémoire ; 2) *un Processus mnésique* qui renvoie à une opération précise menée dans le but de parvenir à une performance mnésique, telle que l'encodage, l'auto-répétition, l'activation, la récupération. Les processus sont des constituants des systèmes de mémoire. Chaque processus peut exister dans divers systèmes mnésiques et chaque système contient plusieurs processus ; 3) *une tâche mnésique* qui semble renvoyer directement au système qu'elle se propose d'explorer (e.g., le rappel libre et la mémoire épisodique), et qui pourtant, devrait être davantage considérée comme une sonde, un prélèvement partiel visant à déterminer la nature et le fonctionnement de la mémoire. En effet, il est fort probable que dans la plupart des cas, la performance à une tâche particulière reflète la contribution de plusieurs systèmes. Par exemple, l'analyse de scores de reconnaissance montre classiquement que des processus de *recollection*, propres à la mémoire épisodique, sont impliqués, tout comme des processus de familiarité (Yonelinas, 2002).

Une mémoire contextuelle spatio-temporelle.

Tulving dissocie donc le système « sémantique » (Collins & Quillian, 1972) du système « épisodique » qu'il conçoit comme une mémoire associant différents éléments et spécifiques d'un événement particulier. Des caractéristiques d'encodage et de récupération propres à cette mémoire (i.e., distincte des processus sémantiques) sont proposées pour rendre compte de sa nature associative et contextuelle.

1. Encodage et Récupération de l'épisode : le modèle *General Abstract Processing System* (GAPS).

Le modèle *General Abstract Processing System* (GAPS) de Tulving (1983) décrit les mécanismes fonctionnels d'encodage et de récupération en mémoire épisodique (Figure 2). Le processus d'encodage y est décrit comme une conversion d'un événement ou épisode en un engramme ou une trace mnésique. Cette trace serait une représentation associant[1] des collections d'éléments plus primitifs. Nous reviendrons par la suite sur le format de ces éléments. L'originalité de cette proposition réside dans la supposition que chaque événement peut-être encodé de manière spécifique en une trace spécifique. Le processus de récupération suivrait un principe de combinaison entre la trace épisodique et les indices de récupération : le principe « d'ecphorie synergétique ». Ce processus de combinaison est singulier puisqu'il propose que le souvenir épisodique ne résulte pas directement de la seule trace mnésique mais d'une combinaison entre la trace et les indices de récupération.

[1] Nous distinguerons le terme « associer » qui fait référence au phénomène de « binding », et le terme « unifier » qui fait référence au terme anglais « unitization » et renvoie davantage aux processus de familiarité.

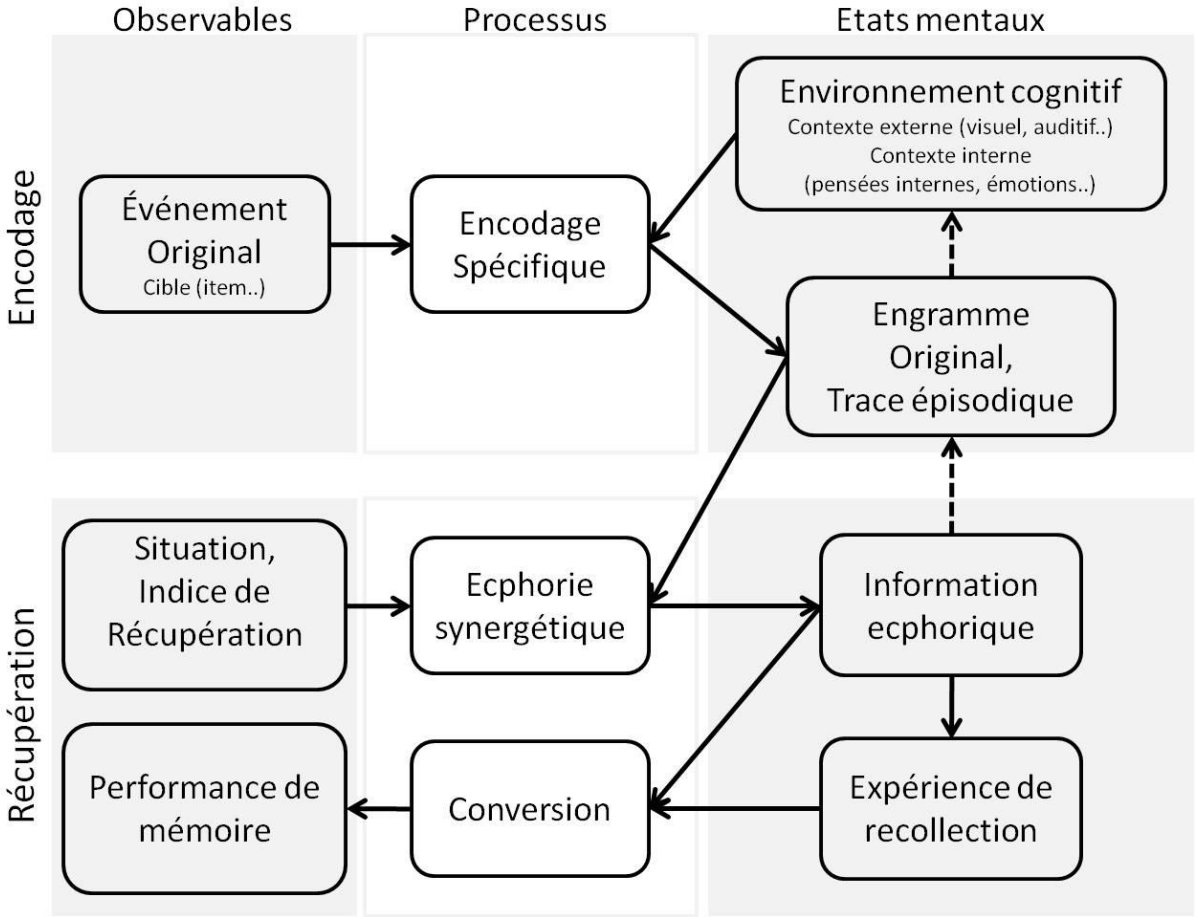


Figure 2 : D'après le modèle GAPS de Tulving (1983). GAPS décrit le fonctionnement épisodique en terme de composants et de structures de l'acte de remémoration. Au sein du modèle sont distingués : les observables (sur la gauche), les processus, divisés notamment en termes d'encodage et de récupération (au milieu) et les états mentaux (sur la droite). Les flèches indiquent les relations d'influence, d'effet ou de création. L'encodage (partie supérieure) débute avec la perception de l'événement original et se termine par la création d'une trace épisodique ou engramme original. La récupération débute par la perception d'un indice de récupération ou d'une situation et se termine par une expérience de recollection et/ou une conversion en performance de mémoire.

2. Mémoire du contexte épisodique et mémoire de la source.

L'unité de base de la mémoire épisodique, l'événement ou l'épisode, la rend fondamentalement contextualisée et associative. Chaque événement se décompose en sous-éléments. La perception d'un événement, de même que le souvenir épisodique de cet événement, sont éminemment multimodaux. Différentes informations et sources d'information pourraient être intégrées dans l'épisode : des détails perceptifs et sensoriels multimodaux (e.g., la couleur, le goût, la taille), des informations émotionnelles, des pensées (e.g., imagination, inférences), des activités cognitives (e.g., effectuer une opération de calcul mental…), des informations sémantiques (e.g., la catégorie d'appartenance d'un objet, les liens sémantiques entre items…), des détails spatiaux (e.g., à droite ou à gauche de l'écran…), des détails temporels (e.g., l'heure de la journée, la saison). Rien a priori n'indique que les éléments seront labellisés comme contextuels ou centraux. Néanmoins, on attribue fréquemment le caractère contextuel aux conditions de présentation spatiale et temporelle d'une cible ou d'un objet central.

2.1. Evaluer l'association de manière explicite : les tâches de source-monitoring.

Un grand nombre de tâches de mémoire dites de *recherche de la source d'une information* ou *source monitoring* évaluent explicitement cette association entre le contexte de présentation et la cible. Dans ces tâches, le participant doit sélectionner parmi les traces en mémoire celles associées à une caractéristique particulière, dénommée source de l'information. Par exemple, on peut demander à des participants d'apprendre une liste de mots prononcés soit par une voix féminine, soit par une voix masculine, puis leur demander de dénommer explicitement la source de l'information en répondant par exemple à la question : est-ce que ce mot était prononcé par un homme ou une femme ? En laboratoire, la source est souvent définie par un lien asymétrique avec le nombre d'items qui lui sont assignés (plusieurs mots prononcés par une voix féminine). Les instructions ou la tâche orientent souvent les participants vers l'item dit de contenu (Chalfonte & Johnson, 1996). Cependant ce rapport contenu-contexte peut être inversé par les buts personnels ou la tâche elle-même (Glisky & Kong, 2008).

Cette procédure permet d'évaluer les processus d'association (le liage organisationnel) entre les différentes caractéristiques dans la représentation d'expériences subjectives passées. Ces tâches sont en effet corrélées à l'évaluation de la mémoire épisodique (Henkel, Johnson, & De Leonardis, 1998; Mather, Johnson, & De Leonardis, 1999). En effet, la source et les items sont nécessairement liés ou associés par le biais d'une cooccurrence temporelle ou spatiale physique ou cognitive (Chalfonte & Johnson, 1996; Johnson, Hashtroudi, & Lindsay, 1993; Naveh-Benjamin, 2000).

L'avantage d'évaluer des associations objectives comme dans la procédure de rappel de source est la possibilité de vérifier le contenu mnémonique. Toutefois, cette technique oriente le participant vers la récupération d'une association particulière du souvenir (par exemple, la tâche associée à l'apprentissage de l'item). Ainsi, lorsque pour certains items les participants ne sont pas capable de récupérer correctement le critère d'association fixé, cet échec peut-être interprété comme une absence d'association de détails alors qu'en réalité d'autres associations, non-testées pourraient être accessibles.

2.2. Implication de l'hippocampe dans les processus associatifs.

De nombreux articles empiriques et théoriques suggèrent que l'hippocampe serait impliqué dans les processus associatifs et notamment dans les processus de liage entre l'item et le contexte (Cohen & Eichenbaum, 1994 ; Marr, 1971; McClelland, McNaughton, & O'Reilly, 1995; Morris, 2006; O Reilly & Rudy, 2001; Rolls & Kesner, 2006). Parmi les preuves empiriques du rôle de la structure hippocampique, les procédures de recherche de la source ont une place importante.

Au niveau comportemental, chez les patients amnésiques suite à des lésions hippocampiques, cette procédure a permis d'observer des déficits dans la mémorisation des associations. Ces patients amnésiques présentent en effet des déficits plus importants dans les tâches de mémorisation de la source d'un item que de l'item proprement dit (Baddeley, Vargha-Khadem, & Mishkin, 2001; Holdstock, Mayes, Gong, Roberts, & Kapur, 2005). Par exemple, Holdstock, Mayes, Gong, Roberts, et Kapur (2005) ont étudié les compétences mnésique du patient B.E qui souffre d'amnésie suite à une lésion du lobe temporal, restreinte aux hippocampes. Ce patient est ainsi parfaitement préservé dans des

tâches de reconnaissance mais déficitaire dans la reconnaissance de la position associée à un objet sur une table ou de l'ordre dans lequel cet objet avait été présenté parmi d'autres objets.

En imagerie cérébrale, les tâches de *source-monitoring* ont joué un rôle crucial dans la détermination du substrat cérébral impliqué dans les processus associatifs contextuels. Ce paradigme présente l'avantage de permettre l'enregistrement de l'activité cérébrale durant l'encodage et, a posteriori, de comparer les performances de mémoire pour des mots reconnus par rapport à des mots oubliés. Il permet également de dissocier l'activité durant l'encodage de mots où seul l'item est reconnu (i.e., mémoire de l'item) et des mots pour lesquels la source est également retrouvée (i.e., mémoire de l'association). Ranganath et al. (2004) ont proposé une tâche d'encodage dans un contexte de jugement de taille ou de catégorisation vivant/non-vivant. Les auteurs ont observé une corrélation entre l'activité du cortex périrhinal durant l'encodage et les scores de familiarité de l'item mesurés durant la reconnaissance. Par ailleurs, ils ont observé une corrélation entre l'activité hippocampique et les performances aux tâches d'association de la source portant sur le contexte (i.e., la tâche réalisée durant l'encodage). Ainsi, les auteurs ont pu dissocier la contribution de l'hippocampe dans des processus associatifs, de celle du cortex périrhinal dans des processus de familiarité pure, durant l'encodage de mots. D'autres auteurs ont étudié la mémoire de l'association d'un nom à un visage pendant l'encodage mais également la récupération (Kirwan & Stark, 2004). Ils ont montré que l'hippocampe serait impliqué dans des processus associatifs durant l'encodage et la récupération tandis que le cortex périrhinal serait impliqué uniquement dans des effets d'items (tels que la détection de nouveauté) durant l'encodage (Kirwan & Stark, 2004).

En électroencéphalographie, Wilding Doyle, et Rugg (1995) ont présenté des items dans différentes modalités (auditive et visuelle) et ont examiné si les potentiels évoqués associés aux items correctement identifiés différaient de ceux dont la source était également correctement identifiée. Pour l'ensemble des items correctement reconnus mais dont la source n'était pas récupérée, un pic d'onde positive était présent autour de 300-400ms et durait approximativement 500ms (Rugg & Allan, 2000). Cette onde positive serait caractéristique de l'effet ancien-nouveau. Cette réponse bien que davantage

prononcée pour les items dont la source était également identifiée, survenait de manière plus tardive (800-1300ms) que pour les items dont la source n'était pas reconnue. Une étude similaire (Wilding & Rugg, 1996) a permis d'indiquer que l'onde précoce semblait provenir des régions pariétales (plus latéralisées à gauche) tandis que l'onde plus tardive semblait davantage impliquer les régions frontales droites. L'observation de cette composante frontale dans la recherche de source en mémoire pourrait être liée à l'utilisation de stratégies de recherche en mémoire afin de récupérer l'information contextuelle (Moscovitch, 1994).

Ces résultats appuient l'idée que l'hippocampe est impliqué dans des processus associatifs liant les caractéristiques primitives en un souvenir épisodique complexe durant l'encodage et la récupération dans des tâches où la recherche de l'association est explicite. La mémoire épisodique est cependant impliquée de manière implicite dans ces processus d'association. Pourtant, le paradigme d'attribution de la source ne permet pas l'étude d'associations implicites.

2.3. Une association implicite et automatique : *l'effet de contexte.*

L'impact du contexte sur la récupération épisodique peut être mis en évidence au niveau comportemental par une mesure de la diminution des performances liée au changement de contexte (DCC), ce que l'on nomme couramment *l'effet de contexte*. Cette procédure qui manipule l'interaction entre le contexte d'apprentissage d'un item (A ou B) et son contexte de récupération (A' ou B') a été développée pour la première fois par Tulving et Osler (1968) puis par Thomson et Tulving (1970). Il est classiquement observé que les performances de récupération sont meilleures lorsque le contexte d'encodage et de récupération sont proches et partagent un grand nombre de caractéristiques, par rapport à des contextes éloignés ou modifiés (Godden & Baddeley, 1975; Smith & Vela, 2001). L'effet de contexte fut un argument majeur pour le modèle GAPS et l'affirmation de l'existence d'un encodage spécifique d'un contenu dans un environnement cognitif particulier ou dans un contexte spécifique. Les études princeps qui manipulaient des contextes très larges (e.g., dans l'eau ou sous terre), ont par la suite été répliquées dans des contextes plus locaux (e.g., couleur du contour) pour l'apprentissage de mots, d'objets, de

visages (Hayes, Baena, Truong, & Cabeza, 2010; Hayes, Nadel, & Ryan, 2007; Murnane & Phelps, 1994). On constate que plus les scènes contextuelles sont complexes et riches, plus l'effet sur les performances est important (Hayes et al., 2007; Murnane, Phelps, & Malmberg, 1999).

Dans une série d'expériences, Hayes, Nadel, et Ryan (2007) ont montré que l'effet d'association entre l'objet et le contexte serait relativement automatique. En effet, ils ont observé que cet effet de contexte n'était pas affecté par l'intention de ne mémoriser que l'objet ou par l'âge des participants, deux critères favorisant l'automaticité d'un processus de mémoire selon Hasher et Zacks (1979). En utilisant le même paradigme en imagerie, Hayes, et al. (2010) ont découvert une implication de l'hippocampe dans les processus automatiques d'association et du cortex parahippocampique droit dans une forme de ré-instanciation du contexte perceptif d'encodage. En effet, l'activité, durant l'encodage, pour les items correctement récupérés, était plus importante dans les hippocampes lorsque les stimuli présentés étaient associés à un contexte que lorsque le contexte était minimal. Ce résultat est en adéquation avec l'hypothèse que l'hippocampe est impliqué dans des processus automatiques de liage des items en mémoire. Par ailleurs, l'activité dans le cortex parahippocampique droit observée durant l'encodage, pendant le traitement perceptif des scènes, était de nouveau observée durant la reconnaissance correcte des items lorsque ceux-ci avaient été appris en contexte et non hors contexte. Pourtant, la phase de reconnaissance ne consistait qu'en la reconnaissance des items hors contexte. Ce résultat semble donc indiquer que le contexte d'encodage serait réactivé de manière spontanée durant la récupération, sans consigne ou volonté de le faire.

Enfin, en utilisant une approche d'imagerie de traitement du signal (analyse multi-voxel de pattern, Multi-Voxel Pattern Analysis, MVPA), Polyn et al. (2005) ont apporté des arguments au niveau cérébral appuyant l'hypothèse selon laquelle le contexte d'encodage pourrait être ré-instancié lors de la récupération. Ainsi, si l'état cognitif du participant au moment de la récupération correspond aux propriétés générales de l'état cognitif au moment de l'encodage, alors les participants devraient pouvoir rappeler davantage de détails spécifiques, comme cela est proposé dans le modèle GAPS. Dans cette étude, il était tout d'abord demandé aux participants d'encoder trois types de

stimuli : des visages, des lieux et des objets. En parallèle, un algorithme de classification de pattern ou classifieur était entraîné à catégoriser à partir de l'activité cérébrale du participant en fonction de la perception de visages, lieux ou objets. Puis, les participants devaient rappeler à leur guise les noms des visages célèbres, des lieux et des objets. Dans cette phase, l'algorithme n'était plus modifié par les patterns d'activation cérébrale. Au contraire, il devait catégoriser selon le même algorithme que dans la première phase le pattern d'activité cérébrale provoqué par chaque item. D'après l'hypothèse de ré-instanciation contextuelle, les états cérébraux durant la récupération devraient être alignés avec ceux associés à l'encodage de chaque type de stimuli. C'est la correspondance entre l'état cognitif d'encodage et de récupération qui devrait permettre le rappel des items spécifiques de chaque catégorie. En effet, la ré-instanciation permettant le rappel spécifique d'un item devrait avoir lieu après la ré-instanciation catégorie-spécifique. La méthode MVPA présente l'avantage de ne pas demander explicitement aux participants de ré-instancier le context ; les états cognitifs du participant peuvent être laissés libres, et le degré de ré-instanciation du contexte peut-être évalué a posteriori au niveau cérébral. Les résultats indiquent que l'activité cérébrale pendant la tâche de rappel des items était effectivement très largement corrélée à l'activité supposée par le classifieur pour chaque catégorie à partir de l'activité d'encodage. De plus, cette ré-instanciation de l'activité avait lieu quelques secondes avant le rappel verbal. Ce résultat est en accord avec l'hypothèse de ré-instanciation contextuelle au moment de la récupération d'un épisode et aussi avec le processus d'ecphorie synergétique.

3. Un contexte spatial et temporel.

La toute première définition de la mémoire épisodique attribue un rôle fondamental au contexte spatial et temporel :

"*Système de traitement de l'information qui a) reçoit et stocke des informations sur des épisodes ou événements datés temporellement et à propos des relations temporo-spatiales entre ces événements, b) en retient des aspects variés, et c) peut transmettre des informations spécifiques et conservées à d'autres systèmes, incluant les systèmes permettant de les transformer en comportement ou conscience.* » [p. 385, Tulving, 1972].

On ne peut s'extraire ni du temps, ni de l'espace et, par conséquent, toute occurrence ou événement serait implicitement mais automatiquement encodé dans un contexte temporel et spatial.

Le contexte temporel permettrait de représenter la durée d'une stimulation sensorielle, perceptive ou motrice ou l'ordre de présentation pour les stimuli non contigus. Il permettrait ainsi de définir le déroulement temporel : les représentations passées, présentes ou futures. Le contenu temporel servirait donc non seulement à fournir un ordre de grandeur temporel, à déterminer une séquence, mais également à donner une direction et établir une continuité entre des stimuli qui peuvent être séparés par un interval de temps (e.g., Staresina & Davachi, 2009). Le contexte temporel permettrait également de véhiculer des informations portant sur la durée d'un interval (e.g., le paradigme du temps restant, Cordes, King, & Gallistel, 2007).

Le contexte spatial impliquerait la représentation d'une information de localisation, de distance, de direction, de relation entre les stimuli. Les attributs spatiaux feraient tout particulièrement référence à une combinaison de tous les indices sensori-perceptivo-moteurs disponibles que nous développerons dans le Chapitre 2.

Il a été proposé que la structure hippocampique joue un rôle particulier, notamment dans l'association entre composantes temporelles et spatiales. Il semblerait que l'hippocampe soit particulièrement impliqué dans les processus d'association contextuelle de type spatial. En effet, de très nombreuses études comportementales révèlent des déficits d'association entre un objet et son contexte spatial (i.e., localisation spatiale) suite à des lésions de l'hippocampe, chez des patients amnésiques (Hannula, Tranel, & Cohen, 2006; Holdstock et al., 2005; Olson, Page, Moore, Chatterjee, & Verfaellie, 2006).

En imagerie fonctionnelle, Staresina et Davachi (2009) ont observé l'implication de l'hippocampe dans le liage d'éléments à leur contexte spatial et temporel. Différents objets étaient associés à différentes couleurs. L'association pouvait être présentée 1) en combinaison directe (l'éléphant est peint en rouge), 2) de manière discontinue d'un point de vue spatial (un cadre rouge entoure l'éléphant), ou 3) discontinu à la fois temporellement et spatialement (le cadre rouge qui entoure l'éléphant est présenté après

un délai). Les participants encodaient de manière incidente cette association tandis qu'ils effectuaient une tâche de jugement de possibilité de l'association objet-couleur. Dans une tâche de récupération couplée à une tâche de « source monitoring », les participants devaient rappeler les items cibles puis la couleur associée à cet item. Les résultats montrent que durant la phase d'encodage, l'activité de l'hippocampe est modulée par l'implication du participant dans le liage des éléments : plus la discontinuité spatiale et temporelle est importante et plus l'hippocampe est impliqué. On peut toutefois regretter l'absence de condition nécessitant un liage purement temporel ou purement spatial qui aurait permis de comparer l'implication respective de l'hippocampe pour chaque type de liage, ainsi qu'un éventuel effet d'interaction lorsque l'intégration est à la fois spatiale et temporelle. L'ensemble de ces résultats est cohérent avec les mécanismes d'encodage spécifique et de récupération ecphorique proposés par Tulving dans le modèle GAPS. Ces résultats révèlent le lien entre la mémoire épisodique et les processus associatifs d'éléments contextuels. Ils permettent de pointer la capacité du participant à récupérer volontairement ou de manière automatique des items liés en mémoire. Enfin, ils révèlent l'implication cruciale de l'hippocampe dans ces processus, aussi bien au niveau de l'encodage que de la récupération. Sur la base de ces observations, Davachi (2006) a proposé un modèle neurofonctionnel de la mémoire épisodique où elle distingue :1) l'implication du cortex périrhinal dans le traitement des caractéristiques perceptives et sémantiques ; 2) l'implication du cortex parahippocampique dans le traitement des caractéristiques contextuelles spatiales, et 3) l'implication de l'hippocampe dans le liage de ces différentes caractéristiques (Figure 3).

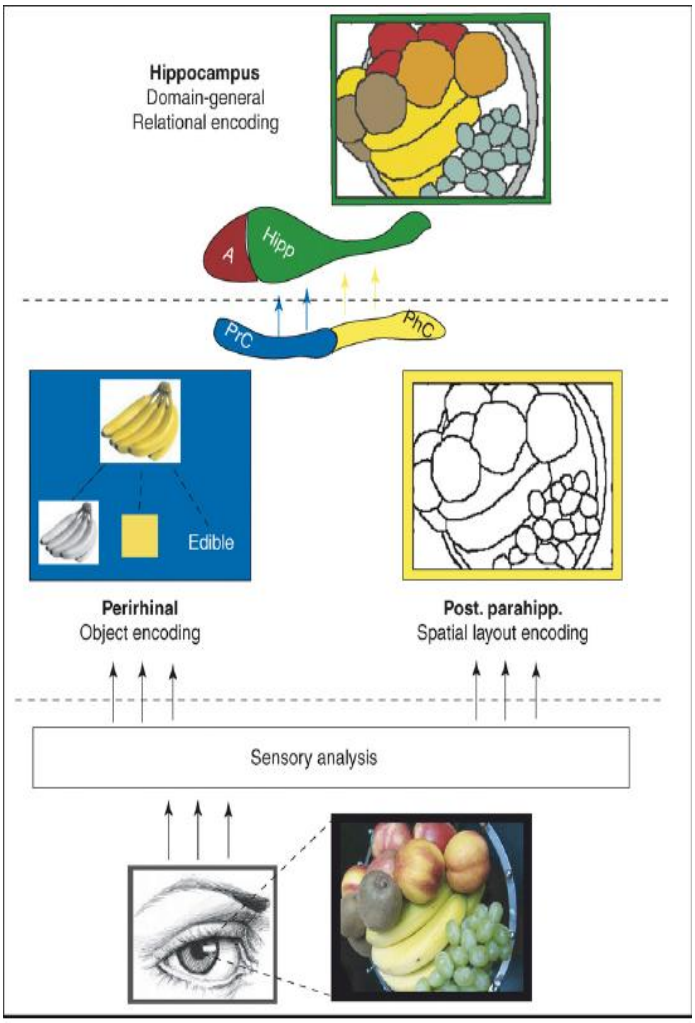


Figure 3 : La formation d'un souvenir épisodique associatif : une analyse des caractéristiques perceptives de bas niveau est effectuée, puis le cortex périrhinal traite les caractéristiques perceptives de haut niveau (jaune, forme allongée…) et sémantiques (comestibles, fruits…). Le cortex parahippocampique traite les caractéristiques spatiales (au centre de la scène…). La résultante de ces traitements est transmise à l'hippocampe (via le cortex entorhinal) qui les intègre en un tout cohérent. L'amygdale y ajoute éventuellement une coloration émotionnelle (j'aime les petites bananes…). D'après Davachi, 2006.

4. Contexte intrinsèque-extrinsèque et unification.

Les éléments contextuels associés à un objet peuvent, de manière générale, être sous-divisés en contexte extrinsèque et contexte intrinsèque à l'objet (Ecker, Groh-Bordin, & Zimmer, 2004; Ecker, Zimmer, & Groh-Bordin, 2007).

La mémoire de l'information contextuelle extrinsèque (ou inter-items) contiendrait des informations temporelles (« When ») et spatiales (« Where ») qui ne seraient pas directement associées à l'item central. En effet, l'information temporelle et spatiale n'est pas nécessairement « fusionnée » avec l'item central. Par exemple, notre situation et le

moment dans lequel nous avons vu la prise de fonction du Président Obama ne sont pas fusionnés dans notre souvenir de l'événement, et constituent des éléments distincts. Pourtant ils peuvent être associés. Au contraire, l'information contextuelle intrinsèque (ou intra-item) contiendrait des informations perceptives, comme l'orientation ou la couleur (« How ») et serait associée perceptivement à chaque item. Dans ce cas, par exemple, la couleur du Président Obama est intrinsèquement unifiée à l'événement de la prise de fonction. Ainsi un processus d'unification perceptive pourrait avoir lieu au niveau des registres perceptifs. Cette unification (unitization) entre l'objet central et le contexte intrinsèque serait très précoce dans la chaîne des traitements. Si l'on considère que des éléments perceptifs peuvent être unifiés pour former les éléments de base d'un événement, il semble que différents niveaux d'unification-association puissent émerger. Le niveau d'association contextuelle inter-items entre domaines (e.g., le lieu et le temps de la prise de fonction d'Obama) est classiquement associé à des phénomènes de recollection et aux processus de mémoire épisodique. Cependant, des niveaux inférieurs d'associations contextuelles, tels que des associations inter-items d'un même domaine (e.g., différents mots mais au sein d'une même phrase) ou intra-item (e.g., la police de caractère associée à un mot) pourraient, selon le degré d'unification de ces sous-éléments lors de l'encodage, bénéficier également lors de la récupération de processus de familiarité. En lien avec ces processus d'unification, les contextes intrinsèques et extrinsèques intra-domaine bénéficieraient des processus de familiarité par des processus d'unification (Voir Figure 4). En manipulant le degré d'unification entre des items, Quamme, Yonelinas, et Norman (2007) ont observé que des patients pourtant atteints de lésions hippocampiques pouvaient présenter des capacités de reconnaissance d'association inter-items intra-domaine préservées lorsque l'unification était forte, mais pas lorsque l'unification était faible. Lors de la phase d'apprentissage deux mots étaient associés à une phrase. Cette phrase pouvait 1) offrir un cadre plus large de compréhension de l'association des deux mots (e.g., NUAGE-PELOUSE « Un jardin destiné à observer le ciel ») ou 2) simplement être complétée par les deux mots dans une procédure indirecte d'encodage de phrase (e.g., NUAGE-PELOUSE « les _ pouvaient être observés depuis la _»). Les patients ont présenté des déficits de reconnaissance dans l'association entre deux mots, uniquement lorsque la phase d'encodage des mots consistait en une procédure indirecte d'encodage de

la phrase ; leurs performances se normalisaient lorsque, durant l'encodage, ils effectuaient une tâche dans laquelle les mots étaient associés de manière intrinsèque par une phrase de définition de l'association des mots.

Staresina et Davachi (2006) ont proposé une tâche où pendant l'encodage, les participants devaient juger de la possibilité d'une association entre un mot et une couleur (e.g., Eléphant-Rouge), et effectuer mentalement l'association entre ces deux éléments. Par la suite, les participants devaient reconnaître les mots présentés de manière isolée, puis la couleur associée au mot lors de l'encodage. Les résultats IRMf de cette étude révèlent une implication du cortex périrhinal dans l'association intrinsèque c'est-à-dire dans l'intégration entre un item et une caractéristique de type couleur. En accord avec le modèle de la Figure 3, les auteurs montrent ainsi que, contrairement aux caractéristiques contextuelles spatiales (comme la scène dans laquelle l'objet se situe ; voir Hayes et al., 2004), les caractéristiques perceptives de plus bas niveaux pourraient être unifiées par le biais du cortex périrhinal (Staresina & Davachi, 2006).

En résumé, la mémoire épisodique serait une mémoire associative d'éléments primitifs pouvant être de niveaux différents (e.g., perceptif, sémantique). L'association se

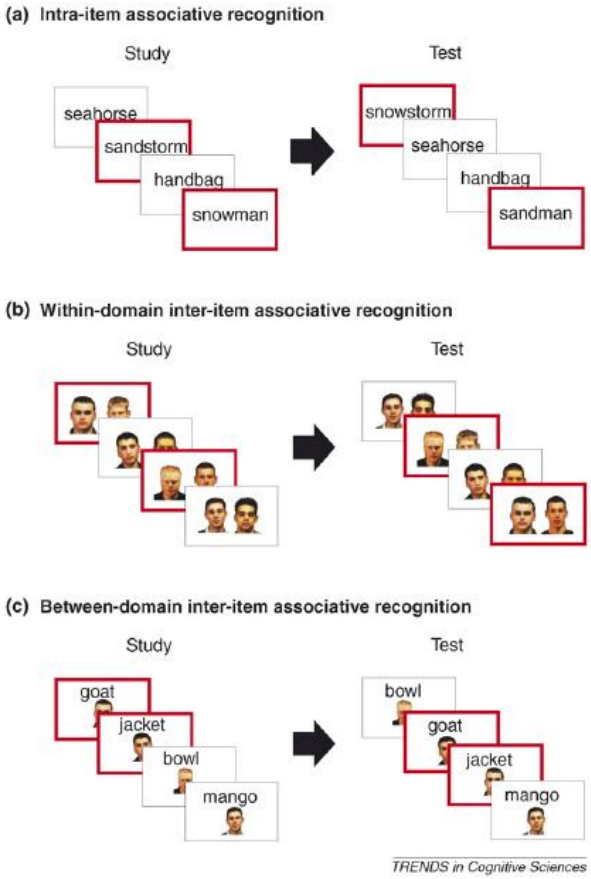


Figure 4 : Tests de recombinaison associative entre items. Chaque section illustre des expériences permettant d'évaluer de manière appropriée ce qui est mémorisé au niveau (a) intra-item ; (b) inter-items mais à l'intérieur d'un même type d'éléments ; c) inter-items entre domaines. Les items encadrés de rouge ont subit une recombinaison. Cette association particulière n'a donc pas été apprise et doit être rejetée, bien que les items soient familiers. Au contraire, les items non encadrés de rouge sont identiques à la phase d'apprentissage. Ces tests se distinguent des tests classiques de reconnaissance dans lesquels les items leurres n'ont jamais été présentés. D'après Mayes, Montaldi et Migo, 2007.

ferait entre des éléments centraux et contextuels (intrinsèques et extrinsèques) par un encodage spécifique et automatique qui impliquerait la structure hippocampique en dernier lieu.

5. Quel niveau d'abstraction des sous-éléments de l'épisode ?

Afin de comprendre la nature de l'information contenue en mémoire épisodique, un des éléments fondamentaux est la connaissance du niveau d'abstraction que l'on attribue à chacun des sous-éléments qui seront associés pour former un épisode. Selon le modèle, *Sériel Parallèle et Indépendant* (SPI) de Tulving (1995), les objets encodés dans la mémoire épisodique seraient de nature sémantique avant d'être contextualisés et associés (Figure 5). Le modèle propose ainsi une organisation hiérarchique en cinq systèmes de mémoire : la mémoire procédurale (i.e., système des actions, exprimé par des habiletés motrices et cognitives), les registres perceptifs (impliqués dans l'amorçage perceptif), la mémoire sémantique (impliquée dans l'acquisition d'informations factuelles, de connaissances sur le monde et les objets), la mémoire de travail (impliquée dans le maintien à court terme d'une information complexe, Baddeley, 1992), et la mémoire épisodique. Le modèle spécifie également les relations fonctionnelles entre les quatre[2] systèmes de représentation. La dimension supposée sérielle de l'encodage influencerait la nature même de l'information encodée. Ainsi, l'encodage d'une information dans un système dépendrait de la qualité et de la nature de l'encodage dans le système inférieur. Le modèle prédit donc que l'encodage dans le système le plus élevé, à savoir la mémoire épisodique, ne pourra se faire que si le système inférieur (la mémoire sémantique) est défaillant.

[2] La mémoire procédurale ne ferait pas partie des systèmes de représentation et ses relations avec les autres systèmes ne sont pas spécifiées.

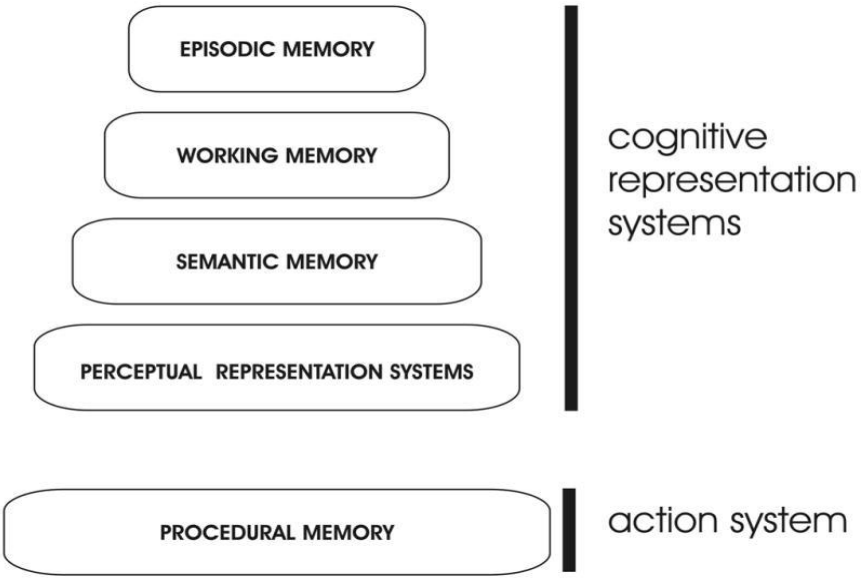


Figure 5 : Modèle sériel parallèle indépendant (SPI) de Tulving (1995). Il comprend quatre systèmes de représentation et un système de l'action (la mémoire procédurale). Les systèmes de représentation s'organisent en fonction des processus et notamment de la séquentialité de l'encodage. En effet, l'encodage y est sériel, depuis les registres perceptifs vers la mémoire épisodique en passant par la mémoire sémantique ; le stockage se fait en parallèle dans chaque système ; la récupération de l'information est indépendante entre les systèmes. D'après Eustache et Desgranges (2008).

Cependant, le niveau d'abstraction de chaque élément primitif demeure sujet à controverse. Hodges et Graham (1998; 2001) se sont interrogés sur le passage obligé des informations perceptives par la mémoire sémantique pour entrer en mémoire épisodique. Des patients atteints de démence sémantique et donc déficitaires sur des tâches sémantiques de dénomination d'image, ont été confrontés à des tâches de reconnaissance épisodique évaluées par un choix forcé d'images où l'image perceptive pouvait être modifiée ou non entre l'encodage et le test (i.e., changement d'orientation de l'objet). Les patients atteints de démence sémantique peuvent résoudre la tâche de reconnaissance avec une présentation d'image identique sur la base d'informations perceptives alors qu'ils ne peuvent résoudre la tâche de reconnaissance avec des images perceptivement modifiées que si leur connaissance sémantique de l'image est préservée (Graham, Patterson, & Hodges, 1999; Graham, Simons, Pratt, Patterson, & Hodges, 2000; Hodges & Graham, 2001). Sur la base de ces résultats, les auteurs proposent que des informations

perceptives et sémantiques puissent constituer la base de l'information en mémoire épisodique. Cette proposition développée dans leur *Modèle de la mémoire épisodique aux entrées multiples* s'oppose à la description de Tulving qui propose un contenu uniquement sémantique de la mémoire épisodique. Il est donc possible que les souvenirs épisodiques soient constitués d'informations multimodales sémantiques et perceptives.

6. La détection de nouveauté, et la sémantisation.

Les événements sont toujours uniques, mais ils peuvent se ressembler via leur contexte et/ou leurs éléments d'intérêts. La mémoire épisodique renvoie à des épisodes uniques et à un encodage spécifique. Cette propriété de trace spécifique en mémoire épisodique est toujours en lien avec le contexte spatio-temporel. Pour illustrer cette propriété, la forme générale de recherche qui sonde la mémoire épisodique est décrite comme répondant à la question : « Que faisiez-vous au temps T et lieu L ? ». Au contraire, la mémoire sémantique renvoie à la nécessité d'occurrences multiples, sous diverses formes, afin d'extraire le sens, et d'accéder à une compréhension. La question correspondante est « Qu'est ce que X ? », avec X faisant référence à un objet, un concept, une propriété, une caractéristique, une relation etc. En mémoire épisodique, deux traces seraient similaires ou différentes en fonction de l'étendue des caractéristiques communes et distinctes partagées. Ce serait l'association entre les éléments contextuels qui permettrait de différencier un événement d'un autre événement, une trace d'une autre trace.

6.1. La détection d'une nouvelle relation entre des éléments : un épisode nouveau ?

Nous allons ici nous intéresser principalement au cas où les sous-éléments de l'épisode sont connus et nous focaliser sur la capacité du système épisodique à distinguer deux événements entre eux, c'est-à-dire sur la détection de la nouveauté d'une association ou d'une configuration. Cette question est particulièrement pertinente parce qu'il est en effet rare d'être confronté, à l'âge adulte, à un item ou à une information entièrement nouvelle. La nouveauté réside en effet souvent dans l'association entre différents éléments connus. John O'Keefe et Lynn Nadel (1978) donnent à ce sujet un exemple qui ne

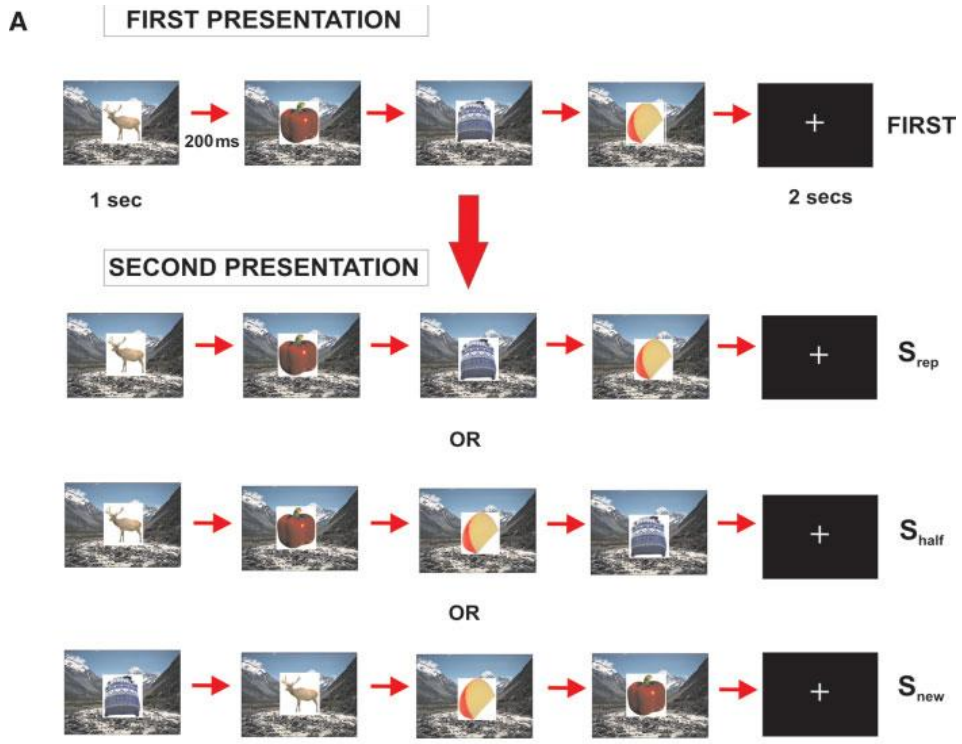
manque pas de marquer les esprits : "La nouveauté dans le fait de trouver sa femme dans le lit de son meilleur ami ne repose ni dans la femme, ni dans l'ami, ni dans le lit, mais dans la conjonction non-familière des trois » (O'Keefe and Nadel, 1978).

Mais avant de s'interroger plus précisément sur les mécanismes de détection de nouveauté d'une association, nous noterons que, même chez l'adulte, certains épisodes portent en partie sur des éléments nouveaux. Pour illustrer notre propos, reprenons l'exemple précédant d'O'Keefe et Nadel et modifions le pour introduire une nouveauté de type item dans cette nouvelle association : « le fait de trouver sa femme dans le lit avec un homme inconnu». Dans ce cas, faut-il considérer que l'homme inconnu est responsable de la nouveauté ? Ou est-ce l'association? Ou encore est-ce une conjonction de ces deux éléments ? A priori, nous pouvons supposer que la détection d'une nouvelle configuration de ce type (nouvelle association dont un item est nouveau) nécessite soit, 1) une détection de la nouveauté de l'item (l'homme) qui passerait par le cortex périrhinal (Bogacz & Brown, 2003; Brown & Bashir, 2002), soit 2) une détection de nouveauté de l'association qui passerait par la formation hippocampique (Kumaran & Maguire, 2006, 2007a, 2007b, 2009; Nyberg, 2005), soit encore 3) une combinaison des deux mécanismes. De nombreuses preuves semblent en effet indiquer que le cortex périrhinal serait impliqué dans la détection de la nouveauté d'un item alors que l'hippocampe serait davantage responsable de la détection de la nouveauté d'une association entre éléments connus (pour une revue, Aggleton & Brown, 2006; Brown & Aggleton, 2001). Ce type d'épisode nouveau est donc un cas particulier dont les processus restent à élucider.

A présent, revenons au processus de détection de la nouveauté d'une association. La capacité du système épisodique à déterminer la nouveauté d'une association pourrait être sous-tendue par deux mécanismes différents : 1) un mécanisme de familiarité (identique à celui généralement décrit dans la détection de nouveauté pour un item) et 2) un mécanisme de comparaison par reconstruction du connu. Le mécanisme de familiarité suppose qu'un processus compare entre l'item présenté et l'ensemble des traces stockées en mémoire. Pour cette comparaison, la comparaison s'effectuerait avec une trace mnésique correspondant à une combinaison scalaire de chaque trace. Ainsi, le mécanisme de familiarité ne nécessite pas de reconstruire l'ensemble de la trace mais s'appuie sur une

forme de moyenne des caractéristiques de chaque trace en mémoire. Le mécanisme de comparaison reposerait très largement sur les propriétés neuronales de la structure hippocampique. Il suppose que l'hippocampe soit constitué 1) de régions conservant les traces d'événements anciens contextualisés, et 2) de régions permettant de manière auto-associative de reproduire des événements associés à cette trace, à partir de sous-éléments, par un mécanisme de complétion de pattern. C'est par la suite que les deux informations pourraient être comparées. Ces deux mécanismes, de familiarité et de comparaison doivent donc permettre de distinguer deux configurations : la détection d'une nouveauté

Figure 4 : Paradigme testant la détection de nouveauté des associations au niveau de l'hippocampe. Dans une première phase, une séquence d'objets est présentée. Puis en phase test, une seconde présentation est effectuée selon trois conditions : 1) une réplication de la séquence d'objets, 2) une semi-réplication dans laquelle la première moitié de la séquence est identique à celle initialement présentée, 3) une présentation des objets de la séquence initiale dans un ordre nouveau. L'objectif est de vérifier si l'hippocampe est plus activé lorsque le début de la séquence est identique, ce qui appuierait l'hypothèse d'une complétion de pattern effectuée par celui-ci. D'après Kumaran et Maguire (2006).



dans l'association *per se* et la détection d'une association entièrement nouvelle. Toutefois, ces mécanismes prédisent des résultats différents dans la détection de nouvelles associations. Un processus de familiarité produirait une réponse identique dans les deux cas, à savoir une détection de familiarité. Au contraire, un processus de comparaison produirait une détection de nouveauté uniquement sur l'item ayant un contenu commun mais des différences d'associations. En imagerie fonctionnelle, il a été montré que l'activité hippocampique augmente lorsque le participant est en présence d'une nouvelle association (de type objet-objet ou objet-lieu) par rapport à une association apprise et ce, que l'exposition soit répétée ou unique (Duzel et al., 2003; Kumaran & Maguire, 2007b, , 2009). Kumaran et Maguire (2006) ont observé une réponse de la structure hippocampique dans la détection de nouveauté par comparaison d'associations. Ces auteurs ont cherché à comparer directement les deux hypothèses descriptives des processus de détection de nouveauté à l'aide de séquences d'objets familiers. Dans l'étude, les participants étaient tout d'abord confrontés à différentes séquences d'objets qui constituaient chacune un événement. Puis, trois types d'événements leur étaient présentés : des événements identiques à ceux perçus lors de l'encodage, des événements dont le début de séquence était identique mais qui présentaient une inversion de l'ordre de présentation des objets finaux, et des événements contenant tous les objets selon une nouvelle séquence (nouvelle association temporelle, voir Figure 4). Les résultats indiquent que l'hippocampe présente une augmentation de son activité lors de la répétition de la séquence apprise uniquement lorsque la première moitié de l'ordre de la séquence est conservée. Ce résultat est interprété comme reflétant les processus de comparaison mis en jeu au niveau de l'hippocampe en présence d'un pattern associatif qui correspondrait à un événement préalablement mémorisé.

En résumé, l'hippocampe serait donc engagé dans un processus de détection de nouveauté portant sur la configuration particulière de l'association entre les différents éléments de l'épisode. Les preuves théoriques actuelles semblent indiquer que ce processus pourrait reposer sur la comparaison de pattern mais ce champ reste encore largement inexploré.

6.2. Création d'une nouvelle unité sémantique.

Bien que les mémoires épisodique et sémantique soient fréquemment conceptualisées comme des systèmes distincts, certaines contraintes de fonctionnement de la mémoire sémantique pèsent sur la modélisation du fonctionnement de la mémoire épisodique. Parmi ces contraintes, nous allons ici évoquer l'implication de l'épisode dans la construction des connaissances sémantiques. Nous avons préalablement indiqué que le contenu des sous-éléments d'un épisode pouvait être conçu comme sémantique ou perceptif selon les modèles théoriques. D'après le modèle SPI de Tulving, la mémoire épisodique ne reposerait que sur des contenus sémantiques et pourrait donc traiter des relations nouvelles mais uniquement entre des éléments connus et sémantisés. Par conséquent, dans le cadre du modèle SPI, l'influence inverse de la mémoire épisodique sur la mémoire sémantique se résumerait à une modification des relations ou des liens entre des éléments connus. Selon Hodges (2001), le mécanisme associatif épisodique permettrait des associations d'éléments perceptifs. La sémantisation d'un élément nouveau pourrait alors passer également par un apprentissage via une répétition perceptive. Ceci permettrait de modifier plus profondément la structure et le contenu de la mémoire sémantique. Ce processus dit de sémantisation des épisodes répétés par la mémoire épisodique pourrait avoir lieu soit par un phénomène de décontextualisation des épisodes, soit par une multi-contextualisation des objets.

Certains auteurs ont en effet proposé que les processus de sémantisation des épisodes pourraient correspondre à une décontextualisation graduelle, au cours du temps et des répétitions, de la trace mnésique (Cermak, 1984). Les concepts ou connaissances en mémoire sémantique sont alors définis comme des représentations invariantes, indépendantes du contexte spatio-temporel, de la modalité perceptive ou du contexte moteur. On peut néanmoins s'interroger sur les processus menant à la sélection des éléments contextuels éliminés durant la sémantisation. Comme nous l'avons vu préalablement, il semblerait que le caractère extrinsèque ou intrinsèque du contexte puisse varier en fonction de la tâche effectuée par le participant et en fonction des processus d'unification en jeu durant l'épisode d'encodage (Quamme et al., 2007) ; le caractère central ou contextuel d'un élément pouvant être varier selon des objectifs individuels, la

focalisation attentionnelle, etc. (Glisky & Kong, 2008), comment le système sélectionne-t-il les éléments « contextuels » qui doivent être éliminés ?

Au contraire, d'autres modèles théoriques proposent que la sémantisation puisse davantage résulter d'une multi-contextualisation de l'information que d'une décontextualisation (Hintzman, 1986; Rousset, 2000), les concepts étant supposés ancrés dans l'expérience perceptive et sensorielle (Barsalou, 1982, 1999, 2008). Ces hypothèses sont cohérentes avec l'observation d'activations cérébrales dans des zones spécifiques au traitement perceptivo-moteur de l'information lors de tâches de mémoire sémantique (Pour une revue, voir Versace, Labeye, Badard, & Rose, 2009). Certains effets comportementaux, tels qu'un coût de transfert entre modalités (ou « switching cost »), dans une tâche de vérification de propriétés d'objets (Pecher, Zeelenberg, & Barsalou, 2003), suggèrent également la conservation des caractéristiques contextuelles spécifiques aux modalités dans des tâches sémantiques. Dans ces études, les participants devaient juger si une propriété (e.g., rouge) était adaptée à un objet (e.g., lèvres). Lors d'un second jugement de propriété dans une autre modalité sensorielle (e.g., douce pour la modalité haptique), un coût de traitement était alors observé. Ce coût de traitement refléterait la nature « incarnée » de nos connaissances, l'ancrage dans nos expériences perceptives et sensorielles (Barsalou, 1982, 1999, 2008). Selon Barsalou, «*There are no invariant knowledge structures in memory. Instead, people continually construct unique representations from loosely organized generic and episodic knowledge to meet the constraints of particular contexts*" (Barsalou, 1988, p. 236). Au contraire des hypothèses de décontextualisation et d'abstraction des concepts, Barsalou propose la génération d'une connaissance sémantique pertinente dans un contexte présent. La mémoire sémantique n'y est donc pas conçue comme une représentation stable et exacte, mais comme une génération flexible, liée au contexte, et modifiée par de nouvelles expériences. En ce sens, la mémoire sémantique est proche de la mémoire constructive telle que décrite par Bartlett (1932) puis reprise par Nadel, Winocur, Ryan et Moscovitch (2007).

Dans ce cadre, la distinction entre les systèmes de mémoire épisodique et sémantique ne s'appuierait pas sur le caractère contextualisé ou décontextualisé de l'information mais sur une distinction en terme de conscience et de projection mentale dans le passé.

La conscience autonoétique et la mémoire épisodique.

« Tout le monde a pu remarquer qu'il est plus malaisé d'avancer dans la connaissance de soi que dans celle du monde extérieur. Hors de soi, l'effort pour apprendre est naturel ; on le donne avec une facilité croissante ; on applique des règles. Au-dedans, l'attention doit rester tendue et le progrès devenir de plus en plus pénible ; on croirait remonter la pente de la nature. N'y a-t-il pas là quelque chose de surprenant ? Nous sommes intérieurs à nous-mêmes, et notre personnalité est ce que nous devrions le mieux connaître. Point du tout ; notre esprit y est comme à l'étranger, tandis que la matière lui est familière et que, chez elle, il se sent chez lui.» dans « La pensée et le mouvant » (Bergson, 1975, p. 26)

La conscience autonoétique[3] est une notion associée à la mémoire épisodique apparue récemment. L'approche de la mémoire épisodique s'est en effet, orientée petit à petit vers une description phénoménologique de l'expérience du souvenir (Baddeley, 2001; Gardiner, 2001; Piolino, Desgranges, & Eustache, 2009; Tulving, 2001). D'un point de vue historique, on constate que Tulving fait déjà référence, dès 1972, à un état de conscience particulier qui existe pendant les processus de récupération en mémoire épisodique, et note l'importance de considérer la phénoménologie de ce système. Cependant, la description de cette conscience ou attention ne contient à cette époque rien de spécifique par rapport aux autres formes de conscience où l'attention est portée vers un objet.

Les descriptions ultérieures de la mémoire épisodique telles que le modèle SPI (Tulving, 1993, 1995) allient un système de mémoire, c'est-à-dire un stock de représentations, à un état de conscience particulier. Ainsi, les systèmes de mémoire, tout comme leurs états de conscience associés, suivent une organisation hiérarchique. Dans ce modèle, les systèmes de mémoires hiérarchiquement inférieurs (système procédural, registres sensoriels) ne nécessiteraient pas de prendre conscience de l'objet ou de son sens en tant que tel. La mémoire serait utilisée sans prise de conscience noétique. Le système de mémoire sémantique, d'un niveau supérieur, nécessiterait l'accès à une conscience du sens de l'objet ou un état de conscience *noétique*. Enfin, un niveau de conscience supérieur,

[3] La phénoménologie associée par Tulving à une réévocation épisodique.

nécessitant une réflexivité sur soi en tant que sujet percevant le monde et ses objets, serait nécessaire pour mémoriser dans le système épisodique. Cet état de conscience réflexif appelé *autonoétique* refléterait une véracité personnelle, ainsi qu'un sentiment de passéité. Cet état de conscience unique se distinguerait durant la récupération épisodique de la simple génération d'un objet à la conscience (noétique).

En 2002, la notion de conscience autonoétique constitue l'une des clés de voûte de la mémoire épisodique la distinguant ainsi de la mémoire sémantique et de la mémoire dite « episodic-like ». L'évaluation de cette dernière est focalisée sur le contenu informationnel et objectif de la mémoire épisodique (Clayton & Dickinson, 1998; Clayton & Russell, 2009; Dere, Kart-Teke, Huston, & De Souza Silva, 2006; Suddendorf & Busby, 2005; Suddendorf & Corballis, 2007). La mémoire épisodique est ainsi définie par une expérience phénoménologique de conscience de soi à travers le temps. Cette conscience autonoétique donne lieu à une expérience de reviviscence mentale de l'événement passé, ce que ne permet pas la conscience noétique (Wheeler, Stuss, & Tulving, 1997).

"*Episodic memory is a neurocognitive (brain/mind) system, uniquely different from other memory systems, that enables human beings to remember past experiences […] refined and elaborated in terms of ideas such as self, subjective time, and autonoetic consciousness*." (Tulving, 2002)

Afin de mieux cerner le concept de conscience autonoétique, nous allons tout d'abord nous pencher sur la méthode d'évaluation introspective et subjective de la présence de ce niveau de conscience. Puis, nous décrirons ses liens avec deux notions cruciales pour la mémoire épisodique : la conscience de soi et le voyage mental. Enfin, nous porterons une attention particulière aux processus d'imagerie visuelle associés à cet état de conscience autonoétique dans la récupération épisodique : la perspective d'*acteur*.

1. Mesure introspective de l'état de conscience autonoétique.

Les recherches portant sur les relations entre conscience et méthodes d'évaluations de la mémoire et en particulier, l'observation qu'une tâche de mémoire ne peut être affiliée directement à un état de conscience particulier (Voir Encart 1) (Rugg, 1995), ont conduit Tulving à formaliser une mesure introspective subjective de l'état de conscience autonoétique. Cette mesure repose sur les capacités langagières et demande à l'individu de

verbaliser la conscience associée à la récupération consciente d'un item. Il faut noter que ce facteur langagier confèrerait à la conscience autonoétique un statut très particulier sur le plan phylogénétique (Tulving, 2002). Sur ce dernier point, deux positions théoriques existent : 1) considérer comme Tulving (2005) que cette capacité de conscience autonoétique est uniquement humaine, puisqu'on ne l'observe chez aucune autre espèce, ou 2) considérer que les animaux dotés de capacités de type épisodique (Clayton & Russell, 2009; Crystal, ; Griffiths, Dickinson, & Clayton, 1999; Salwiczek, Watanabe, & Clayton, 2010) sont sans doute capable de reviviscence (Dere et al., 2006) mais que les mesures actuelles ne leur permettent pas de l'exprimer. Nous allons 1) présenter cette mesure de l'état de conscience qui requiert des capacités langagière et de réflexivité, 2) évaluer cette mesure au niveau pratique et théorique.

1.1. Origine du Remember-Know (RK).

La *recollection* épisodique et la conscience autonoétique sont très liées au sentiment décrit par James (1890) : une « remémoration » avec une « intimité chaude » conférant le caractère phénoménologique, « le parfum d'un souvenir d'un épisode passé ». Ce parfum distinguerait la remémoration d'autres formes de conscience tels que la perception, l'imagerie mentale, le rêve, une caractéristique phénoménologique que la mesure de Remember-Know (RK) (Gardiner & Java, 1993 ; Gardiner, Ramponi, & Richardson-Klavehn, 1998; Tulving, 1985) cherche à capturer via une introspection langagière.

Dans cette procédure RK (Gardiner & Java, 1993 ; Gardiner et al., 1998; Tulving, 1985), les participants doivent dans un premier temps reconnaitre un item parmi d'autres items comme appartenant ou non à un épisode passé (Ancien/Nouveau). Le type d'item peut évidemment varier allant d'un contenu simpliste, comme un mot appris dans une liste d'items, à un contenu plus complexe et écologique, comme un événement autobiographique. La procédure d'évaluation introspective a lieu ensuite. L'objectif général est que le participant juge de son accès à une conscience autonoétique, ou noétique pour l'item en question. Cependant, les instructions ne font pas référence au terme de conscience qui nécessite un niveau de réflexivité sur la mémoire très élevé. Elles font référence, en revanche, au sentiment de se rappeler avec la possibilité de revivre

l'instant (pour Remember, R) ou de savoir tout simplement (pour Know, K). La distinction s'appuie également parfois sur des exemples de détails perceptifs ou contextuels récupérés. Le participant doit indiquer s'il peut se projeter à nouveau dans son passé, c'est-à-dire se rappeler et revivre la scène, récupérer des détails contextuels, émotionnels, perceptifs, pour la réponse R, ou s'il sait simplement qu'il a appris cette information auparavant, sans avoir accès à ce type de détails, pour les réponses K. Ce jugement introspectif constitue un indicateur précieux de l'état de conscience autonoétique. Néanmoins son caractère subjectif lui confère une très grande fragilité expérimentale. De plus, les consignes peuvent varier d'une étude à l'autre, modifiant fortement les critères de jugement des participants. Par exemple, la procédure de reconnaissance (Ancien/Nouveau) peut être dissociée ou réalisée en parallèle du jugement subjectif de l'état de conscience (RK) ; cette modification entraîne notamment des variations en termes de fiabilité du seuil de reconnaissance.

La description des réponses RK joue un rôle crucial dans l'évaluation des processus ou états de conscience distincts. Ces deux formes de réponses sont largement débattues quant à leur interprétation théorique entre 1) les tenants des théories d'états distincts (Yonelinas, 2002) et 2) les tenants des théories à processus unique (Donaldson, 1996). Les premiers, et notamment Tulving avec les niveaux de conscience, décrivent ces réponses comme reflétant des états distincts liés au processus d'encodage et de stockage. Ces réponses se distinguent, pour d'autres auteurs, en termes de processus conceptuels ou perceptifs (Gardiner, 1988; Gardiner & Java, 1993 ; Rajaram, 1993), de processus de distinctivité ou de fluence (e.g., Rajaram, 1996; Rajaram & Geraci, 2000) ou de processus de *recollection* ou de familiarité (Jacoby, Yonelinas, & Jennings, 1997). Les deux formes de réponses sont donc ici qualitativement différentes. Au contraire, les tenants des théories à processus unique suggèrent que ces réponses reflèteraient différents niveaux de confiance associés à des traces en mémoire plus ou moins fortes mais résultant d'un même processus (Donaldson, 1996; Wais, Squire, & Wixted, 2009; Wixted, 2007; Wixted & Squire, 2010; Wixted & Stretch, 2004). Les deux réponses refléteraient un niveau de certitude plus ou moins élevé, mais un même processus ou système de mémoire. Sans proposer de revue exhaustive de cette importante littérature, nous allons tout de même

présenter quelques exemples d'indicateurs suggérant l'existence de deux processus ou systèmes sous-tendant les réponses R et K.

1.2. Quelques indicateurs de dissociation de conscience au niveau cérébral.

Cette opérationnalisation introspective de la composante phénoménologique de la mémoire épisodique a été rapidement appuyée par l'existence d'une dissociation au niveau cérébral entre les réponses R et les réponses K. Les premières études expérimentales ont ainsi combiné les techniques d'électro-encéphalographie (EEG) à la procédure introspective RK. Smith (1993) a ainsi choisi de comparer directement les items correctement reconnus classifiés R à des items correctement reconnus, classifiés K durant un enregistrement EEG. L'auteur a observé que seule la récupération de type R induisait une augmentation de l'onde P300, caractéristique de l'effet Ancien/Nouveau, sur sa composante tardive (550-700ms). Ces résultats suggèrent que la dissociation entre les réponses R et K reflète une réalité s'exprimant au niveau cérébral. Par ailleurs, cette différence qualitative ne s'observerait qu'au moment de la récupération suggérant une spécificité de ces processus. En effet, aucune différence n'est observée, au niveau de l'encodage, entre les réponses R et K (assignées a posteriori). Dans cette étude, l'effet n'a pas été relié à une région particulière (l'effet était présent dans les régions frontales, centrales et pariétales.). Cependant, ces résultats ont été corroborés par l'absence d'augmentation de l'amplitude de l'onde tardive (500-700ms) durant un test de reconnaissance d'items chez un patient amnésique développemental (Jon) qui présentait des capacités de récupération épisodique déficitaires mais des capacités de reconnaissance (notamment sur la base de la familiarité) relativement préservées (Düzel, Vargha-Khadem, Heinze, & Mishkin, 2001). De manière générale, des lésions cérébrales de l'hippocampe (acquises ou *développementales*) atteignent de manière spécifique la mémoire épisodique (Nadel & Moscovitch, 1997) sans déficit ou avec un déficit plus restreint de la mémoire sémantique (Bastin et al., 2004; Cipolotti & Bird, 2006; Düzel et al., 2001; Turriziani, Serra, Fadda, Caltagirone, & Carlesimo, 2008). Chez ces patients, l'analyse des réponses introspectives, révèle systématiquement des déficits concernant les réponses R, sans déficit pour les réponses K. Par exemple, lors de l'évaluation de l'état de conscience

associé au rappel de souvenir autobiographique antérograde, chez des patients atteints de lésions du lobe temporal droit ou gauche, on observe une diminution du nombre de réponses de type R (pouvant être justifiées) associées au rappel de ces événements, par rapport à des participants contrôles (Noulhiane et al., 2007, 2008) ; ce qui n'est pas le cas pour les réponses K. Des patterns semblables sont également observés dans un grand nombre de pathologies cognitives, tels que la dépression (e.g., Lemogne et al., 2006), l'autisme (e.g., Lind & Bowler, 2008), la schizophrénie (e.g., Huron et al., 1995), les démences (e.g., Piolino et al., 2009; Rauchs et al., 2007), ce qui permet de supposer qu'il existe une dissociation entre les réponses R et K qui ne serait peut-être pas limitée au fonctionnement de la formation hippocampique.

Pour conclure, il semble donc que cette opérationnalisation, permettant d'évaluer l'état de conscience autonoétique repose sur des capacités langagières évoluées et soit soumise à diverses limites méthodologiques (e.g., cohérences, consignes). Néanmoins, de nombreux résultats (pour une analyse extensive de cette dissociation, voir Brunel, 2010), tels que l'existence de corrélats cérébraux spécifiques distinguant les réponses R et K, indiquent que ces deux mesures pourraient se différencier qualitativement plutôt que quantitativement. Des arguments supplémentaires en faveur de l'existence d'une dissociation entre conscience autonoétique et noétique et d'un lien avec leur système mnésique respectif (i.e., épisodique et sémantique) proviennent de données développementales sur la vie entière.

1.3. Une corrélation ontogénétique entre mémoire épisodique et conscience autonoétique.

Comparaison du développement de la mémoire épisodique et de la conscience autonoétique.

La littérature concernant le développement de la mémoire épisodique et celui de la conscience autonoétique semble indiquer que lorsque les enfants atteignent un état de conscience leur permettant d'être complètement conscients de leur existence en tant que sujets ayant un regard sur le monde et ses objets (conscience autonoétique), ils opèrent un changement qualitatif dans leur capacité à se représenter et rappeler une information de

manière épisodique. Le développement cognitif demeure néanmoins un processus dynamique complexe dans lequel les fonctions cognitives sont hautement inter-reliées. La comparaison directe entre le développement de la mémoire épisodique et de la conscience autonoétique reste difficile. Nous allons donc au contraire essayer de démontrer que toutes deux se développent plus tardivement et sur une durée plus importante que la conscience noétique et la mémoire sémantique.

La mémoire sémantique aurait un développement précoce, tout comme la conscience noétique tandis que la mémoire épisodique et la conscience autonoétique est supposée plus tardive. L'acquisition d'une connaissance sémantique émergerait relativement précocement chez l'enfant, capable de se représenter mentalement et d'effectuer des opérations sur les parties du monde existant au-delà de la perception directe. De plus, Piaget (1954) initia il y a 50 ans, les premières recherches dans le domaine de la conscience des objets chez l'enfant. Celles-ci ont conduit à des données empiriques indiquant l'existence d'une permanence et donc conscience de l'objet chez l'enfant de 8 mois (e.g., Baillargeon, 1985, 1986). Par ailleurs, Tulving (2005) caractérise la mémoire épisodique comme un système neurocognitif au développement tardif. Bien qu'il soit difficile d'évaluer, chez l'enfant préverbal, la conscience autonoétique qui lui est associée, nous pouvons néanmoins supposer que l'émergence d'une conscience réflexive en constitue une indication fondamentale. Wimmer, Hogrefe et Perner (1988) et, plus tard Perner et Ruffman (1995) ont révélé un développement de la capacité des enfants à identifier l'origine, la source de leur connaissance. Dans cette première étude, soit les enfants devaient placer un objet dans une boite, soit l'expérimentateur les informait du contenu de la boite. Les enfants de 3 et 4 ans étaient tous parfaitement capables de retenir le contenu de la boite, mais peu d'enfants de 3 ans pouvaient identifier l'origine de leur connaissance, alors que presque tous ceux de 4 ans y parvenaient. Ce résultat peut être interprété en terme de développement précoce des capacités réflexives, des capacités à se percevoir en tant que source du souvenir, en tant que sujet percevant l'épisode, et qui seraient effectives vers l'âge de 4 ans.

Les systèmes épisodique et sémantique, ainsi que leurs états de conscience respectifs, se dissocient également quant à leur maturation. Billingsley, Lou Smith, et Pat

McAndrews (2002) ont évalué le développement de chaque forme de conscience chez l'enfant ayant atteint un niveau de développement langagier suffisant. Leurs résultats indiquent que seul l'état de conscience autonoétique se modifierait encore significativement au-delà de 8-10 ans. La proportion de réponses R chez les jeunes enfants de 8 à 10 ans est plus faible que chez les enfants plus âgés (11-16 ans) ou les jeunes adultes (17-19 ans), tandis que la proportion de réponses K ne varie pas selon le groupe d'âge. Piolino et al., (2007) complètent ces observations en révélant une corrélation entre le niveau de maturation de la mémoire épisodique et de l'état de conscience autonoétique après leur mise en place initiale ; ce qui n'est pas le cas pour la mémoire sémantique et la conscience noétique.

Et de leur vulnérabilité.

En plus d'un développement conjoint, ces deux fonctions cognitives possèdent une même vulnérabilité au vieillissement et à la pathologie. De manière générale, la mémoire épisodique est la première forme de mémoire affectée par le vieillissement normal ; elle se détériore plus rapidement que la mémoire sémantique (e.g., Nyberg, 1996). Ce pattern de déficit dans le vieillissement normal s'observe également pour l'état de conscience associé au rappel dans une procédure RKG. Le sujet vieillissant assigne de moins en moins de réponses R avec l'âge, ce qui n'est pas le cas pour les réponses K (Bastin & Van der Linden, 2003; Clarys, Isingrini, & Gana, 2002; Mäntylä, 1993; Piolino et al., 2006). Ainsi il existerait une détérioration plus précoce de l'état de conscience autonoétique par rapport à la conscience noétique. Cette plus grande vulnérabilité de l'état de conscience autonoétique et de la mémoire épisodique est attribuée aux effets délétères de l'âge sur les structures cérébrales impliquant ces fonctions (Yonelinas et al., 2007).

Malgré l'imposante littérature portant sur les dissociations expérimentales entre les réponses R et K, les tenants des théories à processus unique indiquent la manière dont cette procédure est génralement utilisée, elle dissocierait une force[4] de la trace (forte ou faible) ou un niveau de certitude quantitatif, plutôt qu'un niveau de conscience (i.e., d'une différence qualitative, Wixted & Mickes, 2010). Il est donc nécessaire de considérer les

[4] La force est une valeur continue déterminée à la fois par le nombre de composants et le degré d'intégration entre les composants à l'encodage, et par la nature de l'indice à la récupération (Brunel, 2010).

limites éventuelles des procédures RK classiques afin d'améliorer la distinction relative entre conscience autonoétique et conscience noétique.

1.4. Modifications et améliorations du paradigme RKG.

Le débat théorique concernant la conceptualisation des dissociations entre les réponses R et K est à l'origine de recherches mettant l'accent sur l'importance du contenu des instructions qui sont fournies aux participants. En effet, la description des attentes concernant les réponses R et K s'avère jouer un rôle déterminant. Geraci, McCabe, et Guillory (2009) ont ainsi étudié l'impact de deux types d'instructions RK. Pour cela, ils se sont appuyés sur l'effet d'interaction qui existe entre 1) le type de jugements (RK ou niveau de certitude, et 2) le type de matériel verbal (des mots ou des non-mots) : les jugements R sont plus importants pour les mots et les jugements K pour les non-mots, alors que les jugements de certitude sont identiques quelle que soit la nature des items. En utilisant deux jeux d'instructions, les auteurs ont répliqué cet effet uniquement pour les réponses K mentionnant "d'être certain de reconnaître l'item au préalable sans pouvoir évoquer une récupération consciente spécifique de l'étude de la liste ». Par cette étude, les auteurs soulignent l'importance de ne pas définir les réponses R comme étant liées à un haut niveau de certitude, et que la distinction entre R et K ne doit pas reposer sur le niveau de certitude.

Une description précise et claire des tâches de jugement RK pour les participants semble indispensable. Dans certaines études, près d'1/5 des participants soumis à cette méthode rapportent ne pas comprendre les instructions lors d'un questionnaire post-expérimental (Geraci et al., 2009). Il a ainsi été proposé au participant un troisième type de réponse dite « d'incertitude » ou « Guess-G». Celles-ci pourrait permettre d'une part, que les réponses R soient moins bruitées par des réponses pouvant faire référence aux deux formes de conscience ou moins sensibles aux situations dans lesquelles le participant a du mal à décide ; d'autre part, de limiter l'effet du niveau de certitude sur les réponses RK, comme présenté dans l'expérience précédente (pour une méta-analyse voir Gardiner, Ramponi, & Richardson-Klavehn, 2002).

Il a également été proposé de demander explicitement au participant d'indiquer à l'expérimentateur un élément contextuel lors des réponses R. Cette procédure constitue un moyen efficace et pertinent de limiter l'intrusion d'items R n'appartenant pas au système de mémoire épisodique, par la sélection des items associés à un contexte. Cette procédure est à rapprocher des méthodes de rappel de source qui demandent au participant de rappeler un élément contextuel particulier de l'apprentissage. Le revers de cette méthode est que l'évaluation de la mémoire épisodique, par le biais d'une composante phénoménologique (la conscience autonoétique) bascule davantage vers une description du contenu de la trace, à savoir un rappel des contextes sensoriels, perceptifs, émotionnels, de pensées etc. La mesure subjective RK évaluant la phénoménologie de la mémoire épisodique deviendrait alors une mesure objective portant sur le contenu de la mémoire. On peut alors s'interroger sur son intérêt, sa plus value par rapport à d'autres mesures réellement objectives.

En résumé, l'évaluation de l'état de conscience autonoétique est soumise à diverses contraintes pratiques (i.e., harmonisation des consignes, subjectivité) et théoriques (i.e., non-transférable à l'animal ou à l'enfant préverbal, Clayton & Russell, 2009; Griffiths et al., 1999; Salwiczek et al., 2010). De plus, l'interprétation des réponses à la méthode RKG est l'objet d'un débat théorique majeur (Wixted & Stretch, 2004; Yonelinas, 2002). Toutefois, un grand nombre de données indiquent que les réponses R se distingueraient qualitativement des réponses K qui reflètent des processus engagés lors de la récupération en mémoire sémantique (e.g., la familiarité).

Les difficultés d'évaluation de la conscience autonoétique proviennent de son caractère subjectif mais également de sa complexité métacognitive. En effet, la conscience autonoétique se situe à l'intersection de deux notions cruciales pour l'homme et d'une immense complexité : 1) le concept de soi (« Self ») et 2) le concept de voyage mental dans le temps. Nous allons voir que cette conscience n'est ni directement superposable avec le concept de soi, ni directement superposable avec le voyage mental. En effet, elle constitue une conscience de soi en action dans l'environnement à un moment donné dans le passé. Elle consiste à revivre mentalement un événement antérieur dans lequel l'individu était présent.

2. Conscience autonoétique et relation au concept de soi.[5]

Le terme anglo-saxon « self-awareness » renvoie à la compréhension explicite de notre existence en tant qu'individu, clairement séparé du monde environnant, possédant une identité qui nous est propre. Cette conscience réflexive se rapporte à la capacité de chacun de se prendre comme objet d'attention et de connaissances, et de traiter les nombreuses informations en rapport avec le concept de soi (Morin, 2006). De manière générale, la simple référence à soi est connue pour avoir un impact important sur la mémoire. L'effet de référence à soi est un phénomène fréquent qui se traduit par la meilleure mémorisation d'un matériel lorsque celui-ci est encodé en lien avec sa propre identité, par rapport à d'autres conditions d'encodage sans référence à soi (Kuiper & Rogers, 1979; Rogers, Kuiper, & Kirker, 1977). Dans une méta-analyse, Northoff et al. (2006) ont déterminé que les structures corticales-médianes telles que le cortex préfrontal orbito-médian, le cortex cingulaire antérieur, le cortex préfrontal dorsomédian et le cortex cingulaire postérieur seraient impliqués dans les processus de traitement en référence à soi. Cependant, la conscience autonoétique et la mémoire épisodique entretiennent une relation particulière avec la conscience de soi et implique une forme de conscience plus spécifique qu'une simple référence à soi. L'étude de la distinction entre mémoire autobiographique épisodique et mémoire autobiographique sémantique permet de mieux comprendre la nature du lien entre conscience autonoétique, mémoire épisodique et le concept de soi.

2.1. Conscience de soi, mémoire autobiographique et mémoire épisodique.

L'implication du concept de soi dans la mémoire épisodique pourrait induire des simplifications apparentesmais érronées de la distinction entre mémoire épisodique et sémantique lors de l'application de ce concept à des événements de la vie quotidienne. En effet, le concept de soi est impliqué dans l'ensemble des souvenirs autobiographiques, « *la*

[5] Il existe presque autant de définitions du concept de soi que de théories psychologiques. Nous emploierons ce terme dans un sens proche de celui de Rogers (cité par Brunel, 1990) et de L'Ecuyer (1990), à savoir la façon dont les personnes SE perçoivent. Ce serait un système multidimensionnel, émergeant de l'expérience personelle et de l'influence des autres, comportant différentes structures hiérarchisée évoluant et se développant par l'expérience. Le concept de soi englobe la conscience de soi. Nous considérons néanmoins que la conscience de soi n'est pas directement superposable au concept de soi qui englobe des structures supplémentaires.

mémoire des informations sur soi » (Brewer, 1986, p.26). Introduire ce rapport à la conscience de soi, risque cependant de mener à une confusion qu'il est important d'écarter. En effet, la mémoire épisodique n'est pas superposable avec la mémoire autobiographique. Afin d'éviter des risques de confusion entre mémoire autobiographique/mémoire publique et mémoire épisodique/mémoire sémantique, Larsen (1992; cité dans Piolino, Desgranges, & Eustache, 2000) a proposé un modèle qui prend en compte ces différences.

Pour cela, Larsen s'appuie sur les notions de contenu et de contexte spécifique d'encodage (Tulving, 1983) pour distinguer les mémoires épisodique et sémantique. Il classe ainsi les connaissances quotidiennes selon deux caractéristiques orthogonales : la spécificité personnelle du contenu (i.e., le lien à soi, important ou faible), et la spécificité contextuelle personnelle de l'information (importante ou faible). Ces deux caractéristiques permettraient de distinguer quatre formes de souvenirs : les représentations épisodiques autobiographiques (spécificité forte pour les deux composantes, « Je me souviens avoir donné naissance à Elsa, le 18 février 2008 »), les souvenirs narratifs autobiographiques (spécificité personnelle faible et contextuelle forte, « Je me souviens comment j'ai appris l'attaque des Tours jumelles, le 11 septembre 2001 »), des représentations sémantiques d'identité autobiographiques (spécificité personnelle forte et contextuelle faible, « Je sais que je suis doctorante en psychologie cognitive »), et des représentations sémantiques conceptuelles ou connaissances sur le monde non autobiographiques (spécificité personnelle faible, contextuelle faible, « Je sais que Paris est la capitale de la France »). Ainsi, les représentations épisodiques autobiographiques et les souvenirs narratifs, qui conservent leur contexte personnel d'acquisition, sont épisodiques, tandis que les connaissances sur le monde et les faits autobiographiques sont sémantiques. L'intérêt de ce modèle est de mettre en évidence le chevauchement entre le contexte et la conscience de soi dans la mémoire épisodique. La référence à soi dans la mémoire épisodique apparaît comme un élément déterminant lorsqu'elle est étudiée en conjonction avec une spécificité contextuelle : se situer dans un lieu et un temps particulier. Par conséquent, les souvenirs autobiographiques épisodiques par opposition aux souvenirs autobiographiques sémantiques contiendraient une grande variété de détails sensoriels, perceptifs, cognitifs et

affectifs contextuels présents (Conway, 2001, , 2009). La mémoire autobiographique et la mémoire épisodique ne seraient donc pas directement superposables.

L'une des preuves de la non-superposition des mémoires autobiographique et épisodique provient de l'observation du patient amnésique K.C qui présente une préservation de souvenirs autobiographiques sans préservations des souvenirs épisodiques (voir Rosenbaum et al., 2005, pour une description complète du cas). Ce patient est atteint d'une amnésie multi-sites suite à un accident de la circulation. En s'appuyant sur des photographies de familles, représentant des événements récents ou plus anciens, Westmacott, Leach, Freedman, et Moscovitch (2001) ont pu observé que les indications de K.C. se contentait la plupart du temps, d'identifier les individus présents sur la photographie (avec de plus grandes difficultés concernant le contenu sémantique pour les cinq années précédant son accident). Face à chaque photographie, K.C. utilise, non sans hésitation, ses habiletés raisonnement demeurées intactes et ses connaissances sémantiques personnelles afin de reconstruire ce qui lui semble probable. Mais K.C. ne peut absolument pas se souvenir du déroulement temporel des événements, ni relier la photographie à des expériences de sa vie. Ses déficits de mémoire autobiographique couvrent l'intégralité de sa vie mais uniquement dans sa capacité à revivre un événement. Ces résultats, associés à l'observation d'une dissociation inverse chez le patient EL souffrant d'une démence sémantique, ont permis pour la première fois de clairement distinguer les souvenirs autobiographiques basés sur les connaissances sémantiques du soi, des événements épisodiques autobiographiques impliquant le soi via une reviviscence.

2.2. Conscience autonoétique, conscience de soi au niveau cérébral.

Nous avons spécifié les caractéristiques de la conscience de soi dans la mémoire épisodique d'un point de vue comportemental, à présent, nous allons nous intéresser aux structures cérébrales qui peuvent potentiellement sous-tendre cet état de conscience particulier.

En 1997, Wheeler, Stuss et Tulving ont relié l'état de conscience autonöétique aux lobes frontaux à travers ce sentiment de conscience de soi. Les auteurs s'appuient sur l'existence de déficits de mémoire épisodique, telles que les amnésies de la source, en

présence de lésions frontales. Bien que l'hypothèse d'implication des lobes frontaux dans l'état de conscience autonöétique de la mémoire épisodique soit plausible, des interprétations alternatives proposent que ces structures frontales soient plutôt impliquées dans la capacité à sélectionner et à superviser la recherche en mémoire, ce qui pourrait être à l'origine des amnésies de la source.

Au contraire, se situer davantage dans une conceptualisation de la conscience autonoétique comme faisant référence à soi dans un contexte spatio-temporel particulier et non comme une référence à soi schématique ou sémantisé peut s'avérer informative. Un contre-argument à opposer à l'implication potentielle des lobes frontaux dans la conscience autonoétique provient par exemple de la méta-analyse récente de Northoff et al. (2006) sur l'effet de référence à soi. D'après cette étude, les structures frontales sont impliquées dans des processus d'évaluation de la référence à soi, de supervision ou d'inférences en lien avec soi. Ce sont les structures du cortex cingulaire postérieur, du cortex pariétal médian, notamment le précunéus, et le cortex rétrosplénial qui apparaissent impliqués dans la contextualisation dans l'espace et le temps des informations en référence à soi.

Ainsi, donc les connaissances sur soi ne sont pas une composante suffisante du concept de conscience autonoétique propre à la mémoire épisodique. La conscience autonoétique est plutôt définie comme le sentiment de l'existence de soi dans le temps, et la capacité de projection mentale dans le temps (du présent au passé) grâce aux informations contextuelles. Lorsque l'individu s'implique dans ce qui a eu lieu ou ce qui pourrait avoir lieu, ceci est appelé de manière métaphorique un voyage mental dans le temps. La conscience autonoétique serait donc reliée au voyage mental permettant de se projeter mentalement vers l'instant passé.

3. Conscience autonoétique et voyage mental.

La conscience autonoétique peut donc être définie comme l'état de conscience de l'individu associé à une projection mentale dans son passé. Elle se réfère donc à une projection du sujet vers un épisode antérieur. Tulving (2005) indique que se rappeler,

correspond à la capacité d'être conscient, au moment présent, d'une expérience ayant eu lieu à un moment antérieur.

Cette notion de voyage mental ne se limiterait pas à une description phénoménologique théorique, certaines preuves empiriques, en particulier l'observation d'un substrat cérébral spécifique à cette expérience, sous-tendrait son existence. Cependant, la projection mentale, la capacité à voyager mentalement dans le temps et l'espace, pourrait correspondre à un concept plus global, un ensemble de processus distincts. En effet, le voyage mental pourrait consister, en plus de la capacité de projection de soi dans le passé, en la projection de soi dans l'avenir (Voir Figure 5).

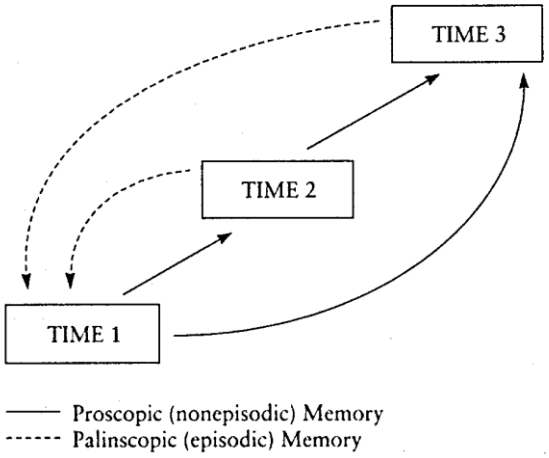


Figure 5 : Représentation de la relation entre le temps, la mémoire épisodique et d'autres formes de mémoires. Les autres formes de mémoires appelées proscopiques par Tulving pointent vers le futur. Au contraire, la mémoire épisodique constitue une boucle plutôt qu'une simple flèche. Cette boucle permet de « regarder » le temps 1 depuis le temps 2. L'influence du temps 1 sur le temps 2 s'exprime par ce voyage mental dans le temps 1. La mémoire épisodique permet ainsi de « visiter » un moment passé.

3.1. Comportement commun et spécificité du passé.

Nous allons présenter certaines études permettant révéler des processus communs à la projection mentale dans le passé et le futur, ainsi que des preuves de la spécificité de

la projection mentale passé qui est propre à la mémoire épisodique et à l'état de conscience autonöétique.

La projection mentale vers le passé dans la mémoire épisodique partagerait donc un réseau cérébral commun avec la projection vers le futur et l'imagination. Le système de mémoire épisodique pourrait avoir une fonction adaptative et servir à concevoir les événements futurs (Suddendorf & Busby, 2005; Suddendorf & Corballis, 2007). Il a été proposé que les constructions mentales d'épisodes passés ou futurs correspondent à une même capacité, baptisée « chronesthésie » par Tulving (Nyberg, Kim, Habib, Levine, & Tulving, 2010). La chronesthésie est définie comme une forme de conscience qui permet à l'individu de penser au temps subjectif (personnel) dans lequel il vit. C'est cette forme de conscience qui permettrait aux individus de voyager mentalement dans le temps.

D'un point de vue cognitif, le voyage mental dans le passé et dans le présent partagerait un grand nombre de caractéristiques, même si certains aspects seraient plus spécifiques au voyage mental passé. D'Argembeau et al. (2004) ont demandé à des participants d'imaginer des événements, positifs ou négatifs, « passés » ou « futurs », dont la proximité temporelle était plus ou moins forte. Les participants devaient ensuite noter les caractéristiques phénoménologiques associées à ces représentations (i.e., les détails émotionnels, sensoriels, contextuels..). Les représentations futures et passées étaient affectées de manière similaire par la valence de l'événement : Les événements positifs, qu'ils soient futurs ou passés, étaient toujours associés à un plus grand sentiment de vécu de l'événement que les événements négatifs. Il en était de même, pour la proximité temporelle des évènements : les évènements proches, qu'ils soient futurs ou passés, contenaient davantage de détails contextuels et perceptifs et généraient un plus fort sentiment de vécu que les événements lointains. Cette similarité de résultats reposerait notamment sur la référence à soi dans ces deux formes de voyage mental, passé et futur. Cependant, cette étude permet également de révéler des processus cognitifs spécifiques au voyage mental passé : une plus grande précision dans les détails sensoriels et contextuels (lieu, heure de la journée...) était observée pour les événements passés. Cette distinction en termes de quantité de détails entre souvenirs et imagination est ancienne et peu surprenante. De plus, elle participerait aux mécanismes d'attribution de la source d'une

information (ici passée ou future, Johnson et al., 1993) en permettant de différencier des souvenirs ayant eu lieu, de pensées imaginaires, ou rêveries.

3.2. Un large réseau commun, des structures plus spécifiques.

Un réseau cérébral commun, des interprétations théoriques.

D'un point de vue cérébral, le voyage mentale passé et futur sollicite des réseaux cérébraux se recouvrant très largement (Voir Figure 6). Ce recouvrement concernerait les aires médiales préfrontales, le précunéus, le cingulaire postérieur et le lobe médio-temporal incluant l'hippocampe (Addis, Wong, & Schacter, 2007; Botzung, Denkova, & Manning, 2008; D'Argembeau, Xue, Lu, Van der Linden, & Bechara, 2008; Hassabis, Kumaran, & Maguire, 2007; Okuda et al., 2003; Spreng & Grady, 2009; Spreng, Mar, &

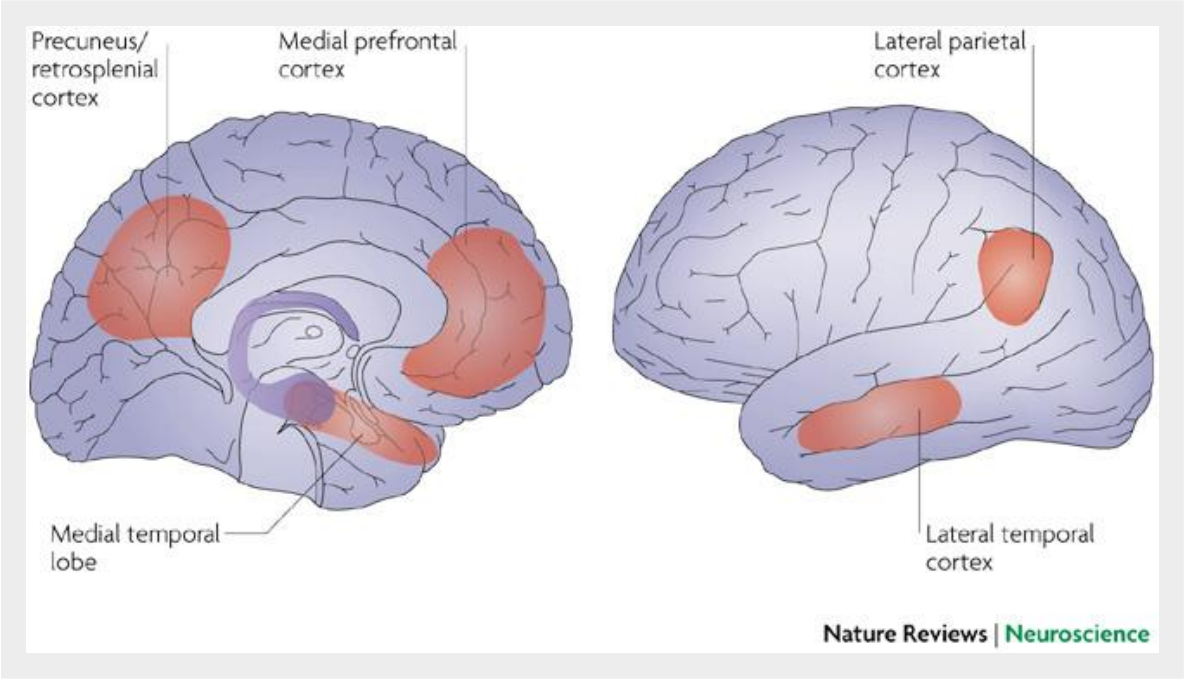


Figure 6 : Illustration schématique des zones cérébrales centrales activées de manière consistante dans le rappel d'événement passé et l'imagination d'événements futurs, ainsi que durant des formes reliées de simulations mentales. Les régions principales de ce réseau sont : les régions préfrontales médianes, les régions postérieures, le cortex pariétal postérieur médian et latéral (étendu au précunéus et rétrosplénial) et les aires du cortex temporal latéral et du lobe temporal médian. Ces régions sont fonctionnellement corrélées et majoritairement à la formation hippocampique. Les auteurs suggèrent que ces structures interviennent dans l'intégration des informations concernant les expériences passées afin de construire une simulation mentale des événements futurs. D'après (D. L. Schacter, Addis, & Buckner, 2007)

Kim, 2010; Szpunar, Watson, & McDermott, 2007; Viard et al., 2011; Weiler, Suchan, & Daum, 2010a, 2010b). Différentes hypothèses théoriques relativement proches permettent d'expliquer l'existence d'un substrat cérébral commun entre le voyage mental passé et futur. Schacter et Addis (2007 ; Schacter et al., 2007) ont formulé l'hypothèse d'une « construction épisodique par simulation » dans laquelle les événements futurs et passés seraient construits à partir d'une information épisodique stockée, et reposeraient sur des processus cognitifs, tels que des processus de référence à soi, d'imagerie, de combinaison de détails encodés, de visualisation de scènes complexes.et qui impliqueraient ces différentes aires cérébrales.

Hassabis et Maguire (2007) ont également proposé que l'hippocampe puisse jouer un rôle crucial dans les processus d'imagination mentale au sens large. Cette structure lierait les différents éléments disparates d'un événement ou d'une scène en un tout cohérent. Les régions communes au voyage mental passé et futur refléteraient des processus de génération mentale et de maintient d'événements ou de scènes complexes cohérentes. L'implication de l'hippocampe dans des processus imaginaires, de projection dans le futur (Addis et al., 2007; Andrews-Hanna, Reidler, Sepulcre, Poulin, & Buckner, 2010; Gerlach, Spreng, Gilmore, & Schacter, 2011; Hassabis, Kumaran, & Maguire, 2007) et de récupération en mémoire épisodique autobiographique (Viard et al., 2011) serait due à son rôle dans l'intégration et la mise en cohérence de divers détails perceptifs, sensoriels, contextuels. Les auteurs s'appuient sur l'observation d'un groupe de patients amnésiques atteints de lésions hippocampique bilatérales, incapables de construire de nouvelles expériences imaginaires en réponse à des indices verbaux. Dans l'étude en réponse à des scénarios relativement banales comme « Imaginez vous allongé sur une plage de sables blanc d'une île tropicale », les participants devaient décrire leur scénario mental avec le plus de précisions possibles. Non seulement les patients étaient largement déficitaires par rapport au groupe contrôle pour imaginer de nouvelles expériences, mais, les cotations du report verbal, divisé en plusieurs indicateurs de contenu (référence spatiale, entités, descriptions sensorielles, pensées, émotions, actions...), indiquent que les expériences imaginées par les patients manquaient de cohérence spatiale et ressemblaient à une image fragmentée (Hassabis, Kumaran, & Maguire, 2007; Hassabis, Kumaran, Vann, & Maguire, 2007).

Une approche plus généraliste des fonctions de ces structures cérébrales communes a été proposé par Buckner et Caroll (2007). Selon eux, la projection de soi de manière générale (i.e., la capacité à voyager depuis le présent vers un lieu, un temps ou une perspective différente) sous-tendrait le voyage mental dans le passé et le futur mais également dans d'autres tâches cognitives telles que des tâches impliquant les théories de l'esprit ou de la navigation.

Des spécificités cérébrales pour le voyage passé ou futur ?

S'il existe un recouvrement important, il existe néanmoins des spécificités au voyage mental passé, d'un point de vue cérébral. Nyberg et al. (2010) ont par exemple observés des activations spécifiques aux événements passées dans le cortex latéral pariétal gauche. Les participants étaient entrainés à s'imaginer prendre un court trajet dans un environnement familier. Puis, tandis que leur activité cérébrale était enregistrée, ils devaient s'imaginer sur différents trajets effectuées: 1) dans le passé de manière répétée (« Passé répété »), 2) dans le passé lors d'une occasion unique (« passé unique »), 3) dans le « présent », ou 4) dans le « futur ». Après avoir révélé un réseau commun pour les différentes situations, les auteurs ont observé que le cortex latéral pariétal gauche répondait de manière différentielle à chaque type d'événements. Cette région répondait au maximum pour les événements « passés unique » puis « passés répétés » puis « futurs » lorsque l'activité de la condition imagination dans le présent était considérée comme niveau de base. Cette structure pourrait donc être impliquée dans la projection mentale et particulièrement pour les événements passés uniques (i.e., épisodiques). Par ailleurs, Viard et al., (2011) ont montré, en utilisant une procédure similaire qui ne distinguait que des événements futurs ou anciens, un réseau spécifique au niveau du cortex pariétal inférieur et supérieur qui concernerait la projection dans le futur. Dans cette étude, la corrélation des activations à des mesures d'épisodicité pour chaque événement (évaluée par la quantité de détails et la spécificité du rappel) ont révélé des activations hippocampique, angulaires et corticales uniquement pour les souvenirs anciens.

Nous avons donc défini l'accès à un état de conscience autonoétique comme relié au concept de soi, à la capacité de revivre un moment particulier de son passé dans un lieu et un temps particulier. Nous avons vu que ce lien ne peut pas être défini comme la

simple présence d'informations portant sur soi mais davantage comme une capacité à se re-projeter mentalement dans un événement chargé en contexte personnelle. Les études portant sur la projection mentale ont permis de révéler des processus cognitifs communs de la mémoire épisodique avec des processus de projection de soi dans l'espace, tel que les processus de navigation ou de re-construction de scènes visuo-spatiale. Ces recherches permettent également de révéler des processus cognitifs spécifiques, liés à un substrat neuronal pariéto-hippocampique, qui devraient permettre de distinguer les processus d'imagination et de reviviscence. Cette distinction nous amène naturellement à une troisième notion cruciale de l'état de conscience autonoétique, à savoir le sentiment de véracité personnelle.

4. Un sentiment de véracité personnelle.

La conscience autonoétique est crucialement reliée à un sentiment de véracité personnelle, subjective pouvant aller au-delà de la présence d'une trace mnésique.

Toutefois, il semble que la mémoire épisodique et l'accès à un état de conscience autonoétique ne soient pas directement reliés à la véracité objective du contenu de la mémoire. En effet, l'étude des faux souvenirs grâce au paradigme de Deese-Roediger et McDermott (paradigme DRM, 1995) a permis d'observer l'association fréquente d'un souvenir épisodique à une fausse reconnaissance. Dans ce paradigme, on présente généralement une liste de mots autour d'un champ lexical commun comme par exemple le champ lexical du sommeil : oreiller, édredons, rêves etc. Sans jamais présenter le leurre critique (sommeil). En phase de reconnaissance des items anciens et nouveaux sont présenté ainsi que le l'item critique « sommeil » qui n'a pas été présenté. Non seulement les participants rapportent à tord avoir appris ce mot mais ils indiquent même avoir un réel souvenir de cet apprentissage (pour une revue voir Gallo, 2010; 1995). Cette illusion de la mémoire serait difficile à éviter. Il a été proposé que de telles illusions de mémoire soient dues à une plus grande facilité de traitement de ces items, due à une fluence conceptuelle. Cette fluence serait attribuée à tord à une familiarité subjective passée (Ce phénomène sera développé dans le Chapitre 3, Section mémoire comme attribution, Jacoby, Kelley, & Dywan, 1989; Jacoby & Whitehouse, 1989; Jacoby, Woloshyn, &

Kelley, 1989). Au niveau de l'interprétation théorique, Tulving avait également dissocié dans la mémoire épisodique ce sentiment de passéité et la trace mnésique. En effet, dans le modèle GAPS ce serait l'information ecphorique et non la trace en mémoire qui serait à l'origine du sentiment la conscience autonoétique.

Certains résultats indiquent que les fausses reconnaissances sont fréquemment associées à un état de conscience autonoétique. Plancher et al. (2009; 2008) se sont intéressés au lien entre la mémoire épisodique et les fausses reconnaissances : leurs résultats indiquent que, bien que le participant ne soit pas soumis à une suggestion de la part de l'expérimentateur, près de la moitié des leurres reconnus à tord sont associés à un état de conscience autonoétique ainsi qu'à une perspective d'*acteur*. Ils se sont notamment intéressés aux caractéristiques de reconnaissance des faux items, lorsque la présence de ces items durant la phase de récupération était suggérée par l'expérimentateur plus ou moins fortement. Ils observent également une augmentation de l'association entre les leurres et l'état de conscience noétique ou la perspective de *spectateur* avec l'augmentation de la suggestion de l'expérimentateur. Ces faux souvenirs suggèrent que l'état de conscience autonoétique pourrait correspondre à un processus d'attribution lors de la récupération en mémoire, plutôt qu'à l'accès (ou non) à une trace en mémoire.

La perspective d'acteur ou de spectateur.

Différents travaux ont révélé l'existence d'un lien étroit entre les aspects phénoménologiques du rappel, à savoir l'état de conscience autonoétique, et les processus d'imagerie visuo-spatiale. L'imagerie visuelle permettrait, en effet, la récupération de détails spécifiques contribuant à l'expérience subjective du souvenir, et une meilleure spécificité du souvenir par rapport à d'autres modalités telles qu'auditive, haptique etc (Dewhurst & Conway, 1994; Williams, Healy, & Ellis, 1999). L'imagerie contiendrait des indices de récupération particulièrement efficaces pour diverses composantes du processus de récupération (acteurs, lieux...). L'imagerie visuelle constitue par ailleurs une modalité particulièrement efficace pour transmettre une information de type spatiale sur les événements, par opposition aux modalités tactile ou olfactive, par exemple. Au niveau cérébrale, le précunéus serait particulièrement important dans les tâches d'imagerie visuelle (Cavanna & Trimble, 2006; Fletcher et al., 1995; Ghaem et al., 1997).

Dans le contexte de l'imagerie visuo-spatiale, la notion de perspective semble avoir une relation particulière avec la mémoire épisodique. On distingue classiquement une imagerie visuelle adoptant une perspective d'*acteur* ou de *spectateur*. De cette distinction dépend la représentation spatiale qui sera faite des événements. Dans la perspective d'*acteur*, la représentation visuelle est centrée sur le corps ou les yeux du remémorant. Par opposition, la perspective de *spectateur* est centrée sur une position externe au sujet, mais permettant de visualiser le sujet de la scène. Nigro et Neisser (1983) ont contrasté ces deux formes d'imageries lors de la récupération d'expériences personnelles: une perspective d'*acteur*, qui correspond à la perceptive subjective originelle, le remémorant comme « voit » l'événement depuis sa perspective propre, depuis l'intérieur de son corps, et une perspective de *spectateur*, dans laquelle le remémorant voit sa personne engagée dans les événements et l'action, de la même manière qu'un spectateur face à une scène. Ces auteurs ont été les premiers à montrer que la majorité des souvenirs autobiographiques (2/3) est rappelé en utilisant une perspective d'*acteur*.

1. Du filtre émotionnel au lien à soi.

Il a été proposé que la perspective visuelle des souvenirs puisse provenir d'une modulation émotionnelle des souvenirs. Nous allons tenter de montrer que le facteur déterminant dans les émotions ne serait pas tant leur valeur positive ou négative mais davantage leur lien au concept de soi.

En effet, Nigro et Neisser ont proposé que la perspective visuelle utilisée au moment de la récupération des souvenirs dépende de l'état émotionnel d'encodage. Lorsque l'événement correspondait à une situation stressante pour le participant, les auteurs observeraient une diminution de la perspective d'*acteur* en rappel. Par la suite, il a été proposé que le facteur émotionnel constitue un filtre permettant de relier, ou non, l'épisode au concept de soi. D'un point de vue théorique, Sutin et Robins (2008) ont proposé un modèle de mémoire permettant d'attribuer un rôle fonctionnel à la perspective visuo-spatiale en lien avec le concept de soi, dans la récupération autobiographique. Ils proposent ainsi que la perspective visuelle adoptée dans un souvenir aurait d'importantes implications dans les pensées, sentiments et buts personnels, et serait intégralement reliée à des procédures d'évaluation personnelle.

De nombreuses études ont observé une influence de la présence de caractéristiques personnelles dans un événement sur la perspective de récupération. D'Argembeau, Comblain, et Van der Linden (2003) ont par exemple observé que les souvenirs vécus comme émotionnels pour des raisons personnelles (valence qui dépend du participant et de son passé, et non de l'item) sont davantage rappelés avec une perspective d'*acteur*, que les souvenirs neutres qui seraient davantage rappelés en perspective de *spectateur*.

Chez des patients dépressifs, Bergouignan, et al. (2008) ont observé un déficit dans la capacité à adopter une perspective d'*acteur* pour des souvenirs épisodiques autobiographiques positifs. Le fait que ces patients souffrent par ailleurs de déficits de l'état de conscience autonoétique permet de révéler une co-occurrence pathologique : dans les mécanismes d'imagerie visuo-spatiale et la conscience autonoétique.

Ces études suggèrent l'existence d'un lien étroit entre la perspective d'*acteur* et le concept de soi. Pour aller plus loin, nous allons à présent nous intéresser au lien entre la

perspective d'*acteur* et la mémoire épisodique. Cette perspective permettrait, en effet, une reviviscence autonoétique, tandis que la perspective de *spectateur* serait davantage reliée à un rappel impersonnel des événements autobiographiques sémantisés.

2. D'un simple effet de récence à une reviviscence autonoétique.

Robinson et Swanson (1993) ont à la suite de Nigro et Neisser testé la possibilité d'une association entre la durée de maintien du souvenir et le type de perspective de récupération. Ils ont ainsi observé que les souvenirs les plus vivides et les plus récents donnaient lieu à une reviviscence plus fréquemment associées à une perspective d'*acteur*. Ces résultats doivent néanmoins être interprétés avec précaution puisque ces études ne distinguent pas les différentes formes de souvenirs. Il est donc possible qu'un facteur confondu soit à l'origine de l'association entre perspective d'*acteur* et récence. En effet, il a été montré que les expériences, mêmes anciennes, ayant une reviviscence importante, tels que les souvenirs flashs (Talarico & Rubin, 2003) sont majoritairement revécues avec une perspective d'*acteur*.

Du point de vue de la reviviscence épisodique de l'événement, il a en effet été montré que la perspective d'imagerie lors de la récupération d'un événement autobiographique serait lié à l'état de conscience (autonoétique et noétique) associée au rappel de l'événement (Libby, 2003). Dans une première phase, chaque souvenir était coté (R), pour les événements dont les participants se rappelaient et (K), pour ceux dont ils pouvaient simplement dire qu'ils avaient eu lieu. Une seconde évaluation de chaque événement a révélé en évidence l'adoption d'une perspective d'*acteur* pour la majorité des événements de la catégorie R et de *spectateur* pour la majorité des événements de la catégorie K. La perspective d'*acteur* ou de *spectateur* pourraient ainsi refléter une forme particulière de récupération. Les événements épisodiques seraient donc associés à un état de conscience autonoétique impliquant une perspective d'*acteur*. Cette interprétation a été confirmée par une étude de Crawley et French (2005). Dans cette étude les participants devaient rappeler différents événements autobiographiques de leur petite enfance (avant 10 ans) en leur attribuant un état de conscience selon trois catégories : R, K et incertain. Pour chaque événement un ensemble d'informations sur le contenu (détails visuels,

sensoriels, localisation, période, émotion..) était ensuite collecté, et notamment la perspective visuelle d'imagerie adoptée (d'*acteur* ou de *spectateur*). Les auteurs ont de nouveau observés que dans une tâche de récupération autobiographique, les participants utilisaient principalement une perspective d'*acteur* (78%) pour les événements type R. Au contraire, les participants utilisaient principalement une perspective de *spectateur* pour les événements de type K (81%). De plus, les souvenirs de type R étaient davantage associés aux de contenus sensoriels (visuels et autres), émotionnels, mais également a davantage d'informations concernant le lieu et le temps. Ces résultats indiquent donc que la perspective d'*acteur* serait reliée à une reviviscence de type conscience autonoétique, reliée à un contenu spécifique et placé dans un contexte spatio-temporel. De fait, cette perspective d'*acteur* pourrait être considérée comme un marqueur de la mémoire épisodique (Tulving, 1984).

D'un point de vue cérébral, certaines preuves viennent appuyer l'hypothèse selon laquelle la perspective d'*acteur* refléterait une reviviscence de l'événement. Eich, Nelson, Leghari, et Handy, (2009) ont comparé le substrat anatomique activé par la récupération d'un épisode depuis une perspective d'*acteur* par rapport à une récupération depuis une perspective de *spectateur* en contrôlant le contenu des souvenirs et leur caractère émotionnel. Les résultats indiquent que la région insulaire bilatérale et les régions somato-sensorielles gauche sont davantage impliquées dans la perspective d'*acteur*. Au contraire, aucune activation spécifique n'est observée dans la condition de *spectateur*. Ces structures cérébrales spécifiques à la perspective d'*acteur* sont particulièrement impliquées dans la reviviscence de l'expérience et pourraient refléter une reviviscence incarnée de l'événement. Il existerait un corrélat neuro-anatomique de la capacité à se situer, de manière plus ou moins réelle, dans son corps au cours de la projection mentale. De plus, les auteurs indiquent la présence d'une activation supplémentaire amygdalo-hippocampique. Bien que les auteurs se focalisent sur l'implication potentielle de l'amygdlae dans le versant émotionnel, il est possible que l'activation hippocampique reflète la perspective d'*acteur* impliquée dans l'imagerie visuelle épisodique. En effet, la perspective d'*acteur* pourrait constituer un marqueur comportemental de la conscience autonoétique en mémoire épisodique (Irish, Lawlor, O'Mara, & Coen, 2008), et ceci de manière non récursive avec une définition de la mémoire épisodique en terme de contenu

(contexte spatial, et temporel). En effet, comme nous l'avons noté précédemment le contenu seul (what-where-when) de l'épisode ne permet pas de définir si l'épisode est revécu en terme de conscience noétique ou autonoétique. Cette conscience autonoétique pourrait résulter d'un processus d'attribution, distinct de la récupération d'une trace épisodique et de son contenu informationnel.

La perspective d'*acteur* est donc liée à une reviviscence de l'événement fortement reliée à l'état de conscince autonoétique. Cette perspective présente en effet un lien étroit avec une conscience de soi dans un contexte spatio-temporel personnel.

3. Un rôle dans l'attribution d'une conscience autonoétique.

Si la perspective d'*acteur* est reliée à un état de conscience autonoétique lors de la récupération, ceci pourrait être provoqué par l'attribution d'une caractéristique personelle subjective passée à l'événement du fait de cette perspective. En effet, nous allons voir que l'utilisation de cette perspective dans des processus d'imagerie visuelle pourrait induire de fausses reconnaissances de type épisodique. Libby (2003) a étudié conjointement la perspective adopté lors de la récupération, les processus de fausses reconnaisances et la conscience autonoétique de récupération. L'auteur a demandé à des participants d'effectuer une double cotation, séparée par un délai, d'événements plausibles de leurs passées. Pendant le délai les participants effectuaient des tâches d'imagerie mentale, sous deux perspectives (d'*acteur* ou de *spectateur*). Cette imagerie n'était réalisée que sur des événements que les participants avaient préalablement désignés comme nouveau. Ceci était évalué au préalable par une phase de cotation, dans laquelle, les participants devaient évaluer la nouveauté de chaque événement par le biais d'un niveau de certitude. Mais deux systèmes de cotation étaient employés pour évaluer la nouveauté ou l'ancienneté d'un événement. Soit les participants cotaient leur capacité à se souvenir avoir vécu un événement (une formulation proche d'une cotation R), soit ils cotaient si l'événément avait simplement eu lieu dans le passé sans qu'ils s'en souviennent nécessairement (une formulation proche d'une cotation K). Dans la deuxième condition, les participants pouvaient ainsi attribuer un niveau de certitude élevé à un événement dont ils ne se souviennent pas à proprement parlé, mais pour lequel ils ont une connaissance de leur

participation par exemple via un proche, ou de vieille photos. Ces deux types de cotation très différentes étaient réalisées une nouvelle fois après les tâches d'imagerie mentale. L'analyse des fausses reconnaissances (i.e., quotées « événement nouveau » en phase 1 et « événement ancien » en phase 2) indique que lorsque la perspective adoptée durant l'imagerie visuelle (d'*acteur* ou de *spectateur*) est congruente avec les consignes de la récupération, alors le niveau de certitude augmente à tort. : ainsi, lorsqu'ils recherchaient si un événement était un souvenir épisodique (associé à une conscience autonoétique), ils étaient plus enclin à attribuer un niveau de certitude élevé après une tâche d'imagerie visuelle en perspective d'*acteur* ; s'ils jugeaient, au contraire, simplement de leur connaissance d'un événement (associé à une conscience noétique), ils étaient plus enclin à attribuer un niveau de certitude élevé après une tâche d'imagerie visuelle en perspective de *spectateur*. Il est crucial de noter que l'ensemble de ces résultats portent sur de faux souvenirs, il n'y a donc pas de facteur confondu puisqu'il n'existe aucune trace en mémoire de ces événements. Par conséquent, la perspective d'imagerie mentale pourrait influencer non pas la trace en mémoire mais l'attribution d'un état de conscience du passé (autonoétique ou noétique).

L'ensemble des ces études sur la perspective d'*acteur* indiquent que cette perspective serait lié au concept de soi et permettrait une reviviscence autonoétique d'un événement. Enfin, certaines données suggèrent que cette perspective d'imagerie pourrait induire dans certaines circonstances des illusions de souvenirs épisodiques. Cette perspective pourrait donc être davantage reliée aux processus de récupération du souvenir épisodique qu'à la trace mnésique épisodique objective.

Dans ce chapitre, nous avons décrit le caractère **spécifique** d'un souvenir épisodique par la présence d'un **contexte spatial et temporel encodé automatiquement par l'hippocampe**. Chaque événement serait composé de sous-éléments **perceptifs et sémantiques** pouvant être agencés, liées lors de l'encodage. A l'encodage, le **degré d'unification entre items** influencerait le recours ultérieur à des processus de familiarité. Un **processus de détection de la nouveauté** « associatif », au niveau de l'hippocampe, permettrait de déclencher l'encodage d'un nouvel épisode.

La répétition des épisodes et **l'extraction de composantes invariantes dans de multiples contextes** permettrait **l'émergence de connaissances sémantiques**. Si les stocks mnésiques entre ces deux systèmes ne sont pas nécessairement distincts, l'épisodicité du souvenir reposerait et serait corrélé à un critère phénoménologique subjectif : **l'accès à un état de conscience autonoétique**, telle qu'évaluée par **la procédure RKG**. Cet état de conscience pourrait être définit comme le recouvrement partiel d'une **conscience de soi contextualisée** et d'une **projection mentale vers son passé**. Nous avons montré l'importance de la **perspective d'*acteur*** dans les processus d'imagerie visuelle **lors de la récupération. Cette perspective égocentré** serait lié non seulement au **concept de soi** mais également à une **attribution** d'une **reviviscence épisodique par l'individu**.

Chapitre 2.
Quel support spatial pour la mémoire épisodique ?

Les modèles théoriques fonctionnels de la mémoire épisodique se sont amplement appuyés sur la contextualisation de l'événement dans l'espace. Dans ce chapitre, nous nous intéresserons aux formes de représentations[6] de l'espace psychologique, en identifiant trois principaux référentiels spatiaux[7] (Freksa, Habel, Wender, & Klatzky, 1998) : les référentiels a) égocentré statique (i.e., centré sur l'individu), b) allocentré (i.e., indépendant de l'individu) puis, c) la mise à jour égocentrée (i.e., centrée sur le déplacement de l'individu). Ce chapitre développera donc plutôt le traitement spatial et la mémoire spatiale que la mémoire épisodique en tant que telle. Son objectif est d'évaluer la représentation allocentrée comme candidat pour sous-tendre la mémoire épisodique puisque cela est souvent avancé comme une évidence, et de présenter les éventuels candidats alternatifs.

De manière consensuelle, la représentation allocentrée conçue comme stable, abstraite et relationnelle, a été proposée comme le seul support possible de la mémoire épisodique. De plus, cette proposition prend souvent l'allure d'un fait établi car, au niveau cérébral, l'hippocampe présente la particularité d'être central pour la mémoire épisodique et d'être également considéré comme un système de codage allocentré. Cet argument n'est certes qu'un argument de co-localisation de deux fonctions. Cependant, adjoint au fait que la représentation allocentrée, comme la mémoire épisodique, concerne principalement le lien entre éléments, cet argument présente un attrait indéniable. Nous présenterons ici tout d'abords les arguments comportementaux, cérébraux et neuropsychologiques qui ont

[6] Le terme représentation renvoi à l'utilisation classique du terme en psychologie cognitive (Moscovitch & Nadel, 1998; Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998; Nadel, Samsonovich, Ryan, & Moscovitch, 2000), à savoir un ensemble d' information stockées en mémoire (espace psychologique), permettant de capturer des entités particulières du monde (ici l'espace physique), pouvant être retrouver et utilisé ultérieurement : deux formes extrêmes s'opposent la représentation analogique (la représentation contient littéralement une copie du monde physique)et la représentation symbolique (la représentation contient des symboles et des règles permettant de combiné et utilisé les symboles, l'information est traduite et abstraite par rapport au monde physique).

[7] Le terme référentiel renvoi à un système de représentation définit par sa structure (centre du référentiel, dimension) et le type de codage (métrique, relatif…) de la localisation des objets qu'il contient (Quinlan & Dyson, 2008).

amené à renforcer expérimentalement le lien entre référentiel allocentré et mémoire épisodique. Puis, nous en présenterons les limites empiriques et théoriques. Nous examinerons tout d'abord les caractéristiques fonctionnelles du référentiel égocentré statique (de type perceptif) et allocentré et leur implication dans des tests de mémoire immédiate ou différée. Puis, d'un point de vue neurofonctionnel, nous présenterons le substrat cérébral de chacune de ces représentations. Pour conclure, nous présenterons le référentiel égocentré mis à jour : 1) ses caractéristiques fonctionnelles pour la mémoire et 2) neurofonctionnelles connus ou supposées indiquant que cette représentation permettrait de concilier les avantages de la représentation allocentrée, tout en endossant la capacité de rendre compte de processus de recréation d'une perspective d'*acteur* dans la remémoration épisodique.

La représentation allocentrée est-elle la seule à pouvoir maintenir l'information spatiale en mémoire à long terme ?

1. Pourquoi faire référence à différents types de représentation spatiale ?

De manière générale, les représentations spatiales reflètent tout d'abord l'expérience de l'espace physique, et ceci de manière plus ou moins extrapolée (i.e., la représentation est conçue comme une continuité psychique des récepteurs perceptivo-sensori-moteurs, possible grâce à des processus d'intégration et de traitement de l'information). Ces représentations ont donc comme fonction primaire de permettre l'orientation dans l'espace et/ou de contrôler les réponses comportementales liées à l'espace. Les études portant sur les représentations spatiales ont rapidement mis en avant l'importance de la plurimodalité dans la perception de l'espace. En effet, les informations véhiculées par les différentes modalités ne sont pas toujours cohérentes et pas toutes aussi fiables (e.g., l'audition par rapport à la vision pour localiser la position d'un stimulus). Ces différents niveaux d'intégration sont sans doute à l'origine de l'idée selon laquelle nous pouvons construire de multiples représentations de l'espace en fonction des sources d'informations disponibles (Burgess, 2008; Colby, 1998; Galati, Pelle, Berthoz, &

Committeri, 2010). Chaque modalité perceptive apportant des sources d'information dans un référentiel spécifique on oppose généralement une représentation égocentrée qui fait référence à l'individu et à une représentation allocentrée.

2. Deux représentations : égocentrée statique et allocentrée.

2.1. Représentation égocentrée statique pour l'action.

Le terme égocentré signifie que la représentation de l'espace physique en espace psychologique est centrée sur soi. En terme spatial, le soi peut être représenté par le corps propre à un niveau intégré (Blanke & Metzinger, 2009; Blanke, Morgenthaler, Brugger, & Overney, 2008; Bünning & Blanke, 2005). On suppose en effet que cette représentation centrée sur soi est particulièrement utile dans l'action (Burgess, 2008; Freksa et al., 1998; Goodale, Milner, Jakobson, & Carey, 1991). Selon la dissociation classique des voies visuo-spatiales proposée par Milner et Goodale (1995), cette représentation impliquerait la composante dorsale (i.e., le cortex pariétal postérieur) permettant de localiser un objet pour l'action (composante dite « *How* ?», par opposition à la composante « *Where* ? » (Voir Figure 7).

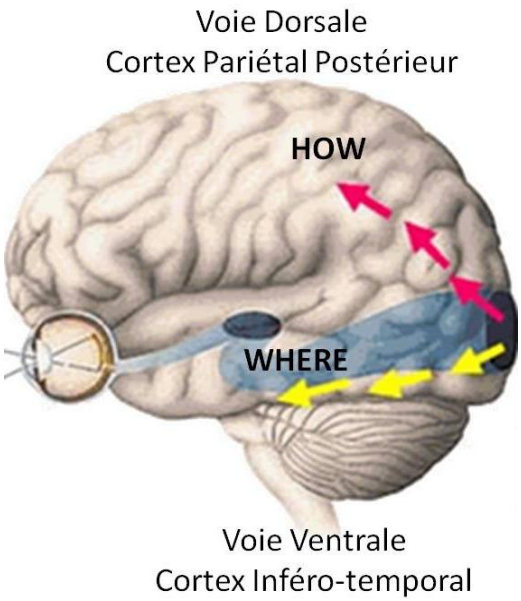


Figure 7 : Schématisation de la dissociation des voies visuo-spatiales pour l'action (« How ») et la perception explicite (« Where ») selon Milner et Goodale (1995).

En effet, pour saisir son stylo sur la table, il semble utile de localiser l'objet par rapport à la position de sa main droite pour pouvoir effectuer le geste moteur approprié. Par conséquent, il est nécessaire de coder la position du stylo dans un cadre de référence centré sur soi. Il est possible que la position de l'objet soit parfois codée dans un

référentiel[8] centré sur des sous-parties du corps, comme par exemple, la rétine dans un premier temps, pour pouvoir percevoir la position de l'objet, ou d'autres, tel que les effecteurs musculaires du bras et de la main pour la préhension. Ainsi, placer l'objet dans un repère centré sur son corps permettrait de rendre cohérent l'ensemble des sous-référentiels et d'indiquer directement leurs buts aux effecteurs musculaires. Parfois la représentation égocentrée renvoie donc à des référentiels centrés sur les récepteurs sensoriels ou les effecteurs de l'action (Burgess, 2008). Nous ne ferons pas de distinction entre ces différentes appellations dite égocentrées, et en général nous simplifierons en ne parlant que de l'individu comme centre de référence.

Au niveau neuronal, l'existence de la représentation égocentrée statique pourrait être sous-tendue par l'existence des cellules dites de *gain* (en anglais, *gain field cells,* Voir Encart 2). Celles-ci permettraient une construction égocentrée en transposant un référentiel rétinotopique en un référentiel centré sur le corps (Bremmer, Duhamel, Hamed, & Graf, 1999; Bremmer, Schlack, Duhamel, Graf, & Fink, 2001; Bremmer et al., 2001). Ces cellules seraient situées au niveau du cortex pariétal postérieur qui est par ailleurs connu pour son rôle dans les processus spatiaux de courtes durées et portant sur l'environnement proche du corps du participant (Galati et al., 2000; Neggers, Van der Lubbe, Ramsey, & Postma, 2006; Weniger, Ruhleder, Wolf, Lange, & Irle, 2009).

Certaines études neuropsychologiques ont montré l'existence d'un fonctionnement permettant la représentation de l'espace et centrée sur le corps propre. Suite à des lésions pariétales postérieures droites, des déficits attentionnels dans l'hémichamp visuel gauche ont été observées (Bisiach & Luzzatti, 1978; Chokron, 2003; Husain & Nachev, 2007). Certains de ces patients souffraient d'une incapacité à porter leur attention dans la partie de l'espace situé dans leur hémichamp gauche. Ce qui est crucial ici, c'est que l'espace de négligence attentionnelle est centré sur le corps de l'observateur (bien qu'il puisse également être centré sur les stimuli ou l'environnement), et qu'il n'est pas dépendant d'une modalité sensorielle particulière ou d'un type de stimuli. Ce déficit pourrait attester de l'utilisation d'une représentation mentale cognitive intégrant différentes modalités à un niveau spatial centré sur le corps de l'individu.

Globalement, le repère spatial égocentré se caractériserait par le codage à un moment *t* de la direction et de la distance des objets à l'individu.

[8] Le terme référentiel bien que globalement interchangeable avec représentation est ici préférée car il renvoit à un système de codage de l'espace avec un centre de référence et des axes définissant l'espace.

Encart 2 : Comment les cellules de *gain* fonctionnent-elles ?

De manière générale, les cellules de *gain* sont des cellules dont le champ récepteur de base peut être modulé à la hausse ou à la baisse. Ainsi, il est possible de diminuer la contribution relative de chaque neurone au sein d'une population de neurones. Ainsi, les différentes réponses neuronales individuelles pourraient être intégrées en un référentiel unique au niveau supérieur.

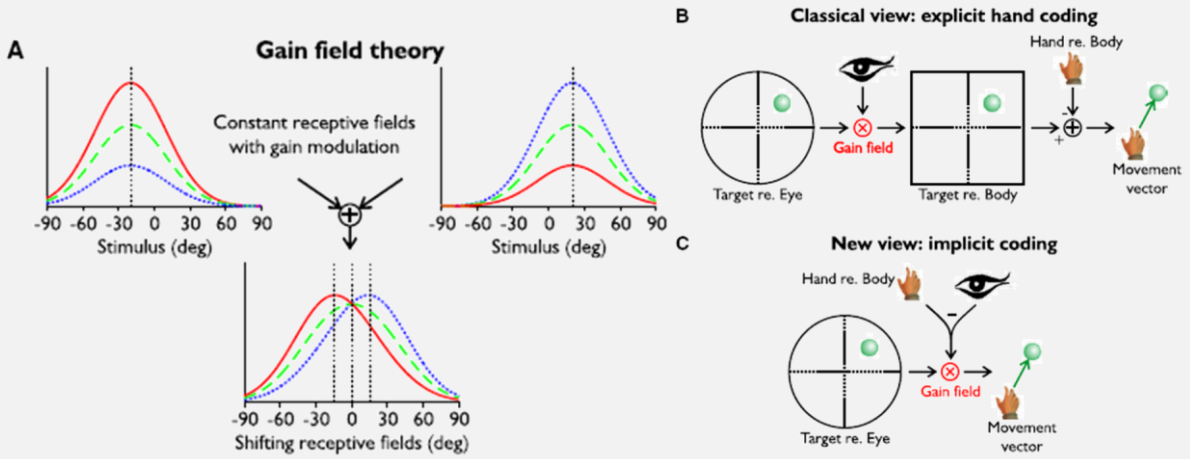


Figure 8 : (A) Mécanismes de fonctionnement de la théorie du gain proposée par Zipser et Andersen (1988). La partie supérieure du panel présente le champ récepteur de deux neurones dont la position de la cible est codée de manière constante (respectivement -20 et +20) avec une modulation de l'amplitude de la réponse par l'augmentation de la déviation, le *gain* (e.g., par la position de la main ou de l'œil) dans des sens opposés mais sans changement de la position du stimulus. Les lignes des graphiques représentent les diverses directions du regard dans le champ récepteur visuel ou neuronal : œil dirigé vers la gauche (ligne rouge), œil centré (ligne verte) et œil dirigé vers la droite (ligne bleue en pointillés). Dans ce référentiel la position de l'œil module simplement l'amplitude de la réponse de chaque neurone sans causer de déplacement de la localisation. La réponse du champ récepteur semble multipliée par l'amplitude de l'orientation du regard : « un facteur de gain ». L'addition des deux réponses neuronales modulées par le gain donne lieu à un champ récepteur de changement de localisation en sortie, par exemple, la position de l'oeil (dans d'autres cas la position de la main), déplace la localisation du champ récepteur.

B) Représentation classique de la planification motrice. Dans ce schéma les cellules de *gain* sont utilisées pour transformer la position de la cible d'une représentation centrée sur l'œil (i.e., rétinotopique, re-eye) en une représentation centrée sur le corps (re-body) ; la position de la main par rapport au corps peut alors être soustraite dans ce référentiel pour permettre la production du vecteur de mouvement désiré.

C) Les nouvelles perspectives sur la planification du mouvement : Chang et al. (2009) proposent que le vecteur de mouvement puisse être directement généré si le champ récepteur visuel de la cible est modulé, à la fois, par la position des yeux et de la main (avec des valeurs identiques mais opposées). La lecture de ce traitement implicite permettrait alors de produire le mouvement d'atteinte. D'après (Blohm & Crawford, 2009).

2.2. Représentation allocentrée pour la mobilité et la mémoire ?

L'individu est quasiment toujours en déplacement dans son environnement. Or, dans le cadre d'une représentation égocentrée, un déplacement de quelques mètres nécessiterait de changer le codage de chaque objet (distance et direction). Il apparait donc coûteux pour un système, de changer le codage de l'information de localisation des objets à chaque déplacement du corps. Une solution serait de coder la position des objets dans un référentiel centré sur l'environnement qui ne serait pas modifié par le déplacement de l'individu. Alors, seules les positions de l'individu devraient être actualisées, ce qui serait moins couteux. Cette représentation centrée sur l'environnement et indépendante de la position de l'observateur est couramment appelée représentation allocentrée. (Voir Figure 9).

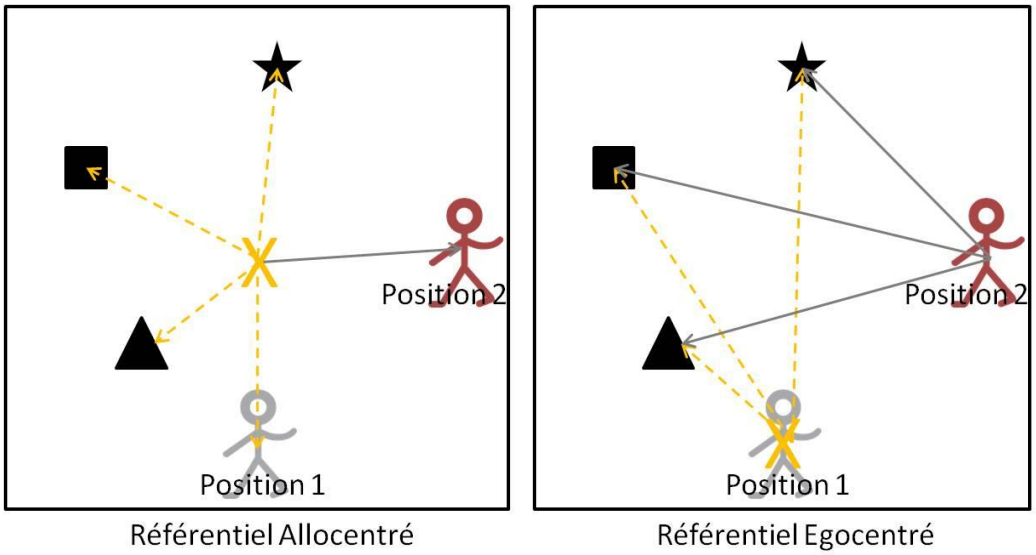


Figure 9 : Mise en évidence de l'économie du codage de la position des objets d'un espace lorsque le participant se déplace si le codage est fait dans un référentiel allocentré par rapport à un référentiel égocentré.

Bien que ce terme allocentré recouvre parfois des significations diverses selon les auteurs (e.g., exocentré, centré à l'extérieur, géocentré, centré sur la terre, ou même centré sur un autre humain), le point commun à ces différentes descriptions repose sur le fait que le centre de référence du référentiel est unanimement défini comme indépendant de la position de l'individu.

Ainsi, les représentations allocentrées et égocentrées s'opposent quant au centre de référence choisi pour se représenter l'espace, respectivement indépendant ou dépendant de l'individu. Nous verrons toutefois qu'il existe des exceptions concernant l'usage de ces termes (Chapitre 3), Burgess et al. (2001) conservent le terme allocentré bien que la représentation soit centrée sur l'individu.

Au-delà du centre de référence, la représentation allocentrée se distingue également par son contenu, nous y reviendrons mais globalement elle coderait principalement des repères et structures de l'environnement (lieux, objets etc). Elle coderait les relations stables entre ces différents repères [9](Mou, Xiao, & McNamara, 2008), telles que les angles, et les distances.

Pour résumer, les représentations allocentrées et égocentrées s'opposent donc à la fois par le contenu, respectivement de type objet-objet, et de type soi-objet, et par leur centre de référence, respectivement indépendant et dépendant de l'individu.

Enfin, d'un point de vue neurofonctionel, la représentation allocentrée a été historiquement reliée à la capacité de maintenir une information à long terme par opposition à l'implication de la représentation égocentrée dans l'action (Milner et al., 1999). Cette proposition repose principalement sur l'évaluation de la patiente DF (Figure 10) dont les voies visuelles ventrales ont été détruites et qui présente une agnosie visuelle de la forme (Goodale et al., 1991; Milner et al., 1999). Cette patiente est connue pour être déficitaire dans les tâches nécessitant de porter un jugement explicite sur une information spatiale, tel que la taille ou l'orientation d'un objet, pourtant elle est parfaitement capable de réaliser un geste moteur égocentré. La dissociation inverse à celle de DF est observée chez la patiente AT, léséé au niveau des régions occipito-pariétales (Jeannerod et al., 1994). En mémoire spatiale cependant, DF qui présente des capacités préservées pour attraper un objet lorsque le délai entre la présentation de l'objet et le test sont courts serait néanmoins déficitaires lorsque le délai est supérieur à deux secondes (Voir Figure 10). Cette voie ventrale visuelle, lésée chez DF, pourrait être une source d'information cruciale pour le lobe temporal médian et la représentation allocentrée.

[9] Un codage que nous simplifierons par objet-objet.

Donc à long terme l'information spatiale serait conservée par l'hippocampe et sa représentation allocentrée. Suite à ces observations, il a été proposé qu'une représentation égocentrée statique soit inappropriée pour un encodage à long terme de l'information spatiale. D'un point de vue fonctionel, le codage de la localisation des objets en présence d'un long déplacement de l'individu serait trop coûteux (Burgess, Maguire, & O'Keefe, 2002 ; Nadel & Moscovitch, 1997; Nadel et al., 2000). Au contraire, une représentation centrée sur l'environnement, indépendant de l'individu permettrait le maintien de l'information spatiale en mémoire à long terme.

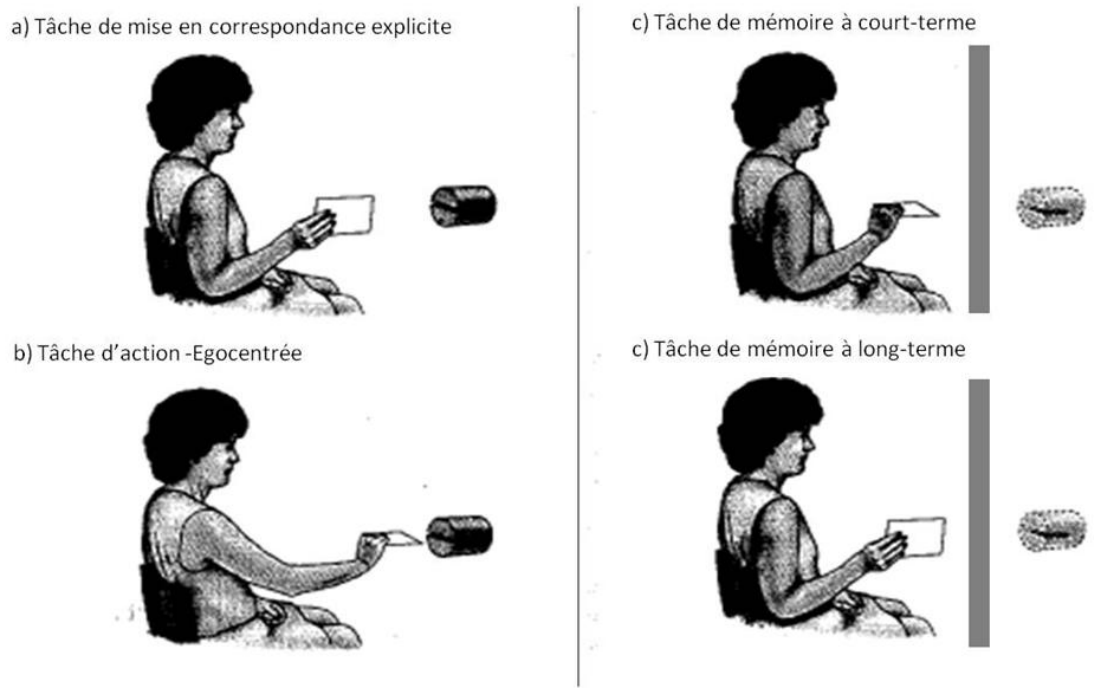


Figure 10 : Observation expérimentale d'une dissociation entre la perception spatiale consciente (a) et la perception spatiale pour l'action (b), et d'une dissociation entre la mémoire spatiale à court terme (c) et à long terme (d) chez la patiente DF atteinte d'une lésion de la voie ventrale visuo-spatiale. a) Dans la tâche de correspondance explicite de l'orientation de l'objet (lorsque l'action de mise en correspondance n'est pas effectuée), DF est déficitaire. B) Dans la tâche d'action égocentrée, dans laquelle le geste d'insertion de la carte dans la fente doit être réalisé, DF produit le geste correct sans hésitation. La dissociation inverse a été observée chez la patiente AT lésée au niveau de la voie dorsale (i.e., régions occipito-pariétales). c'est-à-dire des performances normales dans une tâche d'estimation explicite de la taille des objets, associée à une performance déficitaire dans une tâche sensorimotrice (Jeannerod, Decety, & Michel, 1994). En mémoire, les résultats de Milner, Dijkerman, et Carey (1999) suggèrent que DF est également préservée c) en mémoire à court terme, lorsqu'elle doit vérifier que sa connaissance de l'orientation est correcte. Mais d) dans une tâche de mémoire à long terme, lorsque le délai entre l'encodage de l'orientation de l'objet et le test dépasse deux secondes, DF est déficitaire.

3. Evaluation comportementale de la dissociation entre représentation égocentrée statique et représentation allocentrée pour la mémoire spatiale.

Les représentations égocentrées statiques et allocentrées peuvent être considérés comme entretenant diverses formes de relations hiérarchiques : une hiérarchie en fonction de l'expertise avec l'environnement (i.e., durée d'exposition, fréquence etc, Freksa et al., 1998; Gallistel, 1990), une hiérarchie développementale (i.e., formation de représentation égocentrée multiples, puis intégration, puis décentration allocentrée, Piaget & Inhelder, 1998; Pick & Lockman, 1981), une hiérarchie temporelle des processus de traitement (i.e., l'égocentré puis l'allocentré), et enfin une hiérarchie de maintien de l'information à court ou long terme (Burgess et al., 2001; Postma, Kessels, & van Asselen, 2008; Waller & Hodgson, 2006). Dans cette section, nous allons nous intéresser plus particulièrement à cette dernière et présenter des indices provenant d'expérimentations comportementales de l'utilisation de ces deux représentations dans la mémoire spatiale.

3.1. Un rôle dans la mémoire spatiale à court terme : *l'effet d'alignement égocentré.*

Chez le participant sain, des arguments comportementaux plaident en faveur de l'utilisation d'une représentation égocentrée, ou centrée sur l'observateur et sa perspective, dans la mémoire à court terme. Parmi ceux-ci *l'effet d'alignement égocentré* est l'un des plus robustes. Dans ces études, un ensemble d'objets est appris par le participant depuis une perspective particulière. Puis le participant doit, dans une seconde phase, reconnaitre la scène ayant été apprise. On observe alors que le temps de reconnaissance des scènes précédemment présentées augmente de manière linéaire avec l'angle formé entre la perspective présentée à l'encodage et celle présentée lors de la récupération (Diwadkar & McNamara, 1997). Un effet similaire est observé lors d'une tâche d'orientation spatiale réalisée à partir d'une activité d'imagerie mentale. Par exemple, lorsqu'après la phase d'apprentissage d'une configuration particulière d'objet, on demande aux participants de pointer la direction d'un des objets de mémoire (dans la Figure 11, la lampe blanche par exemple), alors ils sont plus rapides et commettent moins d'erreur, s'ils s'imaginent adopter la même perspective qu'à l'encodage que s'ils doivent adopter une autre

perspective imaginaire (Shelton & McNamara, 1997, 2004b). Ces études indiquent que l'individu sain utilise une représentation égocentrée pour conserver en mémoire une information spatiale durant un court délai.

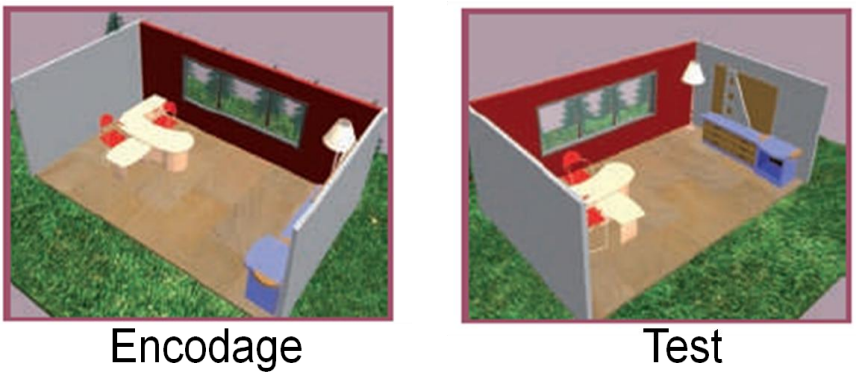


Figure 11 : Illustration de stimuli spatiaux pouvant être utilisés pour mettre en évidence l'effet d'alignement avec la perspective d'encodage. L'image de gauche présente un exemple de scène avec un point de vue particulier adopté pour l'encodage. L'image de droite présente la même scène depuis un point de vue différent (phase test). Le temps de reconnaissance en test de la scène (image de droite) sera plus long que si le participant devait reconnaitre la scène avec la même perspective que celle présentée à l'encodage (image de gauche).

3.2. La représentation allocentrée dans la mémoire spatiale à long terme et à court terme chez l'homme : l'exemple de *l'effet d'alignement allocentré.*

Comme la représentation égocentrée, la représentation allocentrée pourrait participer à la mémorisation spatiale à court terme.

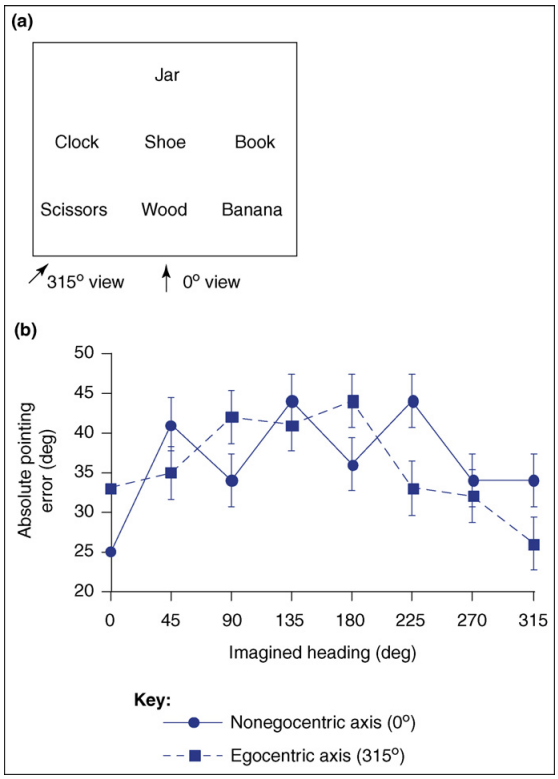
Suite à une exposition prolongée à un environnement spatial.

L'utilisation d'une représentation allocentrée dans la mémorisation spatiale à court terme a également été montrée chez l'homme, dans un paradigme d'orientation spatiale réalisé à partir d'imagerie visuelle identique à celui présenté ci-dessus. Dans cette tâche, on observe un avantage dans les performances lorsque la mémoire spatiale peut s'appuyer sur des repères stables indépendants de la position de l'individu. On observe donc une facilitation dans la mémorisation spatiale en présence d'éléments de nature allocentrée

(Mou & McNamara, 2002; Mou et al., 2008; Mou, Zhao, & McNamara, 2007; Shelton & McNamara, 2001).

Dans une tâche de reconnaissance visuelle de scène, Mou et McNamara (2002) ont par exemple montré une amélioration des performances de mémoire spatiale, en présence d'un axe de symétrie au sein de la configuration spatiale, lorsqu'en test la scène était alignée avec cet axe. Les participants apprenaient la localisation d'objets dans une pièce, ceux-ci étant placés selon une configuration contenant un axe de symétrie. Pendant l'apprentissage, cet axe de symétrie était aligné ou non avec leur perspective. Pendant le test, les participants devaient effectuer de mémoire un jugement relatif de direction (« Imaginez-vous debout au point X, faisant face à Y, pointez s'il vous plait l'objet Z »).

Figure 12 : Effet d'alignement de nature allocentré. a) Les participants visualisaient une configuration d'objets depuis la position 315° ou depuis la position 0°. b) Chacun des groupes effectuait ensuite un jugement de direction relative des objets à partir de leur mémoire de la position des objets. Les performances du groupe 0° étaient meilleures lorsque les participants s'imaginaient aligné en 0° (*effet d'alignement égocentré*). Leurs performances étaient également meilleures lorsque la perspective imaginaire était aligné avec les axes de symétrique intrinsèques à la configuration (90°, 180°, 270°) par rapport à une autre direction (*effet d'alignement allocentré*). Le groupe 315° obtenait de meilleures performances lorsque les personnes imaginaient être alignées à la position 315° et leurs performances diminuaient en fonction de la taille de l'angle de rotation avec sa position lors de l'encodage (effet d'alignement égocentré).



Les résultats indiquent que les participants étaient plus précis lorsque la perspective imaginaire en phase test (« Imaginez-vous debout au point X, faisant face à Y ») était aligné avec l'axe de symétrie intrinsèque de la configuration spatiale. Il est important de noter que cette facilitation de l'alignement avec l'axe de symétrie est observée indépendamment de *l'effet d'alignement égocentré*. En effet, la facilitation de l'alignement avec l'axe de symétrie persiste même lorsque les participants ont appris la configuration sans être alignés sur cet axe, et que leur perspective en phase test diffère donc de leur perspective lors de l'apprentissage (Figure 12).

Plus généralement, ces études indiquent que des repères spatiaux stables et externes à l'individu tels qu'un axe de symétrie, des indices environnementaux saillants (le contour ou la structure d'une scène), des repères visuels (Mou, Fan, McNamara, & Owen, 2008; Mou & McNamara, 2002; Mou et al., 2007) constitueraient une source de référence externe à l'individu facilitant le codage de la position spatiale des objets. Pourtant, ces protocoles permettent au participant d'apprendre les configurations d'objets pendant une durée suffisamment longue pour qu'ils aient la capacité d'en acquérir une bonne connaissance. Leur expérience préalable avec l'environnement est relativement importante. Or, la durée d'exposition au matériel pourrait être un des facteurs influençant l'utilisation d'une représentation spatiale égocentrée ou allocentrée. La représentation allocentrée pourrait n'être utilisée qu'après une exposition prolongée à l'environnement ou la configuration spatiale. Cette question est importante vis à vis de la mémoire épisodique car les souvenirs épisodiques impliquent souvent des espaces dans lesquels les individus n'ont pas toujours d'expériences répétées.

Suite à une exposition brève.

Il a en effet été montré que la représentation de l'espace pouvait impliquer des repères spatiaux de type allocentré même après une exposition très brève à la configuration spatiale. Mou, Xiao, et McNamara (2008) ce sont intéressés à la possibilité d'utiliser des indices environnementaux (codage indépendant de la position de l'individu, i.e., allocentré) suite à une très brève présentation d'une configuration spatiale. Ils ont demandé à des participants de mémoriser la position de cinq objets sur une table. Après

un bref délai, les participants devaient indiquer si l'objet pointé par l'expérimentateur avait été déplacé. La perspective impliquée dans la phase test pouvait être identique ou différente de celle de la phase d'apprentissage. Pour cela, les auteurs ont manipulé l'alignement des objets contextuels avec la grande longueur de la table rectangulaire de présentation. Ils ont observé que les performances de détection de changement étaient meilleures, si durant l'encodage, l'objet cible était présenté aligné avec deux autres objets, eux-mêmes alignés avec la grande longueur de la table. Ces résultats sont cohérents avec « l'effet d'alignement à l'axe de symétrie » présenté précédemment et suggèrent l'existence d'une facilitation des performances lorsqu'un codage par rapport à des éléments externes (les objets et la table) est possible. Crucialement, ces effets indiquent qu'un bénéfice de l'utilisation d'une représentation allocentrée peut avoir lieu après un court délai entre l'encodage et le test et suite à une expérience même limitée avec l'environnement.

Il apparaît donc important de prendre en compte la possibilité pour l'individu de coder les informations en référence à des éléments externes stables, indépendamment de sa position, c'est-à-dire dans une représentation allocentrée. Ces résultats conduisent donc à considérer l'existence d'une représentation allocentrée pouvant être utilisée en parallèle de la représentation égocentrée, étant utile à très court terme et avec une expérience réduite avec l'environnement.

4. Au-delà d'une existence parallèle à court terme : l'enjeu du long terme.

Il semble ainsi y avoir une implication parallèle, une coexistence, des représentations égocentrée-statique et allocentrée dans la mémoire à court terme (Burgess, 2006, 2008). On peut alors s'interroger sur le bien-fondé du statut uniquement allocentré de la mémoire spatiale à long terme ? Certains auteurs ont en effet proposé que toutes les informations égocentrées statiques soient stockées en mémoire à long terme en parallèle de l'information allocentrée (Wang & Spelke, 2000, 2002). Afin d'appuyer cette proposition, Wang et Spelke (2000) ont proposé à des participants d'apprendre un ensemble d'objets placés dans une grande pièce. Les participants étaient ensuite placés dans une antichambre située au centre de la pièce. Ils ne voyaient plus les objets ; ils devaient donc utiliser leur mémoire spatiale à long terme de l'environnement. Les

participants, les yeux bandés, désorientés par une rotation sur eux-mêmes, devaient par la suite pointer la position des différents objets appris. Les auteurs faisaient l'hypothèse qu'après cette désorientation, si les participants pouvaient conserver la position des objets en mémoire à long terme sous une représentation allocentrée, ainsi les erreurs de pointage dans la localisation des objets ne devraient pas varier. Autrement dit, une représentation allocentrée intégrée devrait induire des grandeurs d'erreurs équivalentes entre les différentes localisations : si les participants pointent l'objet cible comme étant à un mètre trop à droite, ils devraient pointer tous les objets à un mètre trop à droite. Au contraire, si les participants conservent différentes représentations égocentrées statiques, la mise à jour des positions relatives des objets devrait induire des grandeurs d'erreurs différentes selon les localisations. En accord avec leur prédiction, les auteurs ont observé, qu'après une rotation yeux bandés, la variance de la taille des erreurs augmentait entre les différentes localisations par rapport à une condition sans désorientation pour laquelle les représentations allocentrée et égocentrée seraient disponibles (Wang & Spelke, 2002).

Par ailleurs, d'autres auteurs et en particulier Waller et Hodgson (Burgess, 2006, 2008; Burgess et al., 2001; Waller & Hodgson, 2006) continuent de s'interroger sur la conservation à long terme d'une représentation non allocentrée. Ils considèrent l'existence d'une représentation égocentrée qui serait transitoire (i.e., à court terme) et précise et d'une représentation allocentrée plus grossière mais plus pérenne (i.e., à long terme). Suite à cette hypothèse en terme de durée de maintien, les auteurs ont ré-interprété l'expérience de Wang et Spelke (2002) et ont suggéré que si la variance des erreurs de pointage augmentait dans la condition de désorientation, ceci était dû à la moins grande précision de la représentation allocentrée par rapport à la représentation égocentrée. Ils ajoutent qu'après désorientation, la variance des erreurs pour juger la direction d'un objet par rapport à un autre objet diminuerait, ce qui suggèrerait que la représentation de l'environnement utilisée serait effectivement plus intégrée.

En résumé, les études comportementales chez le participant sain indiquent que les relations entre les représentations spatiales et la mémoire ne sont sans doute pas aussi simples que cela a été envisagé par Milner et Goodale dans le modèle double voie (1991). En effet, ce modèle a pour objectif premier de rendre compte des dissociations

neurofonctionelles au sein des voies visuo-spatiales. Comme nous l'avons évoqué, les représentations spatiales bénéficieraient de différentes sources d'informations sensorielles qu'il est essentiel de prendre en compte pour décrire ces représentations et leur interaction avec la mémoire.

Nous allons présenter l'un des arguments principaux ayant conduit à supposer que la représentation allocentrée sous-tendrait la mémoire épisodique : l'implication conjointe de la formation hippocampique dans la mémoire épisodique ainsi que dans un traitement spatial décrit comme allocentré.

La carte cognitive hippocampique : un format purement allocentré ?

1. La carte cognitive et la découverte des cellules de lieu.

1.1. Du béhaviorisme à la théorie des *cartes cognitives*.

La représentation spatiale allocentrée fut précocement assimilée aux cartes cognitive de Tolman (1948), hypothèse qui s'opposaient aux modèles behavioristes de type stimulus-réponses (Figure 13).

"We believe that in the course of learning something like a field map of the environment gets established in the rat's brain. We agree with the other school that the rat in running a maze is exposed to stimuli and is finally led as a result of these stimuli to the responses which actually occur. We feel, however, that the intervening brain processes are more complicated, more patterned and often, pragmatically speaking, more autonomous than do the stimulus-response psychologists. Although we admit that the rat is bombarded by stimuli, we hold that his nervous system is surprisingly selective as to which of these stimuli it will let in at any given time.

Secondly, we assert that the central office itself is far more like a map control room than it is like an old-fashioned telephone exchange. The stimuli, which are allowed in, are not connected by just simple one-to-one switches to the outgoing responses. Rather, the incoming impulses are usually worked over and elaborated in the central control room into a tentative, cognitive-like map of the environment. And it is this tentative map, indicating routes and paths and environmental relationships, which finally determines what responses, if any, the animal will finally release." (Tolman, 1948)

Tolman considère que les processus cérébraux intermédiaires sont plus compliqués que ne les décrivent les béhavioristes. Il propose que pour la mémoire spatiale ces représentations internes prennent la forme de *cartes cognitives* qui indiquerait des routes, des chemins et les relations entre les éléments de l'environnement et qui déterminerait une éventuelle réponse.

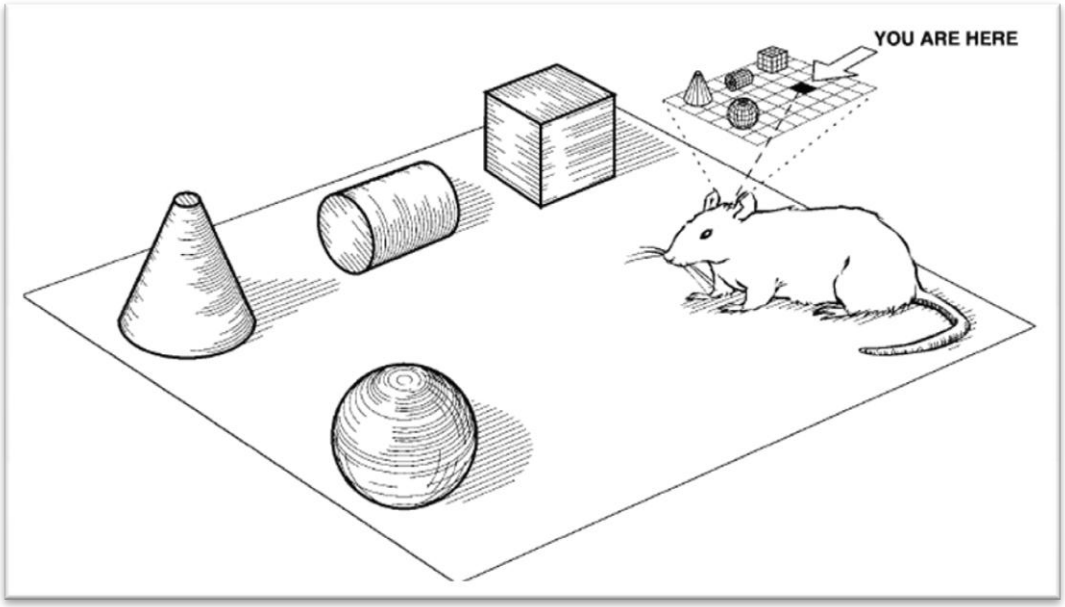


Figure 13 : Représentation de l'information véhiculée par les *cellules de lieu* : selon la théorie de l'hippocampe comme *carte cognitive* (O'Keefe & Nadel, 1978; Tolman, 1948). D'après (Eichenbaum, Dudchenko, Wood, Shapiro, & Tanila, 1999)

1.2. La découverte des *cellules de lieu* et la *carte cognitive* allocentrée.

En 1971, une découverte permet de soutenir la proposition de Tolman (1948) qui s'oppose au courant béhavioriste. O'Keefe et Dostrovsky découvrent des cellules dans la structure hippocampique du rat répondant spécifiquement à la localisation de l'animal dans l'environnement (1971, chez l'humain, Ekstrom et al., 2003; O'Keefe & Nadel, 1978). Ils suggérent que ces cellules permettent d'observer la représentation interne élaborée par le rat. La découverte de ces cellules appuie la proposition théorique cognitive de Tolman selon laquelle la compréhension du comportement doit tenir compte des processus mentaux et représentations internes qui ont des propriétés spécifiques et séparées. En enregistrant l'activité d'une cellule pyramidale de l'hippocampe lorsque le rat se déplace dans une pièce, il est possible de corréler la décharge de cette cellule avec la position du rat dans l'environnement (Figure 14). On observe alors que certaines cellules déchargent fortement lorsque le rat se déplace dans une région particulière de l'environnement. Ainsi, différentes cellules de la structure hippocampique s'activeraient de

manière différentielle en fonction de la position du rat dans l'environnement. L'activité des *cellules de lieu* est ainsi supposée représenter la localisation où l'animal pense se trouver (Figure 16). O'Keefe et Nadel (1978) proposent que l'hippocampe des rats, et probablement celui des humains, ait un rôle de mémoire de l'information spatiale sous la forme d'une carte cognitive.

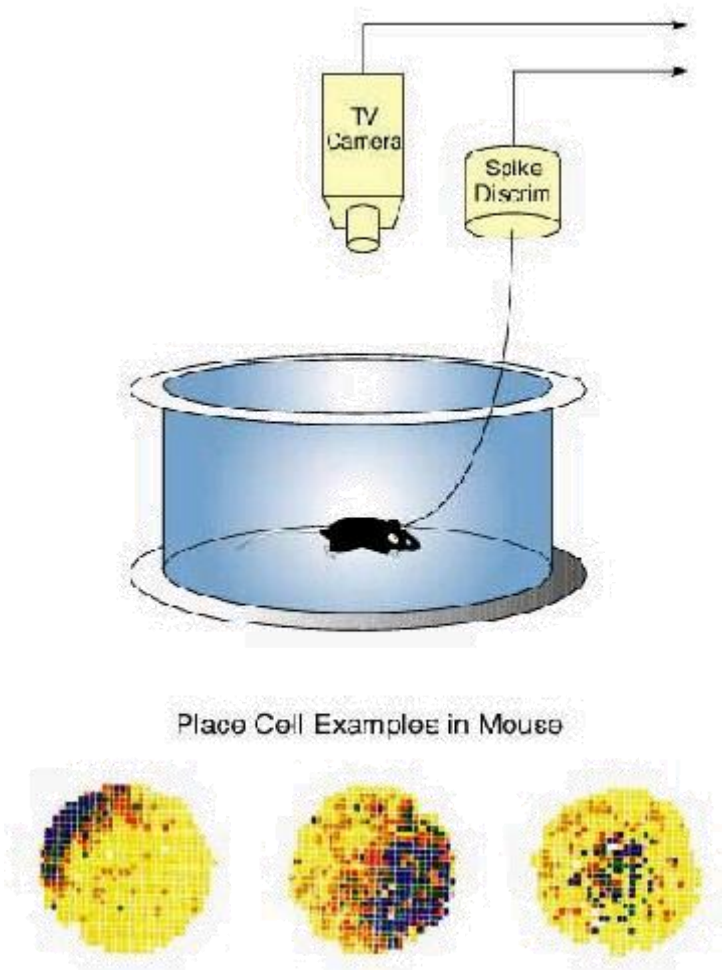


Figure 14 : O'Keefe et Dostrovsky (1971) font une découverte fondamentale pour l'étude de la mémoire spatiale. En enregistrant le pattern d'activité de cellules pyramidales de l'hippocampe, ils révèlent que ces cellules dites « de lieux » créeraient une représentation interne de la localisation de l'animal dans son environnement.

a) En haut, la position de l'animal dans l'environnement est enregistrée en même temps que les pics d'activité des cellules (enregistrement coordonné de l'activité intra-cérébrale et du mouvement du rat). L'occurrence des pics d'activités est ensuite reliée temporellement à la position du rat. b) En bas, ces données sont ensuite utilisées pour construire des cartes colorés 2-D de codage. Sur ce dessin est représentée l'aire circulaire dans laquelle le rat peut se déplacer. Un cercle représente l'ensemble de l'activité d'une cellule. Les zones bleues foncées indiquent les régions où les cellules déchargent à une fréquence importante.

Leur ouvrage va avoir un impact majeur sur la communauté scientifique dans le domaine de la mémoire spatiale chez les animaux et chez l'homme.

Dans cet ouvrage, les cellules de lieu hippocampiques permettent un codage abstrait, relationnel, et élaboré de l'environnement. Ce codage, ne pouvant correspondre au codage égocentré statique précédemment décrit, la carte cognitive hippocampique va être assimilée à une représentation allocentrée, pourtant l'assimilation de ces deux concepts n'est pas une évidence.

1.3. L'hippocampe humain : *carte cognitive* ou représentation allocentrée ?

Les premières preuves de l'existence formelle de telles cellules chez l'homme ne sont que très récentes (Ekstrom et al., 2003). Bien que la structure hippocampique ait été rapidement et largement considérée comme étant impliquée dans le traitement spatial. Il n'a pas été clairement défini si son implication résultait de l'utilisation d'une représentation allocentrée. Le terme de *carte cognitive* est en effet ambigu puisqu'à l'origine, il faisait référence à la notion de représentation invariante par opposition à la notion de S-R des béhavioristes. Ce terme va être fréquemment associé à la notion de représentation allocentrée. Pourtant, comme nous l'avons vu, la représentation allocentrée suppose l'existence d'un certain nombre de critères tels que l'indépendance vis à vis de la position de l'individu et un codage objet-objet, qui ne sont pas toujours présents lorsqu'il est fait référence à la notion de *carte cognitive*. Pourtant, dans l'appelation *carte cognitive*, la présence du terme *carte* fera qu'il est fréquemment employé comme synonyme de la représentation allocentrée. En réalité cette ambiguïté risque parfois de mener à des simplifications erronées. Par exemple, dans une célèbre étude, Maguire, et al (2000) ont comparé le volume de la structure hippocampique de chauffeurs de taxi londonien à celle de participants contrôles. Ces conducteurs avaient été sélectionnés pour leur expertise en mémoire spatiale liée à leur expérience intensive de navigation dans la ville au cours de leur vie. Les auteurs ont alors observé un volume hippocampique postérieur plus important chez les chauffeurs comparativement aux participants contrôles, ainsi qu'une corrélation positive entre la taille de cette région et la durée d'exercice en tant que conducteur de taxi. Ces résultats ont révélé une certaine plasticité de cette structure aux

demandes environnementales, et dans ce cas notamment, à la nécessité de se repérer dans l'espace et de naviguer de mémoire entre différentes localisations. Les auteurs concluent que (O'Keefe & Nadel, 1978; Tolman, 1948) : "*Our results suggest that the "mental map" of the city is stored in the posterior hippocampus and is accommodated by an increase in tissue volume*." Ce terme ambigu de carte mentale renvoie à une représentation abstraite des relations entre les lieux et à la notion de représentation allocentrée. Pourtant, rien dans cette étude ne permet de tester directement le type de représentations mentales utilisées par les chauffeurs de taxi Londonien. Si la structure hippocampique chez l'homme est clairement impliquée dans le traitement d'une information spatiale, il reste à s'interroger sur le format de représentation.

2. Recherche d'un lien entre la structure hippocampique et le traitement allocentré.

Ne pouvant enregistrer directement l'activité des cellules pyramidales de l'hippocampe humain, de nombreuses études neuropsychologiques et de neuroimagerie ont cherché à montrer l'implication de l'hippocampe dans la représentation allocentrée. Pour cela, elles ont notamment révélé une dissociation entre les représentations allocentrée et égocentrée statique. En examinant ces arguments empiriques avec un regard critique, nous voulons suggérer que la simple dissociation entre représentation égocentrée statique et représentation allocentrée n'est peut-être pas suffisante.

2.1. Etudes IRMf de la représentation allocentrée.

Nous allons effectuer une rapide revue de la littérature des études en imagerie fonctionnelle (IRMf) ayant permis d'évaluer le substrat cérébral impliqué dans le traitement spatial allocentré. Néanmoins, la méthode de soustraction cognitive, entre une tâche allocentrée et une tâche contrôle, parfois utilisée dans ces études, révèle également l'activation de zones non-spécifiques au traitement allocentré ayant trait à des processus généraux de traitement spatial. Les tâches allocentrées ont donc plus généralement été comparées à des tâches égocentrées statiques en plus d'une situation contrôle (e.g., une tâche de jugement visuel). Globalement, ces études manipulaient deux paramètres : 1) le centre de référence utilisé pendant les tâches de pointage spatial (tâche de pointage objet-

objet *vs.* tâche de pointage soi-objet) et 2) la perspective visuelle utilisée pour présenter la configuration spatiale (Route *vs.* Survol)[10].

Les tâches manipulant le centre de référence.

Dans ces expériences, dans les cas où les participants doivent juger de la localisation visuelle ou imaginaire d'un objet, si le jugement est fait par rapport à leur corps, la représentation est égocentrée, alors que s'il est fait par rapport à un objet fixe externe, il est allocentré. Globalement, les études suggèrent que lorsque le participant juge de la position spatiale d'un objet sans référence à sa position, l'hippocampe n'est pas activé (Committeri et al., 2004; Galati et al., 2000; Zaehle et al., 2007).

Zaehle, et al. (2007) ont demandé à des participants de localiser mentalement la position de différents objets à partir d'une description verbale de la scène. La question qui suit la description pouvaient soit : 1) utiliser le participant comme centre de référence (condition égocentrée, e.g., « *Le cercle bleu est face à vous. Le cercle jaune est à votre droite. Le carré jaune est à la droite du cercle jaune. Le carré jaune est-il à votre droite ?* ».) ; 2) utiliser un autre objet, précédemment décrit, comme centre de référence (condition allocentrée, e.g., « *Le triangle bleu est à gauche du carré vert. Le carré vert est au-dessus du triangle jaune. Le triangle jaune est à droite du cercle rouge. Le triangle bleu est-il au dessus du cercle rouge ?* ».). Cette étude a montré une activation purement hippocampique (et bilatérale) dans la tâche spatiale allocentrée. Dans la tâche égocentrée, le cortex pariétal était activé de manière spécifique au niveau du précunéus. De manière plus surprenante, la tâche allocentrée implique également des régions dorsales, telles que le lobe pariétal supérieur et inférieur, et des régions ventrales telles que le cortex occipito-temporal. L'implication du cortex pariétal pourrait refléter la nécessité d'adopter une perspective égocentrée sur la configuration pour pouvoir répondre, malgré la consigne allocentrée donnée dans la tâche (e.g., dans l'exemple

[10] La manipulation de ces facteurs ne garantit pas l'utilisation univoque d'une forme de représentation par les participants. En effet, il est possible que les deux représentations co-existent ou que leur utilisation soit modulée par les stratégies appliquées par les participants (Shelton & Gabrieli, 2004). Cependant, le centre de référence est un des critères définitionnel de la notion de représentation. De plus, l'exploration d'un environnement à partir d'un point de vue de route (i.e., à la première personne) induirait davantage l'utilisation d'une représentation spatiale égocentrée, tandis que l'exploration de l'environnement spatial à partir d'un point de vue de survol (et d'informations cartographiques) induirait celle d'une représentation allocentrée (Allen, 1999).

précédent, si le participant s'imagine avoir la tête à l'envers alors le triangle bleu n'est plus au-dessus du cercle mais au-dessous). Par ailleurs, l'activation de l'hippocampe pourrait refléter l'asymétrie de demande mnésique entre les tâches allocentrée et égocentrée. En effet, la tâche allocentrée nécessite de mémoriser quatre objets en moyenne, et d'en retenir deux pour répondre, tandis que la tâche égocentrée nécessite de mémoriser trois objets en moyenne et de ne retenir que la position d'un des objets. Il est possible que cette différence de charge de la mémoire de travail soit en partie responsable de la différence d'activité de l'hippocampe. Malgré ces limites, les auteurs interprètent cette activité comme reflétant l'implication de la structure hippocampique dans l'utilisation d'une représentation spatiale allocentrée et ceci bien que la tâche ne repose par sur une présentation visuelle.

Committeri, et al. (2004) ont demandé à des participants de désigner parmi trois objets (une poubelle verte, une balle rouge, une poubelle bleue), présentés visuellement, celui qui se trouvait le plus proche d'une référence spatiale. Cette référence pouvait être centrée sur : 1) de nature purement égocentrée statique car centrée sur l'observateur (i.e., quelle poubelle est la plus proche de vous ?) ; 2) de nature allocentrée car centrée sur un autre objet instable de l'environnement (i.e., quelle poubelle est plus proche de la balle rouge ?); 3) de nature allocentrée car centrée sur un élément géométrique stable de l'environnement (i.e., quelle poubelle est plus proche de l'allée centrale ?). Les participants étaient précédemment familiarisés à l'environnement virtuel (un grand palais et sa cour, Figure 15). Dans une condition contrôle, les participants devaient indiquer quelle était la poubelle couchée au sol. De manière cohérente avec le modèle double voie de Milner et Goodale (1995), les deux conditions allocentrées suractivaient le cortex rétrosplénial et la jonction occipito-temporale (dont le cortex parahippocampique droit). La jonction occipito-temporale était particulièrement active dans la condition centrée sur un objet instable. Enfin, la tâche centrée sur l'observateur, égocentrée statique implique une activation de la voie dorso-pariétale et des régions frontales. Toutefois, contrairement à l'hypothèse de la carte cognitive, aucune activité spécifique de l'hippocampe n'était notée dans la tâche allocentrée lorsqu'elle était comparée à une tâche égocentrée.

.

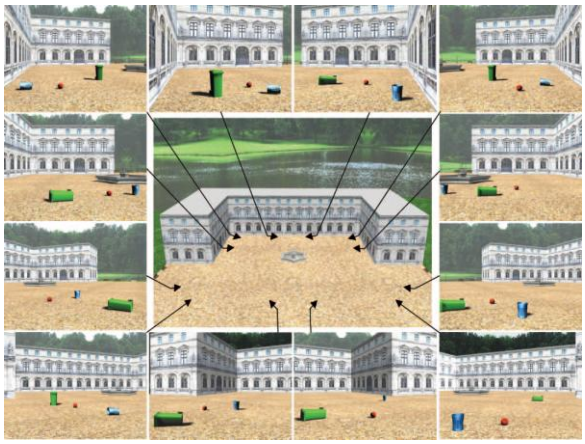


Figure 15 : Présentation de l'environnement virtuel avec lequel les participants sont familiarisés. Exemples d'essais pouvant être utilisés. Le participant doit indiquer quel objet est le plus proche : 1) de lui 2) de la poubelle verte 3) de l'allée centrale Dans la condition contrôle, il doit indiquer quel objet est couché. D'après Committeri et al., 2004.

A présent, nous allons nous intéresser aux résultats apportés par la manipulation de la perspective visuelle.

Les tâches manipulant la perspective visuelle.

Il semblerait que la manipulation de la perspective visuelle adoptée durant l'apprentissage spatial (*route vs. survol*) module l'implication de la structure hippocampique de manière plus stable (Shelton & Gabrieli, 2002, , 2004; Shelton & McNamara, 2004a, , 2004 ; Shelton & Pippitt, 2007). A l'inverse de ce qui était attendu dans la théorie de la *carte cognitive* (O'Keefe & Nadel, 1978), la structure hippocampique est davantage impliquée dans des conditions de type *route* (i.e., présentant un déplacement avec une perspective égocentrée) que de *survol* (i.e., une perspective plongeante depuis le haut de l'environnement, comme lorsque l'on a accès à une carte).

Shelton et Gabrieli (2002) ont enregistré l'activité cérébrale de participants pendant la présentation (l'encodage) d'un environnement depuis une perspective *route*, ou depuis une perspective *survol*. L'encodage de l'environnement depuis une perspective de *survol* activait davantage le cortex temporal inférieur, occipital médian et pariétal supérieur. Au contraire, l'encodage de type « route » recrutait des zones cérébrales spécifiques telles que le cortex pariétal supérieur, le cortex parahippocampique et l'hippocampe bilatéralement. Une fois de plus, ce résultat surprenant ne conforte pas non plus

l'hypothèse de l'hippocampe comme origine de la carte cognitive de l'environnement (O'Keefe & Nadel, 1978). Afin d'expliquer ces résultats, les auteurs ont proposé que cette activité hippocampique dans la condition *route* refléterait la nécessiter de traiter l'environnement depuis de multiples orientations ou perspectives. Nous suggérons au contraire que, dans cette perspective visuelle, le participant simulerait un déplacement de son corps, déplacement responsable des activations pariétale et hippocampique.

Les résultats suggèrent que la voie ventrale, dont la structure parahippocampique et le cortex inféro-temporal, serait impliquée dans le traitement d'une information visuo-spatiale portant sur des repères stables de l'environnement, repères liées au codage allocentré. Au contraire, le cortex pariétal serait impliqué dans un traitement spatial en référence à la position du participant. En ce qui concerne la structure hippocampique, les résultats ne sont pas consistants : il est donc difficile de soutenir que cette structure est clairement activée par l'utilisation d'une représentation indépendante de la position de l'individu (i.e., allocentrée). Nous suggérons alors que son implication reflète plutôt un traitement spatial de la position de son corps ou du déplacement de son corps. Dans la section suivante, nous allons étudier les résultats neuropsychologiques impliquant la structure hippocampique dans le traitement de la représentation allocentrée chez l'homme.

2.2. Amnésies bihippocampiques, un argument déterminant pour la représentation allocentrée ?

Les études neuropsychologiques testant l'implication de la formation hippocampique dans la représentation allocentrée sont cruciales : les patients testés étant amnésiques, ces études établissent un lien entre les fonctions spatiales et mnésiques par l'observation d'une co-occurrence de déficits provoqués par une même structure. Ces études adoptent généralement une approche visant à révéler une dissociation entre des capacités déficitaires de la représentation allocentrée par rapport à des capacités préservées de la représentation égocentrée statique chez ces patients.

Holdstock et collaborateurs (2000) ont demandé à des participants, ainsi qu'à la patiente YR, une patiente atteinte de lésions bihippocampiques, d'indiquer, après un bref délai, la position d'une diode lumineuse qui venait de leur être présentée sur une table noir. Afin de manipuler la représentation spatiale utilisée, le participant se déplaçait autour de la table avant d'indiquer la localisation de la diode (condition allocentrée) ou ne se déplaçait pas mais était plongé dans le noir durant tout l'essai (condition égocentrée statique). Dans la condition allocentrée, l'ensemble des repères environnant (comme par exemple la table et la position de la diode sur celle-ci) était toujours visible et pouvait donc permettre de localiser la position de la diode par rapport à eux. De plus, l'utilisation d'une représentation égocentrée de type rétinienne était inutile dans cette condition. Au contraire, dans la condition égocentrée statique, l'image rétinienne pouvait servir de base pour répondre tandis que l'utilisation d'éventuels repères environnementaux pour localiser la position de l'objet était limitée par l'environnement noir. En accord avec les prédictions des auteurs, la patiente était déficitaire dans la condition allocentrée mais pas dans la condition égocentrée. Dans cette étude, on peut toutefois s'interroger sur la manipulation expérimentale responsable de l'effet observé dans la condition allocentrée. Non seulement les participants étaient privés de repères visuels stables (e.g., table, murs etc) mais ils devaient également localiser un objet à la suite d'un déplacement. Bien que ce déplacement rende superflu l'utilisation d'une représentation égocentrée statique, telle que l'image rétinienne, l'utilisation d'une représentation indépendante de l'individu (i.e., allocentrée) n'est pas garantie. Nous suggérons, en effet, que la tâche nécessiterait surtout de coder le déplacement de son corps.

Les résultats de cette étude ont été répliqués chez Jon, un patient atteint d'une lésion bihippocampique précoce et d'une amnésie dite *développementale*, avec une tâche similaire mais ne nécessitant pas de déplacement réel (Figure 16). King, Burgess, Hartley, Vargha Khadem, et O'Keefe (2002) ont demandé à Jon et à un groupe de participants contrôles de mémoriser la localisation d'objets dans un grand environnement virtuel depuis une perspective particulière. En phase test, le participant effectuait un choix forcé entre différentes localisations possibles de l'objet. Deux conditions de test étaient proposées : 1) une condition adoptant la même perspective que l'encodage et, 2) une

condition adoptant une perspective depuis un nouvel angle de l'environnement. Dans les deux conditions, les participants avaient accès à l'ensemble des informations visuelles environnementales. Ainsi, contrairement à l'expérience précédente, quelles que soient les conditions, les participants pouvaient encoder la position de l'objet par rapport aux repères de l'environnement (de manière allocentrée). Les auteurs indiquent alors que dans la condition impliquant avec un changement de perspective, une représentation égocentrée statique (donc de type rétinienne) serait inutile et que seul le codage de la position de l'objet par rapport aux éléments externes stables (tels que les contours de la scène, i.e., une représentation allocentrée) devrait permettre de répondre.

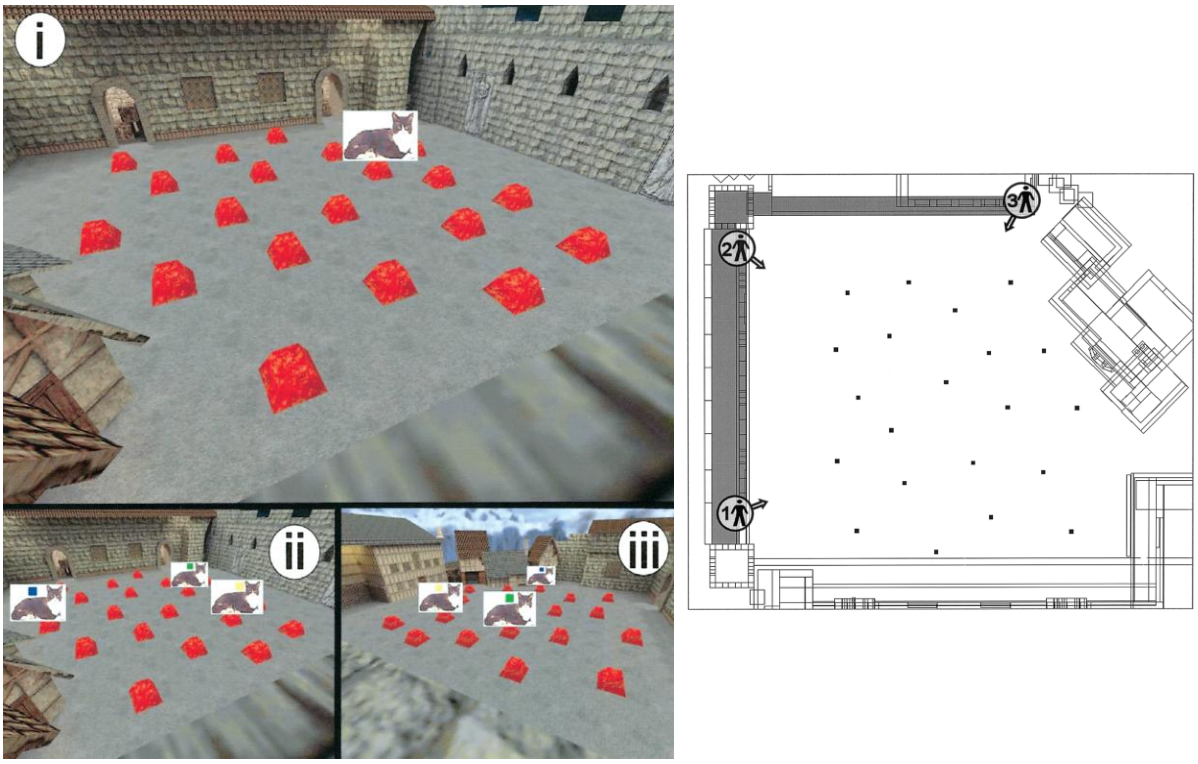


Figure 16 : Présentation de la tâche évaluant la mémoire spatiale égocentrée et allocentrée de Jon, amnésique développemental. i) Phase d'encodage de la position d'un objet depuis une perspective particulière ; ii) Tâche de reconnaissance en choix forcé depuis la même perspective iii) Tâche de reconnaissance en choix forcé depuis une perspective différente. Le schéma sur la droite présente une carte de l'environnement ainsi que les trois perspectives pouvant être adoptées à la suite d'un encodage depuis la position supérieure droite (3). D'après King, Burgess, Hartley, Vargha Khadem, & O'Keefe, 2002.

En accord avec les prédictions des auteurs, les résultats indiquent que Jon est déficitaire uniquement lorsqu'un changement de perspective a lieu entre l'encodage et le test. Jon, comme la patiente YR, serait donc capable de conserver l'information visuo-spatiale sous forme d'image rétinienne (notamment pour résoudre la condition sans déplacement). Pour la condition impliquant un changement de perspective, les auteurs supposent que pour que l'individu puisse résoudre le problème spatial lié au changement de perspective, il devrait utiliser une représentation spatiale indépendante de la perspective égocentrée statique, et qui serait donc allocentrée. Le déficit de la patiente YR dans la condition de changement de perspective est alors interprété comme une prise en charge du traitement spatial des relations entre objets (i.e., allocentré) par la formation hippocampique. En effet, ces études et d'autres par la suite (Bird et al., 2011; King, Trinkler, Hartley, Vargha-Khadem, & Burgess, 2004) constituent les arguments majeures appuyant le lien entre le traitement spatial allocentré et le fonctionnement de la mémoire épisodique. Toutefois, elles ne spécifient pas clairement les sources d'informations indispensables pour effectuer cette tâche de changement de perspective. L'utilisation d'une représentation allocentrée reposerait effectivement sur l'indépendance vis à vis de la position de l'observateur et la forte dépendance vis à vis des repères spatiaux externes. Nous allons toutefois voir que la structure hippocampique, ainsi que les cellules de lieu, ne sont pas toujours dépendantes de repères spatiaux externes et stables, et sont parfois largement dépendantes de la position de l'individu et de son déplacement. Dans ce cadre, les déficits observés chez YR et Jon pourraient refléter des déficits de la capacité à mettre à jour la position et l'orientation de son corps dans l'environnement plutôt que de la capacité à se former une représentation allocentrée de l'environnement.

La distinction classique allocentrée/égocentrée est-elle avant tout une distinction de format ou une distinction de source d'information utilisée ?

Il a été suggéré que bien que les représentations égocentrée (du cortex pariétal postérieur) et allocentrée (de l'hippocampe) pourraient traiter à la fois des informations de

mouvement de soi (dites idéotéthiques) et des informations portant sur les repères externes stables (dites allotéthiques). Pourtant, le cortex pariétal postérieur et sa représentation traiterait proportionnellement plus fortement les informations de type idéotéthiques, tandis que la structure parahippocampique et sa représentation traiterait davantage les informations de types allotéthiques, provenant notamment des voies visuelles ventrales (pour une revue, voir Save & Poucet, 2009). Pour la structure hippocampique, la dichotomie entre ces deux sources d'informations existerait toutefois, les informations spatiales de mouvement de soi seraient fréquemment sous-estimées.

1. La preuve par l'hippocampe : l'importance de considérer la source de l'information spatiale.

1.1. Des cellules de lieu chez l'homme également.

Il a récemment été montré que l'hippocampe et le parahippocampe humain contiendraient des cellules identiques aux cellules de lieu identifiées chez le rat (Figure 17, Ekstrom et al., 2003). Ekstrom et al. (2003) ont enregistré l'activité de cellules hippocampiques et parahippocampiques à l'aide d'électrodes (implantées chez des patients dans une visée évaluative pour la chirurgie, dans le cadre de crises d'épilepsie récurrentes). Ils ont ainsi évalué l'activité des cellules durant une tâche visuo-spatiale de navigation : les participants s'imaginaient conducteurs de taxi devant récupérer des passagers pour les déposer dans des lieux spécifiques. L'activité électrique enregistrée était ensuite analysée selon deux paramètres : 1) la localisation des participants dans l'environnement, 2) la perception de repères visuels de l'environnement virtuel, comme les magasins. Les auteurs ont observé que 7 des 10 cellules parahippocampiques déchargeaient de manière préférentielle suite à la perception de repères visuels de l'environnement virtuel. Ceci suggère que le cortex parahippocampique pourrait contenir des cellules sensibles aux informations allotéthiques. Crucialement, et en accord avec le fonctionnement des cellules hippocampiques chez le rat, 16 des 24 cellules hippocampiques répondaient par des pics d'activation dans une localisation particulière (Figure 17). Ces résultats suggèrent l'existence de cellules de lieu chez l'homme reflétant l'existence d'un traitement de la

position spatiale de l'individu dans l'hippocampe. Toutefois, ces cellules répondant spécifiquement à la localisation de l'individu dans l'environnement ne peuvent pas être considérées comme indépendante de la position propre du sujet. On peut donc s'interroger sur le bien-fondé d'attribuer un rôle de représentation allocentrée de l'espace à ce corrélat neurophysiologique. En effet, il semble bien quece corrélat code la position de l'individu dans cet espace plutôt qu'une représentation allocentrée telle qu'elle est traditionellement définie, c'est-à-dire l'espace indépendamment de l'individu (ses contours et les objets qui s'y trouvent). Néanmoins, les cellules de lieu pourraient être considérées comme allocentrées puisqu'elles sont modulées par des informations externes stables, allotéthiques.

1.2. Les cellules de lieu hippocampiques sont modulées par l'information allotéthique.

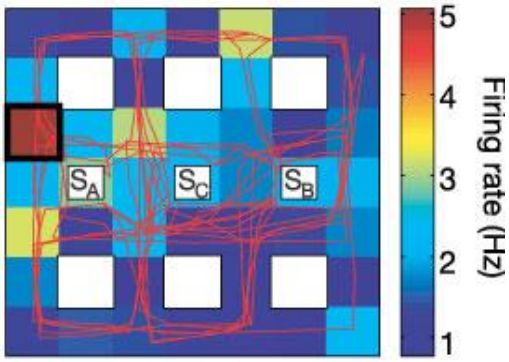


Figure 17 : Représentation schématique de l'environnement virtuel dans lequel les participants se déplaçaient dans l'étude d'Ekstrom et al. (2003). Les carrés blancs correspondent à un bloc d'immeuble associé à une enseigne. Les traits rouges correspondent au trajet effectué par le participant dans l'environnement virtuel. L'activité électrique d'une cellule hippocampique est reliée à la position de l'individu dans l'environnement. Les zones rouge orangé indiquent les régions de l'environnement pour lesquelles le neurone a déchargé à une fréquence élevée. On constate ainsi que le neurone décharge très fortement dans une localisation particulière, en haut à gauche.

Que considèrer comme un repère ou une information allotéthique ?

Un repère peut être globalement défini comme un objet ou une entité conférant du sens pour l'observateur à un environnement particulier. La perception de ce repère repose donc exclusivement sur des informations allotéthiques, c'est-à-dire d'origine externe. Selon le contexte, il pourra s'agir d'un objet visuel, sonore, ou encore d'une odeur. Chez

l'homme, les repères demeurent néanmoins essentiellement visuels. Différentes caractéristiques permettent à un objet d'accéder au statut de repère. Trois types de facteurs interviennent dans la sélection d'un repère : a) les caractéristiques propres de l'objet (telles que sa visibilité, son étrangeté, sa signification socio-culturelle, sa capacité à attirer l'attention, sa distinctivité par rapport aux autres etc, Appleyard, 1969; Golledge, 1999; Lambrey, 2005; Weisman, 1981), b) les relations entre l'objet et l'observateur (l'âge de la personne, Heth, Cornell, & Alberts, 1997; l'expérience préalable avec l'objet, Presson, 1987) et enfin, c) la pertinence de l'objet par rapport à la tâche à réaliser (sa pertinence dans un labyrinthe, Janzen & Van Turennout, 2004; sa visibilité dans un grand environnement, Steck & Mallot, 2000). D'un point de vue neuroanatomique, l'utilisation de repères visuels chez l'homme (tels que des immeubles, ou des objets pertinent) impliquerait le cortex parahippocampique (Janzen, Jansen, & Van Turennout, 2008; Janzen & Van Turennout, 2004; Janzen, Wagensveld, & Van Turennout, 2007; Janzen & Weststeijn, 2007).

Les informations allotéthiques, quant à elle, englobent plus largement l'ensemble des informations externes stables de l'environnement. Elles ne sont donc pas nécessairement discrètes comme les objets. Elles sont surtout visuelles (mais peuvent être également sonores ou olfactives) et impliqueraient les voies visuelles ventrales. Elles peuvent englober des informations visuo-spatiales stables telles que les axes de symétries de configurations, des formes géométriques particulières, des contours de pièce, des alignements particuliers etc. Nous noterons donc ici que les études comportementales ayant démontré l'existence de représentations cognitives allocentrées, dissociées de représentations égocentrées statiques, maximisaient toutes les informations allotéthiques (repères ou contours) dans les conditions allocentrées.

Informations allotéthique dans les cellules hippocampiques chez le rat.

Les informations allotéthiques moduleraient l'activité des cellules de lieu de l'hippocampe. En effet, l'activité des cellules de lieu chez le rat a été rapidement corrélée à la présence d'informations visuo-spatiales stables de l'environnement, informations allotéthiques, tels que les contours de l'environnement ou la présence de repères (Hartley,

Trinkler, & Burgess, 2004). Chez le rat, on sait que le champ de réponse d'une cellule de lieu pourrait être déformé par une distorsion de la taille et de la forme de l'environnement dans lequel le rat se déplace. On observe ainsi que les pics d'activation des cellules modifient la position de leur champ de lieu[11] de manière à conserver une distance fixe avec les deux murs les plus proches. Enfin, les champs de lieu peuvent également s'étirer ou devenir bimodaux lorsque l'environnement est étiré (e.g., lorsque le rat n'est plus plaçé dans un environnement carré mais dans un environnment rectangulaire). On dit que les cellules de lieu effectuent un « *remapping*[12]» de l'environnement (Gothard, Skaggs, & McNaughton, 1996 ; O'Keefe & Burgess, 1996). Cette modulation serait également présente chez l'homme.

Informations allotéthiques et structure hippocampique chez l'homme.

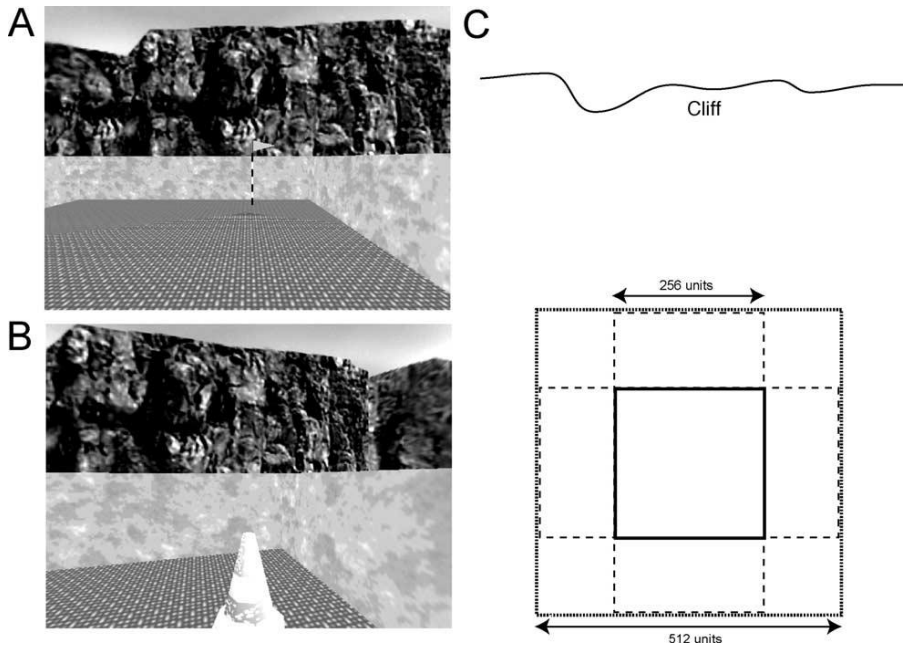
A partir des réponses des cellules de lieu du rat, l'équipe de Burgess (1996a) a développé un modèle mathématique de l'activité neuronale et de sa modulation par les indices environnementaux. Chez l'homme, Hartley, et al. (2004) ont manipulé les indices allotéthiques d'une pièce virtuelle présentée à un groupe de participants sains. Les participants pouvaient se déplacer dans une pièce virtuelle dont le ratio entre la longueur et la largeur variait, la pièce étant soit carré soit rectangulaire. Après avoir encodé la localisation spatiale d'un objet, les participants devaient l'indiquer en phase test. Les résultats de cette expérience indiquent que les réponses comportementales de l'homme sont modulées par les indices environnementaux et suivent très fortement les prédictions du modèle implémenté à partir des cellules de lieu du rat (Figure 18).

[11] Le champ de lieu correspond à la zone spatiale de l'environnement dans lequel un neurone hippocampique décharge à une fréquence maximum.

[12] En effet, les cellules de lieu n'ont pas de correspondance de type homonculus entre le neurone déchargeant et la localisation spatiale qui le fait décharger. Une forme de *remapping* ou recodage entre le neurone et la localisation a lieu lorsque, par exemple, le rat est transféré d'une pièce à une autre, mais également lorsque les frontières géométriques de la pièce sont modifiées.

Bird, Capponi, King, Doeller, & Burgess, (2011) ont demandé à des participants d'apprendre la localisation d'objets dans une scène en réalité virtuelle (Figure 19). Dans une seconde phase, les participants devaient à partir d'indices sur la scène s'imaginer dans celle-ci. Les objets présents dans la scène définissent (i.e., murs) ou ne définissent pas (i.e., tours) de contour à la scène. Le nombre d'éléments de structure présents dans la scène diffèrent sans modifier le nombre d'objets présents.

Figure 18 : Les participants se déplaçaient librement dans une pièce virtuelle : a) durant la première phase, les participants encodaient une localisation spatiale indiquée par une drapeau de golf ; b) durant le test, ils devaient retourner à cette localisation et y déposer un cône de signalisation routière ; c) l'utilisation de murs amovibles permettait de configurer la pièce comme un petit carré (ligne pleine) ou selon l'un des deux rectangles (lignes en pointillés).



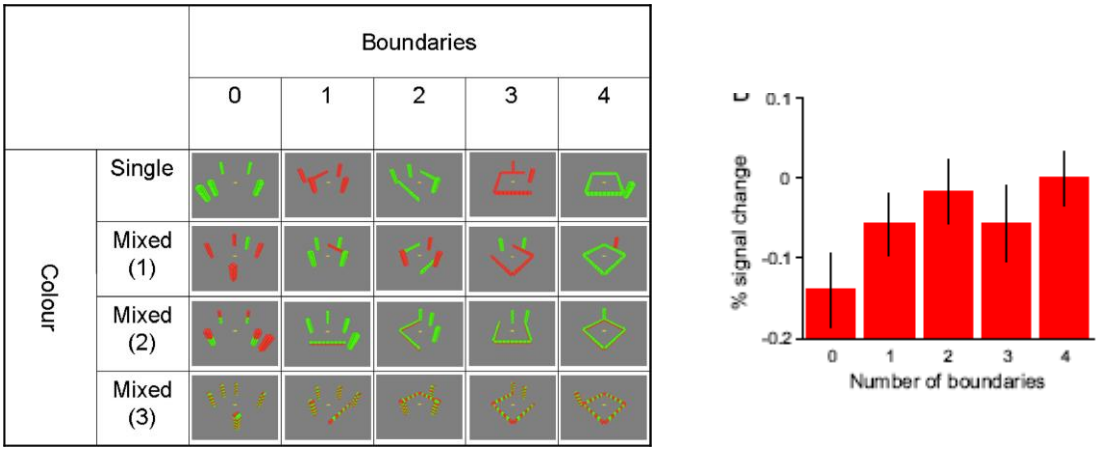


Figure 19 : A gauche, des exemples de stimuli utilisés dans les différentes conditions de complexité. Tous les environnements présentés étaient constitués de cinq éléments (des murs et des tours). Il existait cinq niveaux de contour, allant d'aucun contour à quatre murs fermés (voir les colonnes « boundaries »). Cinq niveaux de couleur étaient présents pour contrôler l'effet du niveau de complexité (voir les lignes « colours »). Les participants devaient s'imaginer debout sur le point jaune central et visualiser l'environnement depuis cette position. Après avoir formé une image mentale claire dans une direction déterminée, ils devaient s'imaginer effectuer une rotation de 360° sur eux-mêmes. Sur le graphique de droite, on observe que l'activité de l'hippocampe (% de changement de signal) augmente lorsque le nombre d'éléments de contours augmente.

Ils ont observé que pendant les processus d'imagerie, l'activité de la structure hippocampique était modulée par la quantité d'éléments de contour de scène : plus le nombre d'éléments était grand plus l'hippocampe était activé (Figure 19). Cependant, l'activité n'était pas modulée par la complexité générale de la scène imaginée : les auteurs attribuent ces modulations paramétriques à une réponse spécifique de l'hippocampe aux informations dites allotéthiques. Si l'on considère la représentation allocentrée comme dépendante des informations allotéthiques ou repère stables de l'environnement, alors ces résultats constituent une preuve de l'existence d'un traitement de type allocentré par l'hippocampe chez l'homme (Bird, Capponi, King, Doeller, & Burgess, 2011).

En résumé, les données électrophysiologiques récoltées chez le rat suggèrent que les cellules de lieu de l'hippocampe permettraient de coder des relations entre la position du rat et des informations environnementales. La présence de résultats comportementaux et d'imagerie chez l'homme effectuant un parrallèle entre ces résultats provenant de l'animal et ceux de l'homme laissent supposer que chez ce dernier, les cellules de lieu

serait dépendantes des informations présentes dans l'environnement (informations dites allotéthiques, telles que la structure de l'environnement, la géométrie..). Il semble donc que la représentation purement allocentrée, c'est à dire indépendante de la position de l'individu codant des relations entre objets se définisse davantage par un codage de repères environnementaux stables (allotéthiques). A priori, il semblerait que, contrairement aux autres caractéristiques (indépendance à l'individu, codage des relations entre objets), l'information allotéthique module l'activité hippocampique. Cependant, les cellules de lieu et la formation hippocampique seraient également modulées par les informations de mouvement de soi dites idéotéthiques.

1.3. Les cellules de lieu seraient aussi modulées par l'information idéotéthique.

Il y a près de 15 ans déjà, des expérimentations lésionnelles chez l'animal ont confirmé que la représentation neuronale de l'espace dans l'hippocampe serait fortement influencée par les informations concernant le mouvement de soi (i.e., idéotéthiques) et que l'hippocampe aurait un rôle majeur dans les processus de mise à jour égocentrée (Whishaw & Brooks, 1999; Whishaw, Hines, & Wallace, 2001; Whishaw, McKenna, & Maaswinkel, 1997). Nous avons vu que les informations allotéthiques sont particulièrement importantes pour l'activité des cellules de lieu puisqu'elles modulent son activité et peuvent induire des phénomènes de *remapping*. Cependant, les informations de mouvements de soi seraient également déterminantes. En effet, les études électrophysiologiques chez le rat ont montré que les neurones de l'hippocampe, qui répondent à la localisation du rat dans l'environnement (O'Keefe & Dostrovsky, 1971; O'Keefe & Nadel, 1978), intègrent des informations en provenance de différentes modalités sensorielles et portant sur le mouvement de soi. Au niveau neurophysiologique, il a par exemple été observé que les cellules de lieu pouvaient actualiser leurs activations en ne se basant que sur les indices de mouvement (Jeffery, Donnett, Burgess, & O'Keefe, 1997). Ces résultats restent pourtant remarquablement peu relayés dans la littérature en dépit de leur importance. Il est probable que l'absence de cadre de référence théorique permettant de refléter leur fonctionnement ait limité leur diffusion.

De plus, alors que dans des conditions normales les différentes sources d'informations (allotéthiques et idéotéthiques) sont cohérentes et contribuent à la haute sélectivité de l'activité de décharge de ces cellules (Wiener, Berthoz, & Zugaro, 2002), lorsque les informations de mouvement de soi sont éliminées (e.g., en proposant un déplacement passif de l'animal dans l'environnement, plutôt qu'un déplacement actif) alors la sélectivité du champ des cellules de lieu est fortement réduite. Ces résultats suggèrent donc que le rat localise sa position dans l'environnement et que cette localisation dans l'environnement se fait à l'aide d'informations provenant du mouvement de son corps au niveau de l'hippocampe.

Lorsque le mouvement dans l'environnement n'est suggéré que par des repères visuels distaux, alors l'activité des cellules de lieu est réduite de près de 50% (Terrazas et al., 2005). En effet, si l'environnement se déplace autour du rat immobile ou que le rat se déplace dans une voiture (sans retour vestibulo-proprioceptif) alors l'activité des cellules est réduite. On observe également un *remapping* fréquent entre l'activité des cellules de lieu et la position du rat dans l'environnement en fonction de la présence ou non d'un mouvement propre (i.e., le pattern de décharge des réponses entre la localisation spatiale et le neurone est modifié). Ceci suggère que la relation de l'animal avec les repères spatiaux visuels de l'environnement jouerait un rôle moindre dans le pattern d'activité de l'hippocampe. En effet, alors même que sa relation aux différents objets distaux est inchangée, la modification de l'interaction entre son mouvement propre et l'environnement génère dans l'hippocampe une réaction fonctionnelle majeure. Ces résultats sont consistants avec les modèles théoriques (McNaughton, Battaglia, Jensen, Moser, & Moser, 2006; Redish & Touretzky, 1997) et les études empiriques (Gothard, Skaggs, & McNaughton, 1996a) qui indiquent que l'hippocampe effectue des processus d'intégration de trajet. L'ensemble de ces résultats appuie donc l'idée que les informations de mouvement de soi ont un poids fondamental dans l'activité des cellules de lieu hippocampiques.

2. Le traitement égocentré avec mise à jour automatique.

Nous allons à présent tenter d'appuyer l'existence d'une représentation de l'espace de type égocentré avec mise à jour. En effet, certains résultats expérimentaux laissent supposer que le traitement de l'espace ne se résumerait pas simplement à un traitement égocentré statique (e.g., iconique) et allocentré (i.e., basé sur une information allotéthique). Des données révèlent l'importance de considérer un traitement de mise à jour de la position de l'observateur, ainsi que l'automaticité de son fonctionnement dans la mémoire spatiale. Ils indiquent en particulier l'importance de considérer l'information de type idéotéthique dans le traitement spatial. Le traitement égocentré mis à jour pourrait être dépendant d'un substrat neuronal spécifique résultant probablement de la coopération de plusieurs structures.

2.1. Les mécanismes à la base du traitement égocentré avec mise à jour.

Il a été proposé qu'un troisième type de traitement de l'information spatial vienne compléter les traitements égocentré statique et allocentré. Ce traitement serait centré sur l'observateur (ce qui caractérise un traitement égocentré). Cependant, il serait capable contrairement au traitement égocentré statique, de s'actualiser en présence d'un déplacement de l'individu. Il reposerait d'ailleurs principalement sur le traitement de l'information du mouvement de soi. Le codage de cette mise à jour de la représentation égocentrée s'effectuerait de manière automatique lorsque le participant se déplace. Il s'agirait donc d'un traitement dynamique par opposition à la représentation égocentrée statique.

Ce mécanisme de mise à jour automatique de la représentation égocentrée reposerait sur le mécanisme d'intégration de trajet (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980). L'intégration de trajet est définie comme la capacité à intégrer un mouvement de soi au cours du temps, et est considérée comme un mécanisme fondamental de la navigation spatiale (Wiener, Berthoz, & Wolbers, 2011). Ce mécanisme cognitif de base repose sur deux types d'informations fournies par l'ensemble des entrées sensorielles : les informations sur son mouvement propre (i.e., idéotéthiques) et les informations repères

environnementaux stables (i.e., allotéthiques). Contrairement au traitement allocentré qui coderait majoritairement des informations allotéthiques, la mise à jour égocentrée coderait majoritairement des informations idéotéthiques. Pendant le déplacement, ce codage nécessiterait des calculs itératifs pour permettre une mise à jour de la position du corps dans l'environnement. Le rôle des informations allotéthiques serait donc ponctuel et permettrait de limiter de potentielles accumulations d'erreurs de calculs sur le long terme. Bien que la navigation dans des conditions naturelles puisse reposer sur des informations allotéthiques (e.g., repères), l'intégration de trajet serait un processus automatique dans lequel tout signal de changement de la position ou de l'orientation de son corps conduirait à une actualisation (May & Klatzky, 2000).

Le mécanisme d'intégration de trajet ainsi défini serait particulièrement important en l'absence de vision (e.g., participants aveugles) ou lorsque l'information fournie par les repères visuels n'est pas fiable (e.g., modification de l'environnment par la présence de neige..). La perception de l'environnement reposerait alors l'information idéotéthique qui regroupe des signaux provenant de la vision (le flux optique) ainsi que des signaux provenant du système vestibulaire et du système proprioceptif. La perception du mouvement propre est éminemment multi-modale. Il existe de nombreuses théories cherchant à rendre compte des processus d'intégration et de combinaison des informations spatiales en provenance des différentes modalités sensorielles (Ernst & Banks, 2002; Ernst & Bulthoff, 2004; Tcheang, Bülthoff, & Burgess, 2011). Par exemple, Tcheang, Bülthoff, et Burgess (2011) ont montré que le processus d'intégration de son déplacement dans un espace était déterminé par l'intégration des informations visuelles et intéroceptives (capteurs vestibulaires et proprioceptifs) liées au déplacement. Chacune de ces informations sensorielles pourrait être traitée séparément dans des aires sensorielles spécifiques primaires. Elles pourraient ensuite être intégrées à un plus haut niveau pour créer une perception spatiale intégrée du mouvement de son corps propre. Des expériences récentes sur l'intégration de trajet chez l'homme indiquent qu'en présence de multiples sources d'informations contenant une information spatiale redondante, le système attribue un poids et intègre ces informations en fonctions de leur fiabilité pour sous-tendre le comportement (Campos, Byrne, & Sun, 2010; Kearns, Warren, Duchon, &

Tarr, 2002). Kearns et al. (2002) ont observé qu'il était possible, uniquement sur la base du flux optique d'intégrer les déplacements de son corps propre et d'effectuer une tâche d'intégration de trajet. Les participants se déplaçaient virtuellement dans un environnement visuel en 3-D, en utilisant un joystick, puis devaient retourner à leur position originale après avoir suivi un déplacement le long d'un triangle rectangle. Cependant, les auteurs ont observé que lorsque les participants avaient accès à l'information vestibulaire et proprioceptive dans un déplacement réel, alors ces informations étaient pondérées dans leur représentation du trajet de manière dominante. En conséquence, les réponses des participants étaient plus cohérentes, la variabilité des réponses étant diminuée lorsque les participants se déplaçaient simultanément avec le flux optique. Campos et al. (2010) ont également observé que dans un environnement réel l'information générée par l'information vestibulo-proprioceptive générée par les mouvements de soi contribuait davantage aux réponses correctes que le flux optique.

3. Arguments expérimentaux pour l'existence d'une mise à jour égocentrée automatique.

D'un point de vue comportemental, cette représentation est appuyée par l'observation d'une facilitation de la mémoire spatiale lorsque l'information peut-être encodée de manière égocentrée et mise à jour par le déplacement de l'individu par rapport à un codage lié à des éléments stables de l'environnement (i.e., allocentré). Wang et Simons (1998; 1999) ont évalué la capacité de participants à mémoriser une configuration spatiale (Figure 22). Ceux-ci devaient apprendre la position de cinq objets situés sur une table depuis une perspective particulière. Ils devaient ensuite, après un bref délai de présentation, détecter quel objet avait été déplacé sur la table entre la phase d'apprentissage et la phase de test. Différents mouvements pouvaient avoir lieu entre la phase d'apprentissage et le test : 1) une condition sans mouvement, ni du participant ni de la table (même projection rétinienne) ; 2) une condition mouvement du participant uniquement (projection rétinienne différente); 3) une condition mouvement de la table uniquement (projection rétinienne différente) ; et 4) une condition mouvement du participant égal au mouvement de la table et opposé (même projection rétinienne). Dans

la première expérience, les auteurs ont observé une diminution des performances uniquement dans la condition de rotation de la table. Ce résultat est cohérent avec *l'effet d'alignement égocentré* entre l'encodage et le test présenté en début de section, sauf pour la condition avec un mouvement de l'individu où l'alignement entre la configuration spatiale et le participant est modifié. Dans cette condition, aucune diminution des performances n'est pourtant observée. Deux interprétations de ce résultat peuvent alors être données : 1) les participants ont accès aux informations environnementales, il est possible qu'ils aient utilisé un codage allocentré (de type objet-objet, centré sur l'environnement, pour encoder les positions des objets) ; cette représentation inutile lorsque la table tourne expliquerait la diminution des performances (puisque les relations entre les repères de la pièce et chacun des objets seraient modifiées) ; 2) les participants pourraient traiter l'information de mouvement de soi dans le traitement égocentré mis à jour qui serait utile dans la condition avec rotation du participant autour de la table mais pas dans la condition de rotation de la table.

Afin de départager ces deux hypothèses, les auteurs ont répliqué l'expérience dans le noir, de manière à éliminer toutes possibilités pour les participants de s'appuyer sur des informations externes stables (allotéthiques). Les performances dans la condition de rotation du participant autour de la table ont ainsi diminué. Les participants avaient donc effectivement utilisé les informations stables pour résoudre la tâche. Cependant, les performances dans la condition de rotation du participant demeurent très largement supérieures aux performances de la condition de rotation de la table. Ce dernier résultat laisse supposer que l'information spatiale de mouvement de soi aurait un rôle spécifique dans la représentation spatiale des objets.

Ce résultat ne remet pas en cause le fait que les participants puissent s'appuyer sur des repères stables de l'environnement pour répondre, mais indique que l'information égocentrée mise à jour est utilisée pour le codage en mémoire spatiale. En effet, dans une expérience ultérieure, Burgess, Spiers, et Paleologou (2004) ont dissocié l'impact des repères externes stables (allotéthiques) et des informations de mouvements de soi (i.e., idéotéthiques). Ils ont ainsi montré que dans la condition de déplacement du participant les deux informations pouvaient être utilisées. Néanmoins, l'information pure

de mouvement de soi joue un rôle non-négligeable lorsque le participant se déplace autour de la table.

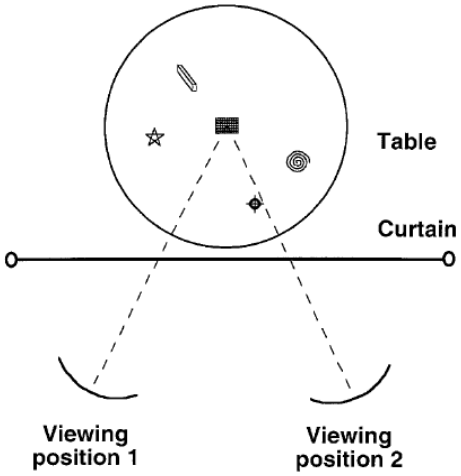


Figure 20 : Illustration schématique du matériel de l'expérience de Simons et Wang (1998). Les objets présentés sur la table sont symbolisés (une brosse, une tasse, des lunettes, des ciseaux, une agrafeuse). Les positions depuis lesquelles les objets étaient présentés aux participants sont représentées par la position 1 et 2 (*Viewing position*), et séparées de la table par un rideau amovible (« curtain »). D'après Simons et Wang (1998).

En prolongement de ces résultats, Farrell et Robertson (1998) ont révélé que la prise en compte de cette information idéotéthique est un traitement très automatisé et difficilement répressible. Ce traitement serait automatique dans le sens où il aurait lieu en l'absence d'intention délibérée de la part du sujet (Norman & Shallice, 2000). Dans cette étude, les auteurs ont demandé à des participants de pointer une cible fixe après s'être déplacés. Le temps de réponse était évalué. Dans la première condition dite *de mise à jour*, ils devaient mettre à jour leur position relative à la cible pendant le déplacement. Dans la seconde condition dite *de non mise à jour*, les participants avaient pour instruction d'ignorer leur déplacement et d'imaginer qu'ils se trouvaient toujours dans leur position originale. Dans la condition *de mise à jour*, les temps de réponse étaient légèrement affectés par l'amplitude des rotations. Par contre, dans la condition de *non mise à jour*, les temps de réponses augmentaient beaucoup lorsque l'angle de rotation entre la position originale et la position finale augmentait. Ceci suggère que dans cette condition, les participants mettaient automatiquement à jour leur position dans l'espace puis « défaisaient » cette

mise à jour pour mentalement rétablir leur position originale. Ainsi, la mise à jour de la représentation égocentrée se ferait automatiquement lorsque le participant se déplace même si celui-ci a pour instruction d'ignorer son déplacement. Au contraire, il semblerait que les cellules de lieu puissent aisément faire abstraction de repères s'il s'avère que ces repères sont instables (Jeffery, 1998) et toujours orientés par rapport à l'actuelle position du participant.

4. Le substrat cérébral de l'égocentré avec mise à jour : L'hippocampe et au-delà ?

La localisation neuronale des traitements égocentrés avec mise à jour reste hypothétique. Cependant il est possible que le substrat soit connu par ailleurs pour son rôle dans des processus de transformation spatiale et de codage de l'espace. Parmi les candidats, nous allons évoquer le réseau permettant le transfert de l'information spatiale du cortex pariétal postérieur vers l'hippocampe et notamment, les cellules de lieu de l'hippocampe, les cellules de direction de la tête identifiées dans le cortex rétrosplénial de l'animal et les régions pariétales postérieures.

4.1. L'hippocampe et le processus d'intégration de trajet.

Au-delà de la modulation de la structure hippocampique par les informations idéotéthiques que nous avons déjà présentées, l'hippocampe a également été impliqué dans des processus d'intégration de trajet. L'étude de patients atteints de lésions du lobe temporal médian, et plus particulièrement de la structure hippocampique, a permis de mettre en évidence des déficits dans l'intégration de leur position dans l'environnement par le biais de mesures angulaire et de distance (Philbeck, Behrmann, Levy, Potolicchio, & Caputy, 2004; Worsley et al., 2001). Dans l'expérience de Worsley et al. (2001), les participants étaient masqués et portaient des casques anti-bruit. Ils étaient conduits par l'expérimentateur sur deux distances séparées par un angle de rotation. Ils devaient ensuite compléter le triangle en retournant au point de départ du trajet. Trois groupes étaient comparés, un groupe de patients atteints d'une lésion du lobe temporal gauche, un groupe de patients atteints d'une lésion du lobe temporal droit et un groupe contrôle. Les performances du groupe de patients ayant une lésion du lobe temporal droit étaient

significativement plus faibles que celles des deux autres groupes pour effectuer cette tâche d'intégration de trajet. Les patients atteints d'une lésion gauche ne présentaient pas de performance déficitaire, suggérant une spécialisation hémisphérique pour le traitement spatial de l'information à droite. On notera que ces lésions englobaient d'autres structures que la formation hippocampique, telles que le lobe temporal antérieur, les régions enthorhinale, périrhinale et parahippocampique. Ces résultats sont cohérents avec des expériences effectuées chez l'animal (Whishaw & Brooks, 1999; Whishaw et al., 2001; Whishaw et al., 1997) indiquant des déficits d'intégration de trajet chez les rats hippocampectomisés. Shrager et al. (2008) se sont intéressés à des patients ayant une lésion s'étendant uniquement à la formation hippocampique et au cortex enthorhinal. Les résultats obtenus indiquaient une préservation de la capacité de complétion de triangle chez ces patients. Cependant, les tests de cette étude employaient des trajets très courts et très peu de participants ont été testés. Ces problèmes méthodologiques réduisent donc la probabilité d'observer une différence entre le groupe contrôle et les patients et donc la validité de l'étude (Gomez, Rousset, & Charnallet, sous presse ; Wiener et al., 2011). De plus, Wiener et al. ont démontré que la consigne utilisée par Shrager, Kirwan, et Squire (2008) induisait l'utilisation d'une représentation configurale du trajet parcouru pouvant être médiatisée par le cortex pariétal postérieur.

Des résultats chez le participant sain ont conforté l'implication potentielle de la structure hippocampique dans les mécanismes d'intégration de trajet. Wolbers, Wiener, Mallot et Buchel (2007) ont évalué l'activité cérébrale corrélée aux performances de pointage dans une tâche de complétion de triangle. Les participants suivaient un trajet par le biais d'un flux optique. Ils devaient ensuite à l'aide d'un joystick pointer la direction de l'origine du trajet. Les résultats révèlent une corrélation positive entre l'activité de la structure hippocampique droite et la précision du pointage entre essais. Au niveau des différences interindividuelles, une grande fluctuation dans la précision des réponses était liée à une plus faible activité dans la structure hippocampique de manière bilatérale. Ces données suggèrent donc que l'implication de l'hippocampe serait corrélée aux performances dans les tâches d'intégration de trajet.

Il semble donc que des données provenant de diverses lignes de recherche convergent pour impliquer la structure hippocampique dans des processus de type mise à jour égocentrée. Il est également probable que cette représentation ne soit pas construite uniquement dans l'hippocampe mais nécessite des traitements préalables dans le cortex rétrosplénial et le cortex pariétal postérieur.

4.2. Le cortex rétrosplénial.

Chez le rat, certaines cellules ont été identifiées comme répondant de manière spécifique à l'orientation du corps dans l'environnement. Ces cellules dites d'orientation de la tête déchargent précisément lorsque le rat adopte une orientation de la tête particulière et ceci, indépendamment de sa localisation. Ces cellules ont été localisées dans diverses zones cérébrales telles que le subiculum, le thalamus, le cortex rétrosplenial ou l'hippocampe chez le rat (Ekstrom et al., 2003; Taube, Muller, & Ranck, 1990; Wiener & Taube, 2005). Ces cellules seraient probablement présentes dans le cortex rétrosplenial chez l'humain comme le suggèrent certaines désorientations topographiques à la suite de lésions du cortex rétrosplénial. En effet, des patients souffrant de lésions du cortex rétrosplénial droit seraient déficitaires dans le traitement de l'orientation de leur corps (Aguirre & D'Esposito, 1999; Bottini, Cappa, Geminiani, & Sterzi, 1990; Greene, Donders, & Thoits, 2006; Takahashi, Kawamura, Shiota, Kasahata, & Hirayama, 1997). Dans ces études, les patients sont déficitaires dans les tâches nécessitant de pointer la direction d'une localisation depuis une orientation particulière. Ce trouble ne serait cependant pas lié à une incapacité à coder leur position particulière puisque les patients seraient capables de se localiser sur une carte, mais bien à une incapacité à coder leur propre orientation (Iaria & Barton, 2011; Iaria, Bogod, Fox, & Barton, 2009; Iaria, Chen, Guariglia, Ptito, & Petrides, 2007; Valenstein et al., 1987). De nombreuses études en imagerie fonctionnelle ont impliqué le cortex rétrosplénial dans des tâches de navigation (Maguire, 2001; Vann, Aggleton, & Maguire, 2009). Une étude récente en neuroimagerie fonctionnelle montre l'implication de structures proches telles que le cortex médial pariétal dans le traitement de l'orientation perçue de sa tête dans un environnement virtuel. Les participants étaient placés dans un labyrinthe virtuel et devaient apprendre la

position de signes abstraits sur les murs de ce labyrinthe. Dans une seconde phase, étaient présentés deux signes successifs perçus depuis une orientation identique ou différente. L'adaptation neuronale entre les deux signes a permis de révéler une activation du cortex médial pariétal en présence d'une orientation différente (Baumann & Mattingley, 2010).

4.3. Le cortex pariétal postérieur.

Le cortex pariétal postérieur pourrait jouer un rôle déterminant dans les processus de mise à jour égocentrée assimilés fréquemment au processus d'intégration de trajet. En effet, cette structure est très importante dans l'acquisition d'une représentation égocentrée comme nous l'avons discuté en début de chapitre. De plus, cette structure est hautement interconnectée avec les structures du lobe temporal médian (Byrne, Becker, & Burgess, 2007). Le cortex pariétal postérieur reçoit de nombreuses informations provenant du mouvement de soi, incluant l'information du mouvement du corps à partir de la copie d'efférence motrice, le feedback somato-sensoriel et l'information vestibulaire du mouvement de soi (Wiener et al., 2011).

Au niveau du comportement, Farrell et Robertson (2000) ont observé un déficit de mise à jour d'une configuration spatiale en présence d'une lésion du cortex pariétal postérieur droit ou gauche. Ils ont demandé à des participants ayant les yeux bandés de pointer la direction d'un ensemble d'objets suite à une rotation sur eux-mêmes : ils ne pouvaient donc compter que sur les informations idéotéthiques pour mettre à jour la position des objets par rapport à eux-mêmes. Ils ont observé un déficit dans cette condition de rotation sur soi, et une préservation dans la condition dans laquelle le pointage s'effectuait avec la même orientation. Seemungal, Rizzo, Gresty, Rothwell, et Bronstein (2008) ont, quant à eux, montré un dysfonctionnement des capacités d'intégration de trajet angulaire (basé sur des informations vestibulaires) lorsqu'une stimulation magnétique transcrânienne était appliquée sur le cortex pariétal postérieur droit.

Ce traitement égocentré mis à jour peut être le reflet d'une coopération entre les représentations égocentrée et allocentrée ou avoir une existence propre. Cette troisième

représentation dite égocentrée mise à jour serait centrée sur l'observateur. L'information contenue serait la position du corps dans l'espace et le mouvement de l'individu dans l'environnement. Elle pourrait être sous-tendue par une coopération entre la structure hippocampique, le cortex rétrosplénial et le cortex pariétal postérieur. Si cette représentation existe au niveau spatial, il est alors possible de réinterpréter les expériences de neuropsychologie et neuroimagerie chez l'humain portant sur la représentation allocentrée.

5. Le traitement égocentré mis à jour et la mémoire épisodique.

5.1. Ré-interpréter les résultats des patients amnésiques.

Il est possible de réinterpréter les expériences de changement de perspective sur une configuration, qui ont été conduites chez les patients ayant une lésion de l'hippocampe. En effet, ces études pourraient refléter un déficit dans la capacité à coder la position de son corps dans l'environnement. Si l'on reprend l'expérience de Holdstock (2000), elle oppose une tâche d'appariement visuel depuis une perspective fixe centrée sur l'observateur et une tâche comprenant une rotation de la perspective de l'observateur entre l'encodage et le test. La patiente, YR, ayant une lésion hippocampique ne présente pas de déficit lorsqu'elle peut se baser sur une représentation égocentrée-iconique, l'image rétinienne de la position de la diode. Mais la condition dite « allocentrée » pourrait s'appuyer à la fois sur 1) la capacité à mettre à jour sa position dans la pièce et par rapport à l'objet (représentation « égocentrée mise à jour », s'appuyant sur des informations principalement idéotéthiques), et 2) les indices environnementaux, repères stables (allotéthiques) et une représentation allocentrée (un codage de la position de la diode par rapport à sa position dans la pièce ou sur la table, informations principalement allotéthiques). Il est donc possible que le déficit ne reflète pas une incapacité à coder l'information dans une représentation allocentrée mais une incapacité à mettre à jour la position de son corps dans l'environnement. Ceci reste néanmoins à déterminer.

Cette interprétation s'applique à un nombre important d'expériences supposant l'utilisation de la représentation allocentrée dès lors qu'un changement de perspective a

lieu entre l'encodage et le test (que le changement soit réel, imaginé ou virtuel, Bird et al., 2011; Hartley et al., 2007; Holdstock et al., 2000).

5.2. Se reposer la question du maintien à long terme.

Enfin, si cette représentation existe, est-il possible de considérer qu'elle pourrait jouer un rôle à long terme ? En effet, étant intrinsèquement égocentrée, elle pourrait être utilisée uniquement de manière transitoire. Cependant, les arguments portant sur la seule utilisation de la représentation allocentrée pour le maintien à long terme semblent s'effriter d'un point de vue purement spatial. En effet, de récents modèles proposent que le stockage à long terme de l'information spatiale pourrait également avoir lieu au niveau du cortex pariétal postérieur (Kesner, 2009; Save & Poucet, 2000, 2009), c'est-à-dire dans un format qui ne serait pas nécessairement allocentré. Ces modèles proposent qu'une nouvelle information pourrait être initialement traitée en parallèle dans le cortex pariétal postérieur ou l'hippocampe, mais *in fine* ces informations spatiales seraient consolidées au niveau du cortex pariétal postérieur (Kesner, 2009; Save & Poucet, 2000, 2009). A l'appui de cette proposition, il a par exemple été montré que chez le rat, durant les phases de sommeil, l'état neuronal observé dans l'hippocampe en phase d'éveil serait « rejoué » dans l'hippocampe ; de manière cruciale, cette activité serait également corrélée à l'activité observée dans le cortex pariétal postérieur (Qin, McNaughton, Skaggs, & Barnes, 1997). Ces théories s'inscrivent dans la continuité des modèles supposant que l'hippocampe permettrait une consolidation de l'information nouvelle au niveau du néocortex par des mécanismes de réactivation (Marr, 1971; McClelland et al., 1995; Squire & Zola-Morgan, 1991).

A l'appui de cette hypothèse, il a été montré chez l'homme que la structure hippocampique ne serait pas nécessaire pour la conservation d'information spatiale ancienne, ni pour réaliser des inférences sur cette information en mémoire à long terme. Ainsi, chez des patients amnésiques par lésions hippocampiques, les connaissances spatiales anciennes (et répétées), et notamment les représentations de type carte ou allocentrées (anciennes et répétées), seraient inaltérées. Teng et Squire (1999) ont par exemple montré que le patient EP avait des performances normales lorsqu'il devait décrire verbalement comment se rendre d'un point à un autre dans sa ville natale qu'il connaissait bien. Trois conditions ont été testées

pour s'assurer que EP était capable de former une représentation spatiale et ne s'appuyait pas simplement sur des connaissances procédurales répétées : une condition de trajet familier (e.g., « indiquer le trajet à suivre pour aller de chez vous à l'école *Bret Harte* ») et deux conditions de trajet non familier (e.g., « indiquer le trajet pour aller de l'école élémentaire *Hayward Union* au théâtre *Hayward* »), l'une d'entre elle indiquant que la route principale était bloquée (e.g., même question que la précédente sans passer par la route principale). E.P. a obtenu des performances tout à fait similaires à celles de personnes ayant vécu aussi longtemps que lui dans son quartier et ayant quitté le quartier approximativement à la même époque. Les performances dans la condition « non-familier route bloquée » sont particulièrement importantes. En effet, la description originale de la représentation allocentrée de l'hippocampe de O'Keefe et Nadel (1978) suppose que la capacité à effectuer des inférences et à imaginer des raccourcis est une fonction clé de cette *carte cognitive*. Or, ces résultats suggèrent que, si l'hippocampe est nécessaire pour la formation d'une *carte cognitive* allocentrée, son implication ne le serait plus lorsque la connaissance spatiale serait répétée ou ancienne (Teng & Squire, 1999).

D'un point de vue spatial, il est donc possible que les représentations à long terme et répétées soient encodées dans des structures différentes de l'hippocampe. Certains indices révèlent que le cortex pariétal pourrait également être impliqué dans le maintien de l'information spatiale à long terme.

Les modèles de conservation de l'information spatiale en mémoire à long terme n'avaient pas prédit de tels résultats. De plus, ces modèles ne rendent pas compte de l'implication du traitement égocentré mis à jour dans la mémoire spatiale à long terme. Enfin, le traitement égocentré mis à jour et la représentation allocentrée pourrait tous deux être déficitaires chez des patients amnésiques. Il semble donc que le traitement égocentré mis à jour puisse être impliqué dans le maitien de l'information spatiale à long terme. Tout comme la représentation allocentrée, le traitement égocentré mis à jour pourrait donc également être un bon candidat pour participer au fonctionnement de la mémoire épisodique.

Dans ce chapitre, nous avons distingué la représentation **égocentrée statique** de la représentation **allocentrée** à travers leur **centre de référence**, respectivement **dépendant ou indépendant de l'individu** et leur contenu, respectivement de type soi-objet ou de type objet-objet. Elles impliqueraient respectivement la voie dorsale (cortex pariétal) et la voie ventrale (cortex inféro-temporal).

En mémoire spatiale à court terme, ces deux représentations pourraient être utilisées en parallèle. Pour la **mémoire spatiale à long terme**, **l'allocentrée, flexible** en cas de déplacements de l'individu, semble très utile comparativement à l'égocentré statique. Toutefois, les recherches ne permettent pas de conclure concernant **l'implication de l'égocentrée dans le long terme**.

Au niveau **neurophysiologique et théorique**, la découverte de **cellules de lieu** au niveau de **l'hippocampe du rat** a conduit à proposer l'existence d'une **carte cognitive allocentrée** au sein de cette structure. **Chez l'homme**, l'existence d'une représentation allocentrée hippocampique repose sur l'observation d'un lien entre un traitement spatial qui n'est **pas égocentré statique** et **l'hippocampe.** L'observation de **patients amnésiques** bihippocampiques présentant une incapacité à localiser un objet suite à **un changement de perspective** constitue un argument majeur.

Cependant, il est crucial de considérer la **source** de l'information spatiale qui peut-être :1) **allotéthique** (i.e., reposer sur des **repères stables de l'environnement)** ou 2) **idéotéthique**, (i.e., reposer sur **le mouvement de l'individu)**. Bien que la représentation allocentrée code l'allotéthique, les cellules de lieu hippocampiques sont **modulées par ces deux sources d'informations**. Il apparait donc crucial de considérer l'information idéotéthique. Chez l'homme, le traitement spatial **égocentré mis à jour** coderait cette information de manière **automatique**. Ce traitement pourrait être sous-tendu par les structures **pariétales, rétrospléniales et hippocampiques**.

La conception du tout-allocentré pour la mémoire spatiale à long terme s'effrite : 1) à long terme, le cortex pariétal pourrait être impliqué dans des phénomènes de mémoire spatiale 2) à long terme, l'hippocampe ne serait pas indispensable pour la mémoire spatiale allocentrée ; enfin, 3) les déficits spatiaux observés chez les **patients amnésiques** pourraient correspondre à des **déficits égocentrés mis à jour**.

Chapitre 3.
Modélisation du lien entre traitement spatial et mémoire épisodique.

Nous allons présenter les modèles permettant de rendre compte d'une interdépendance entre les fonctions spatiales et mnésiques. Ces modèles reposent tous sur un principe d'association, de liage (en anglais *binding*) guidé par la structure hippocampique qui agirait en tant qu'index.

Nous allons donc commencer par présenter ici les modèles de *binding* hippocampiques ainsi que leurs propriétés pertinentes pour rendre compte du fonctionnement de la mémoire épisodique. Nous présenterons ensuite le modèle des traces multiples (MTT) dérivé de la théorie de la carte cognitive qui postule que l'index hippocampique contiendrait une information spatiale. Nous préciserons en quoi ce contenu spatial est déterminant pour le fonctionnement de la mémoire dans le modèle original ainsi que sa version plus récente. Puis, nous présenterons le modèle de Burgess, Becker et Byrne (BBB) qui décrit une proposition de fonctionnement des processus spatiaux, en tant que tel, et l'applique au fonctionnement de la mémoire épisodique. Nous conclurons enfin par une proposition d'adaptation du modèle BBB qui nous parait nécessaire pour rendre réellement compte de la mémoire épisodique.

Modèle d'indexage hippocampique.

1. L'origine neurobiologique des modèles d'indexage.

Les différents modèles d'indexage présentent un fort ancrage neurobiologique (Teyler & DiScenna, 1986). L'observation du rôle de la structure hippocampique dans la mémorisation a, en effet, joué un rôle déterminant pour ces modèles (Cohen &

Eichenbaum, 1994 ; Marr, 1971; McClelland et al., 1995). Leur principale caractéristique est de proposer des rôles distincts et complémentaires de la structure hippocampique et du néocortex. Cette dichotomie entre hippocampe et néocortex s'appuie sur trois observations neurofonctionnelles :

Premièrement, comme nous l'avons évoqué dans le premier chapitre, la structure hippocampique présente une certaine sélectivité pour la mémoire épisodique (Tulving, 1987), ainsi que dans le traitement de l'information spatiale (O'Keefe & Nadel, 1978). Un des appuis fondamentaux de cette observation réside notamment dans l'observation de déficits sélectifs chez le patient atteint d'une lésion bilatérale de l'hippocampe (Scoville & Milner, 1957).

Deuxièmement, la structure hippocampique serait tout particulièrement impliquée dans le mécanisme neurobiologique de potentialisation à long terme (PLT). Lequel sous-tendrait le stockage de l'information en mémoire à long terme. La PLT correspond, en effet, à un changement durable de l'efficacité synaptique au niveau des jonctions monosynaptiques à la suite d'une activité liée à une expérience (Bliss & Lømo, 1973; Teyler & DiScenna, 1987).

Troisièmement, cette structure est située de telle manière qu'elle reçoit un ensemble d'informations plurimodales, lui conférant ainsi la possibilité d'un traitement intégratif ou de convergence de très haut niveau. Ainsi, les aires primaires et associatives unimodales du néocortex ne se projetteraient pas directement vers cette structure. L'ensemble des entrées vers le système hippocampique proviendrait, à l'exception des entrées olfactives, de régions sensorielles, motrices et limbiques multimodales. Les principales zones d'afférences hippocampiques sont des zones de convergence telles que le cortex périrhinal ou le cortex parahippocampique. Grossièrement, se projettent vers l'hippocampe, à un premier niveau, le lobe pariétal postérieur, le gyrus temporal supérieur, le cortex préfrontal, dorsolatéral et orbitofrontal, en passant par le cortex cingulaire (très interconnecté avec le préfrontal et les structures limbiques), et à un niveau supérieur plus intégré le cortex rétrosplénial, périrhinal et le cortex parahippocampique (Cohen & Eichenbaum, 1994a).

Au-delà de l'ancrage neurobiologique, l'ensemble des théories du *binding* apporte une réponse fonctionnelle pour modéliser la mémoire épisodique. Ces caractéristiques neurofonctionelles ont profondément marqué, de manière plus ou moins explicite, les modèles de mémoire de ces 25 dernières années.

2. Les principes fonctionnels de l'indexage.

Au niveau fonctionnel, ces modèles supposent avant tout que la structure hippocampique permettrait de représenter l'information présente dans les zones du néocortex en une représentation compressée. Différentes instances de cette proposition existent (Cohen & Eichenbaum, 1994 ; Damasio, 1989; McClelland et al., 1995; Nadel & Moscovitch, 1997, 1998; Squire & Zola-Morgan, 1991; Teyler & DiScenna, 1986; Teyler & Rudy, 2007). Elles se différencient notamment sur le format et le contenu de cette information compressée (Nadel & Moscovitch, 1998; Teyler & DiScenna, 1986), mais également sur la durée et le rôle de la structure hippocampique dans le phénomène de consolidation (Nadel & Moscovitch, 1997; Squire & Zola-Morgan, 1991). Nous allons présenter un modèle fondamental, le premier à établir clairement les propriétés des systèmes d'indexage. Il servira ainsi de structure pour penser le fonctionnement épisodique indexé dans les modèles attribuant un rôle spécifique au contexte spatial.

2.1. Principe général d'indexage de Teyler et DiScenna.

Le modèle de Teyler et DiScenna (Teyler & DiScenna, 1986; Teyler & Rudy, 2007) se propose de rendre compte des phénomènes de stockage et de récupération d'expériences de notre vie quotidienne. Ce modèle ne s'inscrit pas directement dans une conception multi-systèmes de la mémoire mais rend compte du fonctionnement de la mémoire épisodique.

Dans ce modèle, l'hippocampe indexe les différents éléments contextuels d'un souvenir. A chaque nouvelle expérience, l'hippocampe cartographie les unités activées du néocortex en un index unique, phénomène de *binding*. Ce mécanisme d'indexage peut avoir lieu car l'hippocampe stocke une représentation compressée des localisations des

autres régions cérébrales. Chaque module néocortical peut être impliqué dans de nombreuses et différentes expériences. Inversement, pour chaque expérience, de très nombreux modules sont activés.

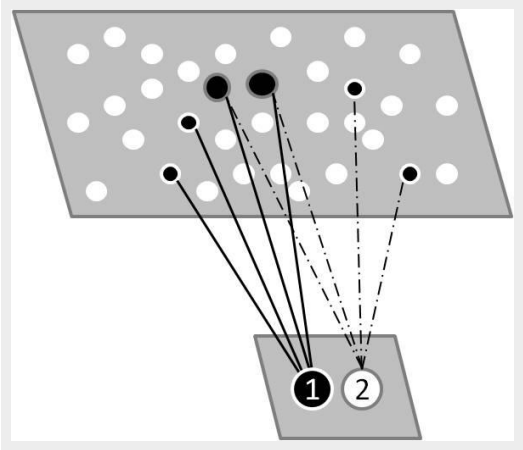
Le stockage rapide de chaque expérience aurait lieu dans l'hippocampe grâce aux phénomènes de PLT. Toute expérience laisse ainsi une trace hippocampique par un renforcement de ses connexions. Si l'information n'est pas particulièrement importante ou n'est pas répétée (via par exemple, une activation directe ou une réactivation au cours du sommeil) l'index peut disparaitre par une dégradation naturelle ou par une interférence avec d'autres stimulations. Au contraire, afin de conserver une représentation relativement stable de l'information présente au niveau des modules néocorticaux malgré l'existence d'activations se recouvrant largement, les modules néocorticaux ne sont pas modifiés directement par l'expérience.

2.2. Complétion et séparation de pattern.

Il convient ici d'expliciter plus précisément les deux principes majeurs régissant le fonctionnement de ce(s) modèle(s) : il s'agit du principe 1) de complétion de pattern et 2) de séparation de pattern (Figure 21).

Le principe de complétion de pattern permet de rendre compte de la récupération de l'ensemble d'une trace à partir d'un indice incomplet. Cette capacité est indispensable pour un système de mémoire. Il permet de répondre à la question : "comment faire pour retrouver le reste des éléments de ce souvenir particulier ?". Par exemple, à partir de l'indice « 20ème anniversaire », il permet de reconstruire l'ensemble des éléments de cet épisode. Selon ce principe, lorsqu'un ensemble neuronal néocortical est activé (l'ensemble neuronal correspondant à la sémantique : « 20ème anniversaire »), si celui-ci correspond à un sous-ensemble d'une expérience ancienne, alors des projections neuronales vers l'hippocampe vont être activées. Ceci active un sous-ensemble de l'index correspondant à « 20ème anniversaire ». L'activation de ce sous-ensemble va alors se propager à l'ensemble de l'index. Une fois l'index actif, il active en retour l'ensemble des unités néocorticales auquel il est associé, « rejouant » ainsi l'expérience originale.

Figure 21 : Illustration de la problématique adressée par le mécanisme de séparation de pattern. Deux expériences ont deux index hippocampiques différents au niveau de la structure hippocampique même si elles se recouvrent partiellement. En haut, le néocortex est schématisé : chaque point blanc correspond à une unité neuronale. A gauche, quatres cellules sont noircies, elles correspondent aux cellules de l'expérience ABCD, à droite deux cellules supplémentaires sont noircies et correspondent aux éléments EF de l'expérience CDEF. Les cellules CD (au milieu) sont encerclées en gris car elles sont communes aux deux expériences. Les cellules AB et EF sont encerclées en blanc car elles sont spécifiques à chaque expérience. En bas, l'hippocampe est schématisé : Il contient deux index totatelement distincts malgré le recouvrement partiel des sous-composantes de l'expérience en CD. La séparation de pattern peut avoir lieu si l'information de récupération activée ne correspond pas uniquement à CD.



Le principe de séparation de pattern (Figure 21) est rendu possible par la création d'une trace spécifique dans l'hippocampe pour chaque expérience. Une expérience correspond à un index hippocampique. Par conséquent, deux expériences ont deux représentations séparées au niveau de la structure hippocampique, même si elles se recouvrent partiellement. Ainsi, à partir d'un sous-ensemble d'éléments néocorticaux, seul l'index pertinent pourra être réactivé. Pour comprendre le mécanisme, prenons deux expériences similaires, un pattern ABCD et un pattern CDEF, mémorisées. Selon la théorie de l'indexage, la structure hippocampique va donc stocker deux index distincts. Lors de la récupération, la projection vers l'index pertinent de l'activité de ce sous-ensemble permettra de ne reconstruire que l'activité correspondant à l'expérience de

l'index activé (à noter, il est indispensable que les sous-composantes activées ne soient pas des éléments communs à deux expériences distinctes, tel que CD).

Cette théorie de l'indexage hippocampique offre donc un ensemble de principes s'appuyant sur l'organisation intrinsèque de l'hippocampe, sur ses relations aux autres régions cérébrales, et sur sa physiologie synaptique. Il permet ainsi de modéliser l'acquisition le stockage et la récupération de souvenirs épisodiques. Les modèles de *binding* présentent ainsi le double intérêt de tenir compte de ces contraintes neurobiologiques et de proposer un modèle de fonctionnement du maintien de l'information en mémoire épisodique. Dans sa forme générale, l'index ne code aucun contenu propre à l'expérience mais uniquement une compression abstraite de la localisation neuronale des unités. Il est particulièrement adaptable puisqu'il ne suppose pas a priori l'existence d'une correspondance entre cette localisation neuronale (associée à l'expérience cérébrale) et la position spatiale effective de l'objet reflété par cette activité cérébrale. Néanmoins, O'Keefe et Nadel (1978) ont émis, les premiers, l'hypothèse que l'index hippocampique pourrait coder également un contenu spatial.

Modèle d'indexage hippocampique et de cohérence spatiale.

1. La carte cognitive : Le premier lien entre traitement spatial et épisodique.

En 1978, la caractérisation de l'hippocampe comme carte cognitive d'O'Keefe et Nadel est issue de la recherche animale. Le livre "*The hippocampus as a cognitive map*" vise à décrire la découverte des « *cellules de lieu* » avant tout. Pourtant, sans preuves empiriques évidentes, un ultime chapitre est ajouté au livre dans lequel une hypothèse cruciale est décrite : Les auteurs ont le sentiment très fort que les troubles spatiaux et les troubles de mémoire liés à la formation hippocampique ne sont pas des éléments d'observations cliniques dissociables ou de simple co-occurrence mais qu'ils ont une origine fonctionnelle commune. Ils proposent alors que chez les patients amnésiques bihippocampiques, l'incapacité à former une carte cognitive de l'espace serait responsable de leur déficit de mémoire épisodique. La première proposition détaillée de cette hypothèse sera offerte par Nadel et Moscovitch dans le modèle Multi-Traces ou *Multiple Trace Theory* (MTT, 1998). Nous allons voir que cette hypothèse n'est pas une simple instanciation du modèle d'indexage dans lequel l'index contiendrait également un contenu spatial. Au contraire, il suggère que le contenu spatial de l'index a un rôle fonctionnel dans la récupération épisodique.

2. Multiple Trace Theory (MTT), un modèle d'indexage spatialisé.

En 1998 puis en 2005, Nadel et Moscovitch offrent un modèle de fonctionnement de la mémoire humaine reprenant la notion d'indexage, le modèle *Multiple Trace Theory* (MTT). Ils proposent un fonctionnement permettant de résoudre réellement le problème dit de *binding*, c'est-à-dire de mise en cohérence des éléments disparates néocorticaux lors de la récupération. Pour cela, ils procurent une cohérence aux sous-composantes récupérées et donc ré-associées par une spatialisation de cette information. Mais, ce modèle MTT est avant tout un modèle de mémoire qui rend compte de phénomènes tels que la consolidation d'un souvenir et du phénomène de sémantisation.

2.1. Un modèle de mémoire à long terme avant tout.

Le modèle MTT s'inscrit dans une conception multi-systèmes de la mémoire distinguant la mémoire épisodique de la mémoire sémantique.

Le rôle permanent de l'hippocampe dans la consolidation.

L'originalité principale de ce modèle est de rendre compte du phénomène de consolidation de l'information en mémoire par une implication réellement à long terme de l'hippocampe. A chaque événement, une trace liant les différents éléments d'une expérience est crée au sein de l'hippocampe. Ces traces sont soumises à des processus de dégradation. Mais la formation hippocampique demeure toujours nécessaire pour récupérer un épisode contextualisé.

Cette proposition constitue une rupture avec l'ancien modèle Standard de Squire et Alvarez (1995). Ce dernier suppose que la structure hippocampique est temporairement impliquée (rôle temporaire initialement proposé par Marr, 1971). Il ne distingue pas la mémoire sémantique et la mémoire épisodique, mais postule l'existence d'un phénomène de consolidation à long terme via le renforcement des connexions cortico-corticales. Ce rôle temporaire repose sur l'observation d'une frange rétrograde dans l'amnésie hippocampique : une atteinte des souvenirs formés peu avant la lésion mais une préservation des souvenirs anciens (Cipolotti & Bird, 2006; Gold, 2006; Nadel & Moscovitch, 1997; Rosenbaum et al., 2005; Schacter, Wang, Tulving, & Freedman, 1982; Spiers, Maguire, & Burgess, 2001; Squire & Alvarez, 1995).

Nadel et Moscovitch (1997) soulignent deux faits importants sur ces observations permettant de tenir le fonctionnement de leur modèle : 1) il y aurait une absence de frange rétrograde lorsque l'évaluation de la mémoire ne porte que sur la mémoire épisodique (et pas sur la mémoire sémantique) ; 2) la présence de déficits rétrogrades s'étendrait parfois au-delà de 15-25 ans chez des patients ayant une lésion étendue des lobes temporaux ce qui semble incompatible avec un rôle temporaire de la formation hippocampique.

Ainsi, selon le modèle MTT, chaque fois qu'un souvenir ancien est récupéré, une nouvelle trace hippocampique est créée. Les souvenirs anciens (qui sont préservés dans

les franges d'amnésies rétrogrades) sont des souvenirs fréquemment ré-instanciés, re-vécus durant le sommeil, ré-évoqués et auraient par conséquent de multiples traces hippocampiques. L'étendue de leur représentation neuronale serait donc plus importante, et donc moins sensible à des détériorations incomplètes de la formation hippocampique. Ils seraient ainsi plus difficilement altérés par une lésion car l'étendue de la lésion devrait être plus importante pour atteindre l'ensemble de traces conservées. Par exemple, un souvenir ancien d'un repas de famille du dimanche sera souvent ré-évoqué et aura de multiples traces. Au contraire, le souvenir d'un repas avec sa nouvelle amie ayant eu lieu peu de temps avant la lésion sera peu ré-évoqué, et sa représentation neuronale sera donc plus limitée. Ce fonctionnement permet ainsi de prédire qu'une lésion de la formation hippocampique plus étendue devrait engendrer une frange d'amnésie rétrograde plus importante.

Le phénomène de sémantisation : extraction d'invariance, décontextualisation ?

Contrairement au modèle standard qui postule uniquement l'existence d'un système déclaratif, le modèle MTT présente également l'avantage de rendre compte de la transformation d'épisodes en mémoire sémantique. La création de traces multiples reliées entre elles par des éléments communs faciliterait l'extraction d'expériences communes et des processus de sémantisation. Ainsi, la répétition de co-activations entre différents modules néocorticaux permettrait de lier progressivement ces modules distincts au niveau néocortical. Ce mécanisme de sémantisation des épisodes aurait lieu soit par un renforcement de connexions pré-existantes, soit par la création de nouveaux « noeuds », ou nouvelles unités neuronales. Il est crucial de noter que ce qui est établit entre les connexions néocorticales, avec le passage du temps et les répétitions, correspond uniquement à l'information sémantique. Les auteurs n'indiquent pas toujours clairement leur position entre une sémantisation par décontextualisation (perte de l'information contextuelle) et une sémantisation par extraction des caractéristiques statistiques communes entre les différents épisodes. L'extraction lente de ces régularités statistiques entre les épisodes présente l'avantage de ne pas être confronté au phénomène d'oubli

catastrophique[13] (voir cependant, Ans & Rousset, 1997; McClelland et al., 1995). Cependant, ce phénomène de sémantisation ne pourrait pas s'appliquer à l'information spatio-temporelle qui nécessiterait toujours l'implication de la structure hippocampique pour pouvoir être ré-évoqué.

2.2. Le contenu spatial de l'index hippocampique.

La charpente spatiale…

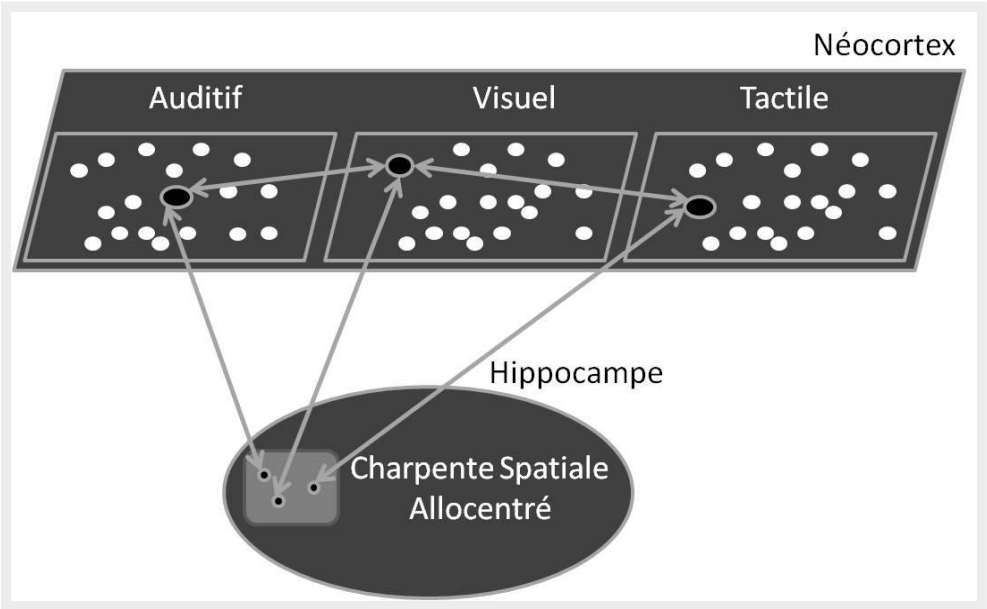
Le modèle MTT s'appuie sur l'hypothèse selon laquelle le complexe hippocampique joue un rôle déterminant pour représenter l'espace dans un format allocentré. Chaque événement contient un contexte spatial qui peut être représenté au niveau de la formation hippocampique sous un format allocentré (Figure 22). Le modèle MTT postule que cette information spatiale est automatiquement représentée dans les circuits internes de l'hippocampe et sert de charpente spatiale aux différents éléments néocorticaux non-spatiaux de l'épisode. Chaque composante non-spatiale (néocorticale) est compressée en une sous-unité dans l'hippocampe. Chacune de ces sous-unités est structurée et reliée aux autres par la charpente spatiale. Cette dernière code les relations dans l'espace, telles que la distance et la direction, entre les différentes composantes d'une scène. La combinaison de l'information spatiale et non-spatiale donne naissance à un événement complet avec son contexte spatial et son contenu. Ainsi, dans l'hippocampe, seraient conservés et liés deux types d'informations : 1) le code compressé des localisations neuronales des sous-composantes néocorticales (comme dans le modèle d'indexage précédent) et 2) la structure spatiale qui relie ces sous composantes dans la réalité et leur procure une cohérence en mémoire.

[13] En effet, l'apprentissage direct et rapide de ces régularités par le système néocortical serait soumis à des interférences majeures entre l'information venant d'être apprise et la nouvelle information. L'extraction lente des régularités par le système hippocampique, permettrait au contraire une acquisition de nouvelles informations sémantiques au sein de ce réseau, tout en préservant les concepts précédemment acquis.

…et l'origine de la cohérence pour la mémoire d'un épisode.

Cette charpente spatiale apporte une réponse fonctionnelle majeure à ce qui est classiquement nommé le problème de *binding*. Ce problème soulève la question de l'origine de la cohérence dans la reconstruction d'un événement à partir d'éléments néocorticaux disparates. Comment un modèle d'indexage classique tel que celui de Teyler et DiScenna peut-il reconstruire une cohérence dans l'épisode au moment de la récupération de l'événement épisodique ? Est-ce que la simple réactivation désordonnée et simultanée des unités est suffisante pour reconstruire la complexité de la réalité ? En effet, lors de l'encodage d'un événement, les différents éléments néocorticaux sont séparés en sous-unités. Au moment de la récupération, quelle que soit la taille de chaque unité, il est nécessaire de les réassembler telles qu'elles l'étaient initialement. Pour faciliter la compréhension du problème, prenons un exemple de souvenir : mon 20ième

Figure 22 : Représentation schématique d'une trace épisodique selon le modèle Modèle Multiple Trace Theory (MTT). En haut, des unités du néocortex sont activées (dans différentes modalités, auditives visuelles ou tactile etc). En bas, ces sous-composantes sont reliées par un index hippocampique : la charpente spatiale qui procure les relations spatiales allocentrées entre les sous-unités est représentée par un rectangle gris.



anniversaire. De cet événement, je peux avoir encodé différents éléments de contenu, tel que le gâteau, sa forme, sa couleur, les personnes présentes, la présence de ma maman, mon papa, mes frères, mes amis, mon chien, la chanson d'anniversaire, les décorations etc. Il est important pour reconstruire l'événement de manière cohérente avec la réalité que les relations entre ces éléments soient également connues. L'existence de sous-unités indexées ne signifie pas qu'elles peuvent être ré-assemblées de manière cohérente. La capacité à revivre l'événement tient à l'association spatiale et temporelle de ces éléments : je me souviens et je revis l'épisode lorsque : "je visualise l'entrée du gâteau". Il est porté par ma mère, je me revois derrière la table, je revois la position de mes amis et frères, leurs yeux rivés sur moi et le gâteau etc. On voit dans cette description que la relation entre les éléments compte davantage, que la présence de ces éléments, en tant que telle. Le modèle MTT propose que l'origine de la cohérence d'un épisode réside dans les relations spatiales que les sous-unités entretiennent. La charpente spatiale dans l'épisode de l'anniversaire serait construite par la distance et direction des différents protagonistes entre eux, et des différents objets avec chaque protagoniste. Cette spatialisation des éléments, l'existence d'un contenu spatial stocké dans l'hippocampe permettrait de conserver cette cohérence. Mais la représentation du contexte spatial serait allocentrée et donc indépendante de la position de l'individu.

2.3. En 1998, un index allocentré uniquement dans l'hippocampe ?

En 1998, le modèle MTT attribue un rôle permanent, obligatoire, nécessaire de l'hippocampe dans la rétention et la récupération d'une information spatiale allocentrée. Le lien entre cette structure et cette représentation est extrêmement fort : il serait lié immédiatement et quelque soit la durée de maintien ou bien le nombre de répétition de cette information. Aucune autre forme de représentation de l'espace n'est proposée. Toute information spatiale de l'épisode est relayée par la structure hippocampique et celle-ci ne contient que des représentations allocentrées. Une information spatiale, répétée, et sémantisée serait donc toujours dépendante de l'hippocampe. Pourtant, de récents arguments expérimentaux ont sérieusement remis en cause cette supposition. En effet, les patients souffrant de lésions hippocampiques ne présentent pas de difficultés dans des

tâches nécessitant l'utilisation d'une information spatiale acquise longtemps avant la lésion et sur une période de temps prolongée (Rosenbaum, Gao, Richards, Black, & Moscovitch, 2005; Rosenbaum et al., 2000; Rosenbaum et al., 2004; Teng & Squire, 1999; Winocur, Moscovitch, Fogel, Rosenbaum, & Sekeres, 2005). L'étude de Teng et Squire (voir chapitre 2 pour une description plus complète) a révélé des capacités d'inférence sur la représentation spatiale de l'environnement chez un patient ayant une lésion bihippocampique. Il pouvait, par exemple, décrire le trajet à emprunter si une des routes était bloquée. Ce test d'inférence est pourtant paradigmatique du test de l'existence d'une représentation allocentrée. Ainsi, ces patients sont capables de conserver à long terme une représentation allocentrée de l'environnement.

2.4. Le modèle MTT en 2005 ou la chute de l'isomorphisme hippocampe-allocentré.

Dans une conceptualisation mise à jour du modèle MTT, Moscovitch, Nadel et leurs collaborateurs (2005) se détachent de la conceptualisation isomorphique entre l'hippocampe et la représentation allocentrée. Nous verrons que cette conceptualisation demeure présente dans l'équipe Londonienne (instaurée par O'Keefe avec la Carte cognitive, et suivie de Burgess, Maguire et collaborateurs).

Appliquer le phénomène de sémantisation à l'information spatiale.

En 2005, la distinction épisodique-sémantique est donc appliquée également à l'information spatiale. Le modèle propose que les informations spatiales, schématiques, sémantisées et allocentrées puissent être sous-tendues par les structures néocorticales, et se rapprochent sur ce point du modèle standard. Au contraire, les informations spatiales contenues dans la structure hippocampique sont décrites comme des informations perceptivo-spatiales détaillées et de type épisodique. Dans cette version, seule la ré-instanciation d'une information spatiale de nature épisodique impliquerait la structure hippocampique de manière permanente. Au contraire, le phénomène de sémantisation au niveau du néocortex rendrait l'information spatiale schématisée allocentrée accessible sans la structure hippocampique. Certains modèles du traitement spatial suggèrent également que l'information spatiale allocentrée pourrait être conservée au niveau de structures

néocorticales telles que le cortex pariétal (Save & Poucet, 2009; Teng & Squire, 1999). L'apport majeur de cette modification est donc de considérer que le néocortex pourrait véhiculer une information spatiale schématique, grossière et allocentrée. Cette proposition de conceptualisation unifiée des interactions hippocampo-néocorticales pour les informations spatiales et non-spatiales est élégante, parcimonieuse et répond aux limites de l'ancien modèle face aux données neuropsychologiques.

Si ce nouveau modèle définit clairement que le traitement spatial allocentré peut dépendre du néocortex, il devient sous-spécifié quant à l'information spatiale contenue dans la structure hippocampique. L'information spatiale apportant la cohérence dans le phénomène d'indexage est ici décrite comme un contexte spatial détaillé perceptivo-spatial. Aucune précision supplémentaire du point de vue du format de représentation hippocampique n'est apportée. Le modèle ne se prononce pas clairement sur le format spatial de cette représentation mais davantage sur les caractéristiques de cette information spatiale. En effet, deux interprétations de cette formulation sont possibles : soit 1) cette information qui est détaillée correspond à une information spatiale égocentrée car elle est perceptivo-spatiale. Dans ce cas, la nouvelle formulation du modèle MTT diffère radicalement de leur proposition initiale de l'hippocampe tout-allocentrée ; soit 2) cette information spatiale demeure allocentrée tout en étant (étrangement) perceptive et détaillée. En faveur de la seconde interprétation, les auteurs indiquent néanmoins que : « *A similar proposal has been advanced by Burgess et al. (2002) regarding the episodic component*" (Moscovitch et al., 2005, p. 58). Or, nous allons voir que le modèle de Burgess adopte une vision allocentrée du stockage épisodique. Nous considérons donc, qu'en 2005, le modèle MTT suppose toujours que les représentations détaillées de l'hippocampe sont allocentrées.

Si le modèle MTT spécifie le fonctionnement de la mémoire épisodique et sémantique (processus de consolidation, de sémantisation, de récupération épisodique), son aspect descriptif et non formalisé computationellement le rend parfois difficile à comprendre, voir fluctuant. D'un point de vue spatial, par exemple, la version révisée du modèle MTT est peu claire sur la représentation spatiale existant dans l'hippocampe (i.e., Allocentrée ou égocentrée ?), le rendant parfois difficilement falsifiable. Une des

difficultés des modèles (mais peut-être également une des qualités) liant traitement spatial et mémoire épisodique est de chercher à modéliser le fonctionnement conjoint de deux types de processus cognitifs à travers un seul modèle. Pour cela, ils doivent tenir compte des contraintes provenant des données respectives de chaque domaine cognitif. Or le modèle MTT est sous-spécifié au niveau du traitement spatial et ne permet pas, par exemple, de rendre compte de la reviviscence en perspective d'*acteur*.

3. Le Modèle de Burgess, Becker, Byrne (BBB), un modèle du traitement spatial appliqué à la mémoire épisodique.

Le modèle Burgess, Byrne et Becker (Le modèle BBB, Burgess, Maguire, Spiers, & O'Keefe, 2001; dans sa version récente, Byrne et al., 2007) est un modèle computationnel ayant avant tout pour objectif de rendre compte du fonctionnement spatial chez l'homme (Figure 23). Ce modèle comme le modèle MTT suppose que l'utilisation d'une représentation allocentrée (i.e., la position des repères y est codée indépendamment de l'orientation du sujet) est indispensable pour le maintien à long terme. Il propose un lien phylogénétique entre les représentations spatiales allocentrées de l'hippocampe des rats et le rôle épisodique de cette structure chez l'homme. Comme le modèle MTT, cette proposition relie l'épisodicité d'un souvenir (i.e., l'encodage à long terme d'un événement contextualisé) au fonctionnement spatial du lobe temporal médian : « *We will pay particular attention to one of the brain regions involved in episodic memory (the hippocampus), and to one of the distinguishing characteristics of episodic memory (the ability to retrieve the rich spatial context of an event)* » (Burgess, Becker et al., 2001, p.1493).

3.1. Une perception égocentrée et une reviviscence en perspective d'*acteur*.

Le modèle BBB précise quelles sont les représentations spatiales utiles dans le stockage de localisations spatiales, leurs inter-relations dans le temps (i.e., long terme ou court terme) ou de la tâche (i.e., imagination, manipulation, rappel, action). Il propose de rendre compte du fait que la perception sensorielle et l'imagerie mentale utilisent et/ou produisent des représentations égocentrées (Figure 23). Un module égocentré est

modélisé afin de rendre compte du phénomène de perception centrée sur les récepteurs sensoriels et sur le corps. Il est à noter qu'en cherchant à rendre compte de contraintes purement spatiales, le modèle propose également une solution fonctionnelle sur des processus de mémoire épisodique (non-résolus par le modèle MTT). En effet, nous avons vu que le rappel d'événements épisodiques repose sur une perspective visuelle égocentrée, une perspective d'*acteur*, qui jouerait un rôle fondamental dans l'accès à un état de conscience autonoétique. Pour rendre compte de cette utilisation égocentrée de l'information, le modèle postule l'existence d'une transformation égocentrée-allocentrée réversible entre l'hippocampe et le néocortex. Ainsi, durant l'exploration d'un environnement, les entrées sensorielles de nature spatiale et égocentrées-perceptive, seraient transformées grâce au cortex pariétal postérieur et au cortex rétrosplénial en une représentation allocentrée dans le cortex parahippocampique. Cette information spatiale serait associée aux caractéristiques non-spatiales (visuelles) des objets, tel que leur identité. Celles-ci seraient véhiculées par la voie dorsale qui se projette dans le cortex périrhinal. L'association de ces composantes spatiales et non-spatiales se ferait dans l'hippocampe, qui permettrait une conservation en mémoire à long terme. La récupération d'une sous-composante d'un épisode activerait (indirectement) le cortex périrhinal ou/et le cortex parahippocampique selon le type d'entrées (non-spatiales ou spatiales respectivement); un processus de complétion de pattern permettrait alors de reconstruire l'ensemble de l'information sur ces 3 régions (hippocampe, parahippocampe, périrhinal). Cette information serait alors reconvertie en information égocentrée, dans le cortex pariétal grâce au cortex rétrosplénial et pariétal postérieur. Les processus d'imagerie sur la scène ou de réponses comportementales correspondantes seraient formés au niveau du cortex médial pariétal (précunéus). Astucieusement, l'information dans le cortex pariétal pourrait ainsi provenir de la perception ou d'une reconstruction à partir de la mémoire à long terme.

3.2. Conservation à long terme de la cohérence spatiale au format allocentré.

Durant l'encodage, les neurones des aires médiales pariétales encoderaient la distance et la direction des repères environnementaux de manière à former une

représentation imageable purement égocentrée (i.e., centrée sur le corps de l'individu). Cette information serait transformée à l'encodage en représentation allocentrée au niveau parahippocampique (transformation « Bottom–up »). L'activité dans ce réseau médial pariétal peut être modulée par la direction de l'attention afin de rendre compte de la capacité de prêter attention à des localisations spatiales de manière séquentielle dans les processus d'imagerie comme dans les processus de perception (Figure 23).

La copie d'efférences motrices et les informations idéotéthiques permettraient la mise à jour de la représentation égocentrée des positions des repères avec le mouvement du participant.

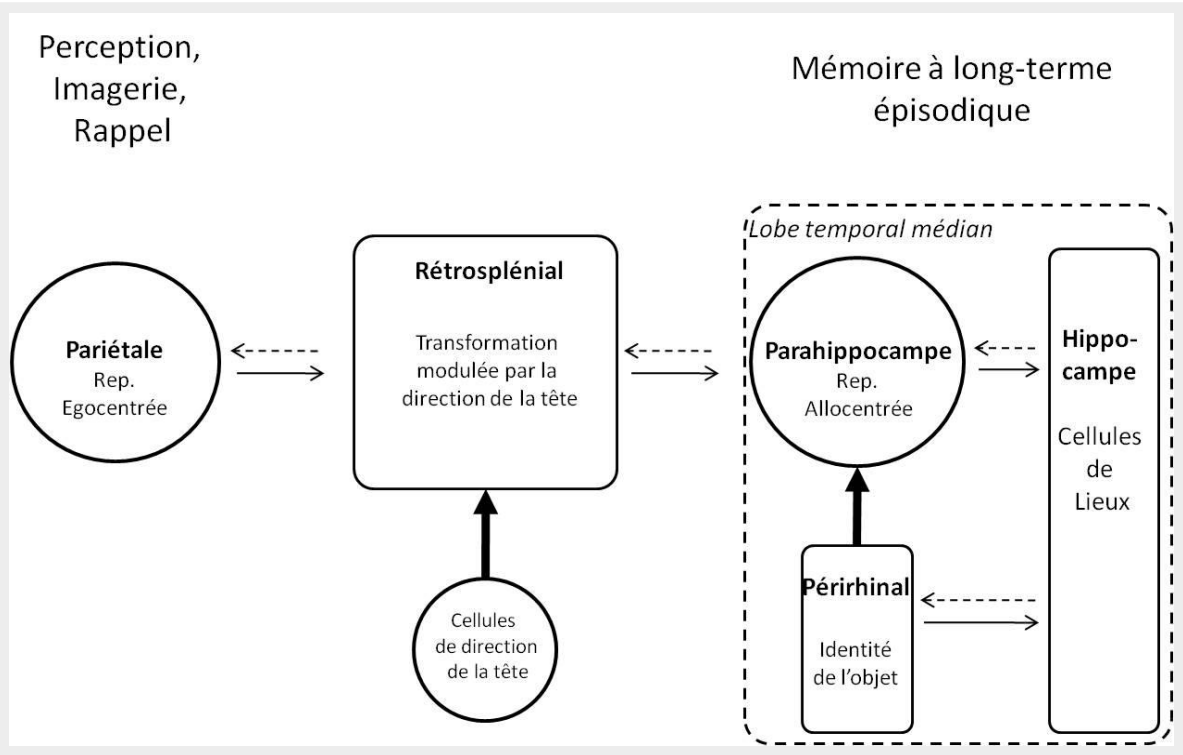


Figure 23 : Schématisation du modèle de Burgess, Becker et Byrne (BBB). A gauche, les structures pariétales et la représentation égocentrée utilisées dans la perception, l'action, l'imagerie, et le rappel d'une information. Au milieu, le cortex rétrosplénial permettrait grâce aux informations issues des cellules de direction de la tête, de transformer une représentation égocentrée en une représentation allocentrée et vice et versa. A droite, l'hippocampe associe l'information spatiale allocentrée provenant de la structure parahippocampique et l'information non-spatiale présente au niveau du cortex périrhinal. Cette information présente dans le lobe temporal médian permettrait le stockage d'une information en mémoire à long terme, épisodique selon les auteurs. D'après Byrne et al., 2007.

Le point commun avec le modèle MTT et la carte cognitive est la conservation d'une mémoire à long terme reposant sur un traitement allocentré. La génération d'une représentation allocentrée de cette mémoire à long terme se ferait dans l'hippocampe et les structures du lobe temporal médian l'entourant (cortex périrhinal et parahippocampique). La représentation des cellules de lieu de l'hippocampe serait formée à partir d'entrées convergentes de la voie ventrale (visuelle, identité de l'objet) et de la voie dorsale (spatiale). La voie ventrale apporte des informations sur les caractéristiques visuelles des objets au cortex périrhinal, la voie dorsale apporte des entrées de type vecteur de distance et de directions, et des informations de contours de l'environnement appelé en anglais « *Boundaries Vector Cells* » (BVC) via le cortex parahippocampique.

Les notions de charpente spatiale et d'indexage de l'hippocampe sont présentes également dans ce modèle. En effet, concernant la charpente spatiale, une association de type Hebbienne serait formée entre les aires inter-reliées co-activées (i.e., périrhinal, parahippocampique et hippocampique), conférant ainsi la cohérence spatiale entre les unités. De plus, concernant l'indexage, lors de la récupération d'une information en mémoire à long terme cette association entre parahippocampe, périrhinal et hippocampe permettrait des processus de complétion ou de séparation de patterns à partir d'un sous-ensemble d'informations (les caractéristiques des objets, leurs positions). Par exemple, lorsque l'on présente un indice partiel sur une localisation tel qu'un repère, par exemple, le processus de complétion de pattern récupère une représentation complète du lieu, comprenant la localisation de l'observateur mais également les repères autour et l'apparence visuelle de ces repères. Suite à cette complétion, les représentations allocentrées des lieux sont transformées vers le précunéus en représentation égocentrée du lieu (transformation « Top-down »).

3.3. Evolution du modèle BBB

La représentation allocentrée n'est peut-être pas uniquement hippocampique.

Au niveau spatial, le modèle BBB rend compte d'un grand nombre de résultats mais prédit à tort qu'une lésion du lobe temporal médian, et en particulier de

l'hippocampe, devrait toujours entraîner un déficit du traitement spatial allocentré. Pourtant, il a été observé une préservation d'une information allocentrée ancienne chez des patients ayant des lésions hippocampiques acquises (Voir chapitre 2 et discussion du modèle MTT). Des représentations à long terme allocentrées semblent donc pouvoir s'établir en dehors de l'hippocampe et du lobe temporal médian. La structure hippocampique pourrait également conserver cette information allocentrée en parallèle (Bird & Burgess, 2008; Moscovitch et al., 2005) avec d'autres structures cérébrales.

Le rôle de l'information idéotéthique et de la mise à jour égocentrée.

En 2007, le traitement de l'information idéotéthique et de la mise à jour égocentrée prend une place plus importante à deux niveaux : 1) au niveau du système de transformation de l'information, et 2) au niveau de l'imagerie égocentrée pariétale. En effet, le mécanisme de transformation égocentrée-allocentrée n'est plus seulement modulé par des informations visuelles mais également crucialement par des efférences motrices et idéotéthiques. Cette mise à jour à partir de l'information idéotéthique intégre des signaux de rotation et de translation. Ce mécanisme est fondamental car, sans lui, les localisations allocentrées ne pourraient pas correspondre aux localisations égocentrées suite à un déplacement de l'individu.

De plus, les images mentales égocentrées sont manipulables grâce à des informations idéotéthiques réelles ou simulées afin de permettre une exploration mentale dans un environnement ou de mettre à jour la représentation spatiale égocentrée.

Enfin, les auteurs admettent que la représentation spatiale hippocampique n'est pas fondamentalement allocentrée puisqu'elle indique précisément la localisation de l'individu. D'un point de vue spatial, ces modifications s'orientent toutes sur les processus nécessaires pour former la représentation de mise à jour égocentrée présentée au chapitre précédant. Nous allons donc nous situer dans le cadre du modèle BBB afin de proposer des modifications qui permettraient d'améliorer son fonctionnement pour rendre compte de la mémoire épisodique.

Vers une nouvelle conceptualisation de la mémoire épisodique et de l'espace.

Le modèle BBB qui est implémenté à un niveau mathématique présente un niveau de spécification qui le rend bien plus précis que le modèle MTT. L'équipe qui l'a développé s'est attelée à rendre compte de faits expérimentaux spatiaux. Malheureusement, les phénomènes mnésiques sont davantage décrits en tant qu'épiphénomènes. Le modèle présente deux limites fondamentales d'un point de vue mnésique : 1) une représentation de la mémoire à long terme décrite comme épisodique mais qui semble en réalité porter sur les caractéristiques d'une mémoire sémantique, et 2) une incapacité pour ce modèle à distinguer des phénomènes d'imagerie mentale (e.g., par simulation à partir de la mémoire sémantique) et le phénomène de rappel épisodique qui permet de voyager mentalement dans le temps.

1. Evaluation du fonctionnement mnésique tel que proposé par le modèle BBB.

1.1. Le stockage à long terme dans le modèle BBB n'est pas épisodique.

Illustration avec l'héminégligence spatiale.

Du point de vue de la mémoire épisodique, le modèle BBB ne se prononce pas sur les mécanismes éventuels de sémantisation de l'épisode et de la formation de concepts à partir des traces épisodiques. À cela, nous voyons une raison principale : le modèle BBB décrit comme un modèle de fonctionnement de la mémoire épisodique est en réalité un modèle de fonctionnement de la mémoire spatiale associative déclarative (épisodique et sémantique).

Afin d'illustrer cette critique, appuyons nous sur la capacité de ce modèle à rendre compte du phénomène d'héminégligence spatiale de niveau représentationnel. Ce phénomène a été rapporté par Bisiach et Luzzatti (1978). Certains de ces patients souffrent d'héminégligence, non pas uniquement dans des tâches perceptives, mais également dans des tâches d'imagerie mentale basées sur des processus de mémoire. Les auteurs ont ainsi demandé à ces patients ayant des lésions pariétales droites de décrire les

immeubles et autres éléments de la place de la cathédrale de Rome. Ceci devait être fait en faisant face successivement à chacun des quatre cotés de la place. Les patients décrivaient sans problème les immeubles sur leur droite et négligaient systématiquement les immeubles sur leur gauche. Néanmoins, les patients connaissaient et étaient capables de décrire successivement tous les éléments de la place. En effet, lorsqu'ils décrivaient les faces des immeubles après s'être imaginés faire une rotation de 90° vers la gauche alors ils pouvaient décrire les immeubles sur leur droite alors même qu'ils les avaient précédemment négligés (car ils se trouvaient alors sur leur gauche). Selon le modèle BBB ces patients présentent un dysfonctionnement lié au traitement égocentré de l'information mais aucun problème dans la représentation en mémoire à long terme de l'information. Le modèle propose ainsi une élégante interprétation des héminégligences perceptives et représentationnelles. Les patients ont en mémoire à long terme une représentation allocentrée intacte de la place de la cathédrale de Rome. Cependant, la lésion pariétale affecte les processus de perception égocentrée et d'imagerie nécessaire lors de la récupération. Pourquoi cet exemple illustre-t-il l'idée que le stockage mnésique à long terme (qui serait intact chez ces patients) de ce modèle serait une mémoire associative déclarative ?

Tout d'abord, il est peu probable que tous les patients se soient réellement, dans leur passé, positionnés exactement face aux quatre façades des immeubles de cette place. Deux solutions s'offrent alors à eux pour résoudre la tâche : 1) soit ils utilisent des stratégies d'inférence (moins fiables car sujettes à des intrusions ou fausses reconnaissances) à partir d'un souvenir épisodique uniqu ; 2) soit ils utilisent une représentation sémantisée de la place de la cathédrale sur laquelle ils sont capables d'imposer une perspective particulière par des processus d'imagerie.

La première interprétation est peu probable puisque la place de la Cathédrale de Rome a été spécifiquement choisie par les auteurs car elle est très connue par l'ensemble des Romains. Dans cette expérience, les patients ont probablement une représentation sémantisée de la place. La description des processus selon le modèle BBB correspond, par ailleurs, à la seconde possibilité. Les patients sont engagés dans un processus d'imagerie placé dans un contexte spatial à partir d'une information en mémoire à long terme. Mais

la mémoire épisodique ne se résume pas à un simple processus d'imagerie dans un contexte spatial connu. Afin de démontrer cette différence, prenons un contre-exemple : la capacité à imaginer son futur dans un lieu connu (par exemple un lieu de vacances connu) ne constitue pas un événement épisodiqu ; pourtant il s'agit également d'un processus d'imagerie dans un contexte spatial connu. En effet, dans une revue récente les auteurs du modèle BBB semblent conforter cette idée selon laquelle le stockage à long terme de l'hippocampe ne serait pas utile uniquement dans la mémoire épisodique : « *contrary to characterizations of hippocampal function in terms of 're-experiencing' or 'mental time travel' within episodic memory, the hippocampus should be just as necessary for imagining novel environments as it is for reconstructing images of previously experienced ones.*"(Bird & Burgess, 2008, p. 186).

1.2. Le modèle BBB ne peut donc pas différencier le souvenir et la simulation mentale.

Le modèle BBB peut rendre compte des processus de mémoire spatiale à long terme sémantique et épisodique, mais ne permet pas au système de distinguer ce qui est épisodique de ce qui est sémantique. En effet, lors de la projection depuis la mémoire à long terme de l'information vers les représentations égocentrées, il est possible de créer des perspectives sur l'environnement qui n'ont jamais été réellement perçues mais également des événements qui appartiennent au passé de l'individu. Le modèle BBB ne permet pas de distinguer l'imagerie mentale ou la projection dans le futur d'un réel rappel épisodique. Or, nous savons qu'un rappel épisodique provoque une reviviscence et une conscience subjective qui est absente dans la simulation mentale ou lors de la projection dans le futur. Si l'on reprend l'exemple de la place de la Cathédrale de Rome et des patients héminégligents, il existe une différence phénoménologique cruciale entre leur capacité à décrire un événement de leur passé ayant eu lieu sur la place de Rome, qu'ils vont pouvoir revivre, et leur capacité à simplement revoir par imagerie les éléments présents sur la place depuis diverses perspectives.

2. Une nouvelle instance de BBB pour la mémoire épisodique.

Tout en conservant les avantages du modèle BBB en ce qui concerne notamment la reviviscence d'une perspective d'*acteur* et l'expérience égocentrée, nous proposons que :

1) le stockage à long terme décrit au niveau de l'hippocampe puisse être à la source d'évocations spatialisées épisodiques et sémantiques ; 2) le traitement effectué par le système de transformation de représentation permettrait à l'individu de distinguer entre un réel souvenir épisodique de l'imagerie et une évocation sémantique spatialisée.

Cette proposition constitue pourtant une rupture dans notre développement. En effet, jusqu'ici n'ayant pas débattu du fonctionnement de la mémoire en tant qu'accès à une représentation, nous l'avons implicitement accepté. Mais l'essence de notre proposition (le point 2) est qu'une caractéristique de traitement, et non une représentation, pourrait être source de mémoire. Nous allons donc décrire ici les arguments en faveur des modèles alternatifs aux modèles structuraux qui permettent de penser la mémoire comme attribution des caractéristiques de traitement. Ceci nous permettra de présenter en quoi l'essence de notre proposition s'inscrit dans le cadre de ces modèles et de présenter les nouvelles prédictions de notre modèle.

2.1. La mémoire comme attribution des caractéristiques de traitement.

La phénoménologie de la mémoire n'est pas le reflet de l'accès à une trace.

Le modèle GAPS de Tulving a permis de mettre en avant 1) l'importance de la phénoménologie de la mémoire épisodique et 2) de distancier celle-ci de la trace épisodique. En effet, la phénoménologie résulte de l'information ecphorique elle-même distincte de la seule trace mnésique. Plus précisément, pour accéder à un état de conscience autonoétique, le modèle suppose la création d'une information dite ecphorique, qui résulte d'une combinaison de la trace et de l'information de récupération.

Jacoby, Kelley et Dywan (1989) ont, à la suite de Tulving, proposé de mettre en avant la phénoménologie de la mémoire à un niveau plus général au travers de ce qu'ils dénomment « le sentiment de familiarité subjective du passé ». Ils posent la question suivante : Est-ce que la phénoménologie de la mémoire est liée à l'accès à une trace mnésique (comme cela est traditionnellement proposé), ou reflète-t-elle une caractéristique de fonctionnement ? L'originalité de leur proposition est précisément de supposer que la phénoménologie n'est pas toujours le reflet de l'accès à une trace

mnésique. Ils observent l'existence d'une relative indépendance entre la trace ou représentation et la phénoménologie. Si ces deux phénomènes sont corrélés, il existe certaines exceptions cruciales, dans lesquels soit 1) la trace est récupérée sans phénoménologie du passé (e.g., la cryptomnésie, ou plagia involontaire) soit 2) la présence d'une familiarité subjective du passé ne fait pas référence à une trace réelle (e.g., les confabulations).

La phénoménologie de la mémoire est une attribution.

Pour rendre compte de ces observations, Jacoby, Kelley et Dywan (1989) ont proposé que la notion de dextérité (i.e., la facilité ou rapidité à laquelle une information vient à l'esprit) ou fluence de récupération pourrait être la base de l'attribution de son ancienneté à une stimulation. Cette dextérité permettrait une estimation de la familiarité du stimulus par l'individu. La dextérité ne produirait pas directement cette conscience du passé. Au contraire, l'individu passerait par une étape de diagnostic et d'attribution de la source de cette dextérité, ce qui pourrait rendre compte des erreurs d'attribution (telles que le plagia involontaire ou la confabulation). La dextérité est de type perceptive lorsque le traitement d'un stimulus est facilité par des caractéristiques physiques telles qu'une facilitation d'un stimulus auditif non-bruité parmi des stimuli auditifs bruités. La dextérité peut également être conceptuelle lorsque le traitement d'un stimulus est facilité par les processus cognitifs dans lesquels se situe le participant telle qu'une facilitation du traitement d'un mot à la suite d'une phrase dont le sens est fréquemment relié par rapport à une phrase dans lequel le mot est peu probable.

Phénomènes d'attribution et fluence perceptive ou conceptuelle.

Afin d'appuyer cette hypothèse d'attribution, Jacoby, Kelley et Dywan (1989) ont mis en évidence des phénomènes d'erreur d'attribution du passé à des caractéristiques physiques ou conceptuelles. Ils ont montré que la dextérité perceptive objective d'un traitement, c'est-à-dire la facilité avec laquelle des items sont perçus du fait de caractéristiques physiques ou conceptuelles, participerait, influencerait le sentiment de mémoire du passé.

Lors d'un test de reconnaissance, Whittlesea, Jacoby, et Girard (1990) montrent des stimuli nouveaux faciles à traiter (condition peu bruitée) sont plus fréquemment jugés anciens à

tort que des stimuli nouveaux difficiles à traiter (condition beaucoup bruitée). Cet avantage, présent également pour les stimuli anciens, est crucial sur les stimuli nouveaux car il permet de mettre en évidence la dissociation entre phénoménologie et trace mnésique. En effet, le résultat sur les stimuli nouveaux ne peut évidemment pas être expliqué en termes de trace mnésique. Cet effet constitue donc une réelle illusion de familiarité liée à une fluence perceptive.

Ces erreurs d'attribution sont également observées au niveau conceptuel. Wittlesea (1993) a mis en évidence une illusion de familiarité à partir d'une variation relative de dextérité conceptuelle. Les participants apprenaient une liste de mots, puis jugeaient si un mot cible était relié sémantiquement à un des mots de cette liste. Afin de modifier la fluence conceptuelle lors du traitement du mot cible, celui-ci était présenté à la fin de deux types de phrases : 1) des phrases créant un sentiment général d'attente vis à vis d'un concept particulier et dont le mot cible pourrait être un exemple particulier, tel que « The anxious student took a TEST » (en français, « L'étudiant anxieux écrivait un TEST »), ou 2) des phrases neutres qui pouvaient être complétées par de nombreux concepts, tels que « Later in the afternoon she took a TEST » (en français, « Plus tard dans l'après midi elle passa un TEST »). Les participants jugeaient plus fréquemment un mot cible comme relié sémantique de l'un des mots appris lorsque le contexte était prédictif du mot cible que lorsqu'il était neutre. Ceci était vrai que le mot cible soit relié sémantiquement ou pas à l'un des mots de la liste précédente. Donc, un effet de fluence conceptuelle existe, et aussi important, sur des items nouveaux que sur des items reliés à d'anciennes traces. Il n'est donc pas attribuable à la simple présence d'une trace mnésique.

Il a également été mis en évidence que la dextérité perceptive peut servir d'appui à l'attribution d'autres attributs que le sentiment de familiarité subjective du passé. En effet, il est possible de mettre en évidence des erreurs d'attribution de l'expérience passée à des caractéristiques physiques ou cognitives présentes (Reber & Schwarz, 1999, , 2002; Reber, Winkielman, & Schwarz, 1998; Whittlesea et al., 1990). Ces erreurs d'attribution dépendraient des conditions (buts et contextes) dans lesquels se situe l'individu. Whittlesea, Jacoby, et Girard (1990) ont, par exemple, observé que la dextérité perceptive relative induite par des présentations préalables pourrait être attribuée à des caractéristiques physiques (e.g., bruité, non-bruité). Après avoir appris certains mots, les participants de leur étude devaient indiquer si les mots présentés étaient beaucoup ou peu bruités. Ils ont alors observés que les participants

jugeaient des stimuli de niveaux de bruitage identiques comme moins bruités s'ils les avaient vus dans la phase précédente : Une illusion perceptive induite par une dextérité de traitement. Un nombre important d'expériences ont révélé de telles illusions : illusions de clarté auditives (Jacoby, Allan, Collins, & Larwill, 1988), de clarté visuelles (Whittlesea et al., 1990), de célébrité (Jacoby, Woloshyn et al., 1989), de préférences esthétiques (Kunst-Wilson & Zajonc, 1980), de facilité d'un problème (Jacoby & Kelley, 1987).

2.2. La mémoire épisodique comme attribution d'une caractéristique du traitement égocentré mis à jour.

Nous proposons donc de nous appuyer sur cette conceptualisation de la phénoménologie au sens large pour l'appliquer à la mémoire épisodique en particulier. Il est, en effet, possible que cette conceptualisation de la mémoire en termes de processus d'attribution (et non plus en termes de représentations mnésiques) permette de rendre compte de la phénoménologie épisodique (i.e., la conscience autonoétique).

Application à la mémoire épisodique.

La mémoire épisodique n'est pas juste décrite en termes de familiarité mais au contraire en termes de capacité à revivre un événement. Jacoby et Kelley (1989) ont, eux-même, proposé ponctuellement dans leur article de 1989, un fonctionnement permettant d'envisager son application à un processus de type *recollection*. Pour rendre compte du phénomène de *recollection*, on peut supposer que si la fluence avec laquelle cette information vient à l'esprit n'est pas suffisamment diagnostic du passé, les individus peuvent alors s'engager dans des activités additionnelles et évaluer leur fluence sur ces niveaux de réflexions additionnelles. Du point de vue de la mémoire épisodique, cette recherche peut être importante pour converger jusqu'à l'atteinte d'une fluence élevée sur un élément de détail particulier suffisamment distinct par ailleurs. Par exemple, s'il l'on s'interroge sur un événement précis : « étiez-vous au restaurant " L'épicurien " il y a 15 jours ? » il est possible qu'une image se forme avec un certain degré de fluence. Cependant cette fluence ne sera peut être pas suffisamment diagnostic pour que le sujet soit affirmatif. En effet, différents événements de mémoire pourraient donner lieu à cette

image et à ce degré de fluence. Le sujet peut alors s'engager dans une recherche de détails supplémentaires, et éventuellement accéder à un détail additionnel « ah oui, je me souviens, nous discutions du bouquet de fleurs blanches et de leurs noms » qui lui, sera la source d'une fluence relative supérieure permettant une attribution du sentiment de l'expérience passée.

Notre proposition pour rendre compte de la mémoire épisodique s'appuie également sur la notion de fluence. Elle s'appuie donc également sur une attribution d'une caractéristique de traitement et non sur une équivalence entre phénomène subjectif de mémoire et accès à une représentation[14] au sens fort du terme. Cependant, de manière cruciale pour la mémoire épisodique, la fluence ne serait pas issue de n'importe quel processus de traitement mais devrait survenir dans un processus très spécifique : une fluence dans le traitement de l'information spatiale, la fluence de recréation de la représentation égocentrée.

Une mémoire dans les processus de transformation.

Notre proposition est donc que la dextérité relative induite par la recréation d'une perspective égocentrée, c'est-à-dire la facilité ou la rapidité à laquelle cette perspective peut être recréée, est déterminante dans l'attribution de la caractéristique de conscience autonoétique. Comment cette proposition peut-elle être instanciée dans le modèle BBB ? Pour cela, il suffit de conférer des propriétés de mémoire au système de transformation du modèle BBB.

Lors de l'encodage d'un événement épisodique, l'ensemble de l'information serait perçu avec une perspective égocentrée. Dans le modèle BBB, l'information utilisée pour transformer une représentation (au sens faible) égocentrée en représentation (au sens fort) allocentrée serait une information portant sur la position, l'orientation et le mouvement

[14] La référence à une représentation ici correspond au sens fort de la représentation. C'est-à-dire, à la manière des modèles abstractifs, il réfère à l'existence d'une trace permanente et abstraite en mémoire qui a le pouvoir de représenter de manière permanente l'objet du monde extérieur et constitue l'élément sur lequel s'effectue la cognition. Elle ne fait donc pas référence au sens faible de la représentation qui correspond à une transcription (indispensable) des stimulations externes et des traitements qu'elles induisent en stimulations neuronales (Shanon, 1991).

de l'individu dans l'environnement. Ce système de transformation est un système de traitement de l'information spatiale de type égocentré mis à jour. Au niveau du substrat cérébral, la transformation serait effectué par un réseau neuronal allant du cortex pariétal postérieur jusqu'à l'hippocampe, en passant par le cortex rétrosplénial. Afin de rendre compte des propriétés de mémoire de ce système, nous proposons que lorsqu'un événement est initialement encodé, le traitement effectué par ce réseau neuronal pour transformer l'information égocentrée en information allocentrée serait conservé dans les connexions synaptiques de ce réseau (sans doute par des phénomènes de PTL). Ce serait cette information qui réside dans la mémoire du processus de transformation lui-même qui constituerait la base du souvenir épisodique. Du point de vue computationel, le type de mémoire auquel il est fait référence ici serait de celui à l'œuvre dans les implémentations de neurones formels reposant sur l'information distribuée (McClelland & Rumelhart, 1985). Au moment de la récupération, la reconstruction d'un événement depuis une perspective particulière par des phénomènes de complétion de pattern serait facilitée par la conservation en mémoire d'une transformation antérieure. De plus, si le processus de transformation a déjà été fait lors de l'encodage alors l'existence d'une plus grande efficacité synaptique pourrait être à l'origine d'une plus grande rapidité du traitement. Cette rapidité de traitement correspondrait d'un point de vue phénoménologique à une dextérité perceptive, une fluence dans les processus de traitement.

Dextérité de traitement dans la recréation d'une perspective égocentrée et conscience autonoétique.

Cette dextérité dans le traitement serait alors 1) à l'origine de la distinction entre un élément déjà vécu et un élément imaginé. En effet, elle serait à l'origine de l'état phénoménologique de conscience autonoétique permettant de revivre mentalement un événement absent dans la mémoire sémantique. Mais pour quelle raison une fluence dans ce traitement particulier serait attribuée à une conscience subjective du passée ? Pourquoi cette fluence serait diagnostic d'un souvenir personnel localisé dans l'espace et le temps pour l'individu ?

La revue théorique des chapitres précédents indique que : 1) la contextualisation et, particulièrement, la spatialisation d'un souvenir épisodique est déterminante dans la récupération ; 2) lors de la récupération, la perspective d'*acteur* qui est recréée et procure une perspective particulière sur la scène est un processus d'imagerie prédicteur de l'épisodicité d'un souvenir. Il est probable que la référence à soi de la perspective d'*acteur* (par rapport à la perspective d'observateur, ou l'absence de perspective) soit à l'origine de l'attribution d'une subjectivité d'une intimité du souvenir. De ce fait, contrairement à la dexterité perceptive qui peut être attribuée, soit au passé, soit à une caractéristique du stimulus, cette dexterité dans les proccessus de traitement conduirait à une attibution systématique à un souvenir épisodique.

Recréation et cognition incarnée.

Cette recréation présente également un lien évident avec les notions de simulation proposées par de nombreux auteurs, et inspirées de la cognition incarnée (Barsalou, 1999, 2008; Damasio, 1989; Hintzman, 1986; Rousset, 2000; Versace et al., 2009). L'ensemble de ces modèles suppose, en effet, que le processus de mémoire se ferait via une réactivation, une recréation dans les zones perceptives correspondant au phénomène de mémoire. Ces recréations temporaires constitueraient donc des représentations au sens faible.

Les modèles de mémoire peuvent ainsi être classés selon un gradient attribuant un rôle plus ou moins important à cette caractéristique de recréation ou de simulation dans la mémoire et ces phénomènes : il existe 1) des modèles supposant une absence totale de représentation mnésique au sens fort et des propriétés de traitement du système permettant de rendre compte de l'ensemble des phénomènes mnésiques (Rousset, 2000) ; 2) des modèles supposant l'existence de traces épisodiques stockées sans abstraction (Hintzman, 1986; Versace et al., 2009) ; 3) des modèles supposant le stockage de symboles perceptifs (Barsalou, 1999); et enfin 4) des modèles classiques qui ont été amplement présentés jusqu'alors proposant l'existence de représentations abstraites mnésiques (au sens fort donc) telles que les représentations allocentrées (Burgess et al., 2001).

Objectifs de la thèse.

Dans cette thèse, nous avons choisi de nous situer dans le cadre du modèle BBB, en attribuant des caractéristiques permettant de le rendre compatible avec le fonctionnement de la mémoire épisodique : les processus de transformations inter-représentations (Allocentré-Egocentré et vice versa) permettraient de donner naissance à des fluences relatives des processus de traitements lors de l'encodage. Lors de la récupération, cette fluence serait donc ce qui détermine l'attribution par l'individu de la caractéristique épisodique. L'épisodicité du souvenir ne résiderait donc pas dans la trace mnésique de la situation, qui serait stockée de manière allocentrée (cf. modèle BBB) mais dans les processus de traitements (de recréation) qui détermineraient l'attribution de la caractéristique autonoétique par le sujet. En référence à ce modèle modifié, l'exploration expérimentale réalisée dans cette thèse sera focalisée uniquement sur les prédictions portant sur l'importance relative des différents types de traitement spatial pour la mémoire épisodique. D'un point de vue spatial, rappelons que ces processus de transformation correspondent à un traitement spatial de type égocentré mis à jour. Par conséquent, ce modèle prédit que le traitement de l'information spatiale égocentré mis à jour sera déterminant pour la récupération épisodique. Cette prédiction s'oppose au modèle liant le traitement spatial et mnésique par un processus de liage allocentré. Nous pouvons ainsi comparer lequel de ces types d'informations ou représentations[15] spatiales - allocentrées ou égocentrées mises à jour- est déterminante de la récupération épisodique.

[15] De maniére generale dans la suite du texte, le terme de representation allocentrée doit être compris comme une représentation au sens fort lorsqu'il est fait référence à la representation allocentrée et aux mécanismes des modèles fondés sur cette notion (Nadel & Moscovitch, 1998), dans les autres cas le sens de représentation peut être pris au sens faible.

Dans ce chapitre, nous avons introduit les caractéristiques de **l'indexage hippocampique :** 1) au niveau de la formation hippocampique, **une modification neuronale rapide par l'expérience via un code compressé** et, au niveau du **néocortex**, une modification neuronale **lente en cas de consolidation,** 2) le principe de **complétion**, et 3) de **séparation de pattern**.

Nous avons ainsi présenté le modèle **Multiple Trace Theory (1998, 2005),** qui s'inscrit dans le cadre du modèle de la **carte cognitive (1978),** et établit le **premier lien fonctionnel** entre épisodicité et espace, grâce à un **modèle d'indexage spatialisé de la mémoire épisodique**. La formation hippocampique y est impliquée en **permanence** dans la **récupération épisodique, la sémantisation** permet la récupération **de connaissance indépendamment de l'hippocampe**.

Crucialement, **la cohérence** entre les divers éléments néocorticaux est établie par la **charpente spatiale** de l'épisode, qui adopterait une représentation spatiale **allocentrée**. **Fort** de ses **spécifications mnésiques**, le modèle est **faible** sur le plan **spatial**, (i.e., incapable d'expliquer la récupération d'informations allocentré ancienne par un patient souffrant de lésion hippocampique): une version du modèle **MTT révisée** est proposée **(2005)**. Mais ce modèle **non formalisé computationellement** est ambigüe d'un point de vue spatial et donc **difficilement falsifiable**.

Le modèle de **Burgess, Byrne et Becker (2001, 2008)** applique un modèle élaboré **de traitement spatial au fonctionnement de la mémoire épisodique.** L'espace **égocentré pariétal** est **transformé** par le cortex rétrosplénial et le cortex pariétal postérieur en un espace **allocentré médio-temporal** conservé **à long terme.** L'utilisation de cette information nécessite de **réimposer une perspective égocentrée particulière dans le cortex pariétal.** L'information **spatiale et non-spatiale (cortex périrhinal) d'un épisode** seraient **associées au niveau de la structure hippocampique.** Au niveau mnésique, **la récupération** adopterait **une perspective d'*acteur*,** tandis que la **cohérence spatiale** serait conservée à **long terme** par une **représentation allocentrée.**

La version révisée (2007) introduit des modifications **correspondant au traitement égocentré mis à jour: 1) au sein des processus de transformation** et égocentré**, un traitement de l'information idéotéthique, 2) au sein de l'hippocampe,** un traitement **"allocentré"** qui devient **dépendant de la position de l'individu.**

Notre évaluation du fonctionnement mnésique tel que proposé par le modèle BBB indique que : 1) le **stockage à long terme** n'y serait **pas épisodique** et 2) le modèle ne **différencierait pas un souvenir épisodique d'une simulation mentale instanciée avec une perspective égocentrée**.

Nous proposons de rendre compte de la mémoire épisodique au sein du modèle BBB, en introduisant une **modification** issue des théories **considérant la mémoire comme une attribution de caractéristiques de traitements**. Ceux-ci indiquent que la **fluence** d'un traitement **conceptuel ou perceptif** serait **attribuée** par l'individu à un **sentiment de familiarité passé**. La mémoire épisodique reflèterait une **attribution dans un traitement particulier: la mise à jour égocentrée**. La **transformation initiale** de représentation, postulée par le modèle BBB, serait **mémorisée** par le système. Cette mémoire du traitement de type égocentré mis à jour, permettrait d'induire au moment de la récupération une fluence de traitement. Celle-ci serait attribuée par l'individu à un sentiment de **conscience autonoétique**. Le traitement **égocentré mis à jour** détermine ainsi **l'épisodicité d'un souvenir**.

L'objectif de cette thèse est de comparer quelle représentation spatiale -allocentrée ou égocentrée mis à jour- est déterminante de la récupération épisodique.

Etudes expérimentales.

Présentation générale.

Les recherches expérimentales, présentées dans ce manuscrit, ont pour objectif de comparer laquelle des représentations spatiales -allocentrées ou égocentrées mise à jour- est déterminante pour la récupération épisodique.

Dans le cadre de notre modèle, nous envisageons d'apporter des arguments comportementaux indiquant l'existence d'un lien causal entre l'utilisation d'une représentation égocentrée mise à jour et la récupération épisodique. Afin de mettre en évidence ce lien causal, **l'étude 1** compare deux conditions expérimentales visant à maximiser chacun de ces traitements spatiaux (Allocentré et Egocentré mis à jour) durant l'encodage d'une information épisodique (un mot présenté durant l'essai). La réalisation d'une tâche spatiale allocentrée ou égocentrée mis à jour durant l'encodage permet de comparer l'influence de chacune des représentations sur les performances ultérieures de récupération épisodique. L'épisodicité de la récupération est évaluée par le biais d'un rappel et d'une reconnaissance des mots présentés. Afin d'évaluer l'épisodicité des souvenirs en termes d'état de conscience, chaque récupération fait l'objet d'une évaluation par le paradigme RKG. Afin d'évaluer la contextualisation de l'information mnésique récupérée, chaque récupération en phase de reconnaissance fait également l'objet d'une tâche d'attribution de la source (i.e., indiquer quelle tâche spatiale était réalisée durant l'encodage de ce mot ?). De manière générale, les résultats comportementaux de cette étude indiquent que les performances de mémoire à long terme sont meilleures et davantage épisodiques (i.e., attribution à un état de conscience autonoétique plus importante avec un meilleur rappel de la source) lorsque les processus spatiaux maximisés durant l'encodage sont égocentrés mis à jour. À partir de ces arguments comportementaux, nous avons cherché à étayer notre hypothèse causale à l'aide de différentes approches.

Tout d'abord, ce lien causal entre la condition égocentrée mise à jour et les performances de mémoire épisodique suppose que le traitement égocentré mis à jour constitue un

traitement spatial spécifique. Les évidences comportementales présentées dans la revue théorique (Chapitre 2) indiquent, d'un point de vue fonctionnel, une autonomie du traitement égocentré mis à jour vis à vis des traitements égocentrés statiques et allocentrés. Pourtant, d'un point de vue cérébral, aucune étude ne met en évidence l'existence d'une spécificité cérébrale du traitement égocentré mis à jour, comparativement à d'autres traitements spatiaux. Dans **l'étude 2**, nous comparons le substrat cérébral impliqué de manière spécifique par l'encodage d'une information visuo-spatiale de type mise à jour égocentré. Pour cela, nous allons comparer trois type d'encodage d'une information visuo-spatiale dans une représentation: 1) allocentrée, 2) égocentrée avec un déplacement et 3) égocentrée avec une rotation de la tête.

Par ailleurs, la mise à jour égocentrée serait un processus autonome réalisé en continu et de manière automatique par l'individu. Si l'information égocentrée est traitée de manière continue par notre système, alors la simple présence d'une information égocentrée devrait influencer le traitement spatial même au sein d'un traitement allocentré. Dans **l'étude 3,** nous évaluons l'effet d'interférence provoqué par la présence d'une information perceptive égocentrée sur un traitement spatial allocentré réalisé à partir de connaissances allocentrées. Les participants ont pour tâche de réaliser un jugement spatial allocentré entre deux objets mémorisés à partir d'une représentation de type carte (i.e., un jugement de direction entre deux objets sur une carte). Les performances obtenues dans la condition où un des objets était introduit dans un contexte spatial égocentré (i.e., pouvant donc provoquer une interférence spatiale) et les conditions sans contexte ou avec un contexte spatial non-pertinent (i.e., ne provoquant pas d'interférence spatiale) sont comparées.

Le modèle théorique proposé en introduction, ainsi que les résultats comportementaux de l'Expérience 1 permettent de supposer l'existence d'un lien causal entre la représentation égocentrée mise à jour et le fonctionnement de la mémoire épisodique. Si l'épisodicité d'un souvenir est déterminée par l'information de mise à jour égocentrée, alors nous pouvons prédire qu'un système ne traitant pas, ou traitant mal cette information, devrait présenter des performances de mémoire épisodique déficitaires. Par conséquent, sans que cela ne soit une condition nécessaire, nous pouvons nous attendre à ce qu'un déficit de mémoire épisodique

provienne d'une incapacité à traiter l'information de mise à jour égocentrée. Ceci nous a amené à évaluer l'existence d'un déficit du traitement égocentré mis à jour chez un patient présentant une amnésie. En effet, l'observation d'une co-occurrence de déficits épisodique et du traitement de la mise à jour égocentré chez un même patient constituerait un argument fort en faveur de notre hypothèse théorique. Au contraire, ce type de patient devrait présenter une préservation du traitement spatial allocentré. En effet, aucun problème de traitement de l'information visuo-spatiale portant sur les repères externes stables ne devrait être observé. Dans **l'étude 4,** nous avons comparé les performances spatiales immédiates d'un patient amnésique, MR, suite à une lésion acquise bihippocampique. Nous avons comparé ses performances dans une tâche de reproduction de trajectoire à celles de dix participants contrôles. Nous avons dissocier expérimentalement l'information provenant du mouvement propre de l'individu (e.,g., déplacement de soi sans vision, i.e., idéotéthique), utile pour construire une représentation égocentrée mise à jour, et l'information spatiale portant sur des repères externes (e.g., trajet produit par l'expérimentateur et relié aux repères externes, i.e., allotéthique), utilisée pour construire une représentation allocentrée, dans l'évaluation des compétences spatiales.

Dans **l'étude 5,** nous avons évalué les compétences spatiales immédiates d'une patiente, DM, atteinte d'une amnésie *développementale* suite à une lésion périnatale bilatérale des hippocampes. Nous avons comparé ses performances à celles de dix participants contrôles sur une tâche de reproduction de trajectoires en dissociant l'information idéotéthique et allotéthique. De plus, afin de montré la co-occurrence de déficits spatiaux et épisodiques, nous avons évalué ses performances de mémoire épisodique. Pour cela, nous avons mis au point une tâche de mémoire épisodique originale, permettant un encodage épisodique incident et écologique, ainsi qu'un contrôle expérimental fort.

Enfin, dans **l'étude 6** nous avons souhaité appuyer nos arguments comportementaux en identifiant au niveau cérébral les structures impliquées dans l'épisodicité induite par la mise à jour égocentrée. Pour cela, nous avons comparé le substrat cérébral, activé durant la récupération d'une information épisodique (mots), provenant de deux conditions d'encodage: 1) maximisant un traitement spatial de mise à jour égocentré et 2) maximisant un traitement spatial allocentré.

Chapitre 4.
Etablir un lien causal entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique.

Etude 1: Facilitation de la récupération épisodique par la mise à jour égocentrée.

Article publié dans ***Acta psychologica*** (2009)

Egocentric-Updating During Navigation Facilitates Episodic Memory Retrieval

Gomez[1], A., Rousset[1 CA], S., Baciu[1], M.

Laboratoire de Psychologie et Neurocognition [LPNC], CNRS UMR 5105 Université Pierre Mendès France Domaine Universitaire de St Martin d'Hères BP 47, 38040 Grenoble Cedex 9 France

ABSTRACT

Influential models suggest that spatial processing is essential for episodic memory (O'Keefe & Nadel, 1978). However, although several types of spatial relations exist, such as allocentric (i.e., object-to-object relations), egocentric (i.e., static object-to-self relations) or egocentric updated on navigation information (i.e., self-to-environment relations in a dynamic way), usually only allocentric representations are described as potentially subserving episodic memory (Nadel & Moscovitch, 1998). This study proposes to confront the allocentric representation hypothesis with an egocentric-updated with self motion representation hypothesis. In the present study, we explored retrieval performance in relation to these two types of spatial processing level during learning. Episodic remembering has been assessed through Remember responses in a recall and in a recognition task, combined with a « Remember-Know-Guess » paradigm (Gardiner, 2001) to assess the autonoetic level of responses. Our results show that retrieval performance was significantly higher when encoding was performed in the egocentric-updated condition. Although egocentric-updated with self-motion and allocentric representations are not mutually exclusive, these results suggest that egocentric updating processing facilitates remember responses more than allocentric processing. The results are discussed according to Burgess and colleagues' model of episodic memory (Burgess et al., 2001; Byrne et al., 2007).

Keywords: Spatial representation, Allocentric, Perspective dependent, Autonoetic consciousness, Hippocampus.

INTRODUCTION

Data drawn from amnesic patients with hippocampal lesions and from the discovery of hippocampal "place cells", have led to the assumption that episodic and spatial processing are linked (Holdstock et al., 2000; King et al., 2002; O'Keefe & Dostrovsky, 1971; O'Keefe & Nadel, 1978; Spiers, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2001; Spiers et al., 2001). To date, however, little is known about how they are functionally related and more specifically which spatial processing underlies Episodic Memory.

Episodic Memory was originally described as the memory for information located in time and space. This definition emphasized the access to "what", "when" and "where" information on the event. Since then, this definition of Episodic Memory has greatly evolved. Tulving now considers that the subjective sense of re-experiencing an event, called autonoetic consciousness, is the hallmark of episodic memory (2002). Autonoetic consciousness relies on the binding of the "what", "where", and "when" of the information learned (De Goede & Postma, 2008; Meiser, Sattler, & Weisser, 2008). To a larger extent, this ability allows one to mentally navigate backwards or project forward along something akin to a personal "movie"(De Goede & Postma, 2008; Meiser et al., 2008).

Here, we distinguish three types of spatial representations: egocentric (i.e., code for static object-to-self relations), allocentric (i.e., code for static object-to-object relations) and egocentric updated with self-motion (i.e., code for self-to-environment relations in a dynamic fashion), that could be linked to long-term memory in different ways (Wheeler et al., 1997).

Due to permanent changes in the subjects' localisation and orientation, the static or iconic-egocentric representations (for a recent review see Postma et al., 2008), are generally seen as inefficient for long-term memory storage of an episode. In contrast, allocentric representations are considered more stable, independent of subject movement (King et al., 2002). Nadel and colleagues (Burgess, Becker et al., 2001) proposed that the hippocampus would be able to bind all the neocortical representations related to an episode by providing a spatial scaffold for the episode. This theory posits that episodic memory relies on spatial knowledge acquired as a map, thus on relations existing between objects (i.e., allocentric representations). As previously mentioned, numerous studies have reported a coincidence of impairments in topographical and episodic memory following hippocampal lesions (O'Keefe & Nadel, 1978). Although, to our knowledge only two studies have clearly focused their interest on allocentric and egocentric deficits in relation with episodic memory impairments after hippocampal lesions (Burgess, 2006; Holdstock et al., 2000; Hort et al., 2007; King et al., 2002; Spiers, Burgess et al., 2001; Spiers et al., 2001). These experiments opposed iconic-egocentric (i.e., visual pattern matching tasks) to a shifted-view condition, and supported the idea that iconic-egocentric representation can not be proposed to functionally underlie episodic memory. As acknowledged by its authors, the shifted-view condition might have been concurrently solved using an allocentric processing or an egocentric-updated processing.

In fact, spatial memory cannot be reduced to only allocentric and iconic-egocentric representations (Holdstock et al., 2000; King et al., 2002). Behavioral, electrophysiological and fMRI data suggest that it could be useful to consider another type of representation involved in navigation (Avraamides & Kelly, 2008; van Asselen et al., 2006; Waller, Lippa, & Richardson, 2008). This egocentric-updated with self-motion representation would be automatically constructed from both ideotethic (i.e., sensorial information extracted from stable stimuli) and allotethic information (i.e., sensorial information acquired through self-movement). This representation would remain egocentric in the sense that it uses a coordinate system centered on the observer. Nevertheless, it would encode self-to-environment relations in a dynamic fashion due to continuous vestibular, proprioceptive, and visual flow inputs, during navigation.

Moreover, although episodic information of an event can be simultaneously represented in an allocentric and an egocentric way, allocentric representations alone can not account for self-centered visuo-spatial re-experiencing, in a direct way (Burgess & O'Keefe, 1996b; Farrell & Robertson, 1998; Maguire et al., 2003; Mellet et al., 2000; Nardini, Burgess,

Breckenridge, & Atkinson, 2006; Wang & Spelke, 2000; Whishaw et al., 1997). A translation from the allocentric reference frame to an egocentric reference frame would be necessary. Crawley and French (Burgess, Becker et al., 2001) explored the link between points of view and autonoetic consciousness by using the "Remember-Know-Guess paradigm" (RKG) (2005). They observed that Remembered (R) information induced viewer-centered recall, whereas Known (K) information was independent of viewer perspective, like allocentric relations. R information refer to event retrieved through an "autonoetic consciousness" of the original event, a central feature of episodic memory. Instead, K information induce no re-experiencing of the event and are related to the semantic memory. In a similar vein, congruent body posture has been observed to facilitate access and retention of remote episodic memories (Gardiner, 2001; Gardiner et al., 1998). Thus, episodic memory appears to be linked with viewer-centered recall.

We acknowledge that egocentric-updated information could simply reflect the possible translation of allocentric information representations into egocentric iconic ones. Nonetheless, we wondered if a memory of allocentric processing alone could account for episodic memories or if egocentric-updated processing performed during learning is crucial for re-instantiating an episodic memory. Indeed, if iconic-egocentric representations do not underlie long-term memory, it remains unclear in the literature which of these last two spatial representations, allocentric or egocentric updated with self-motion, plays a more important role for long-term episodic memory. The aim of this experimental study is to directly compare these two types of spatial representation by testing whether egocentric-updated processing helps subsequent episodic remembrance more than allocentric processing alone.

To investigate this issue, we designed two experimental conditions emphasizing either object-to-object processing (i.e., allocentric) or dynamic self-to-environment processing (i.e., egocentric-updated) by changing the spatial context-task performed during incidental encoding of items into long term memory. Free recall and recognition of items names were measured four hours later. This global memory performance emphasized only the "what" component of episodic memories. To strictly assess episodic memory, a "Remember-Know-Guess" paradigm was used to insure that the measured effects were associated with autonoetic consciousness (i.e., R responses). An additional source-monitoring task was proposed after the recognition task. By evaluating memories of the stimuli encoding context, this task provides further corroboration on the effects measured through R responses. In the present study, we attempted to disentangle two hypotheses describing the link between episodic memory and spatial processing. The first hypothesis that we will call the allocentric hypothesis, supposes that allocentric representations are sufficient and essential for episodic memory (Dijkstra, Kaschak, & Zwaan, 2007). The allocentric hypothesis presumes that learning words while emphasizing allocentric representation rather than egocentric-updated with self-motion representation facilitates retrieval performance, especially when related to autonoetic consciousness (i.e., R responses). The second hypothesis, that we will call the egocentric-updated hypothesis, predicts the opposite pattern of results (i.e., retrieval facilitation in the egocentric-updated condition, especially for R responses). This hypothesis does not exclude a potential functional implication of the allocentric representation within the Episodic Memory.

MATERIALS AND METHODS

In the first part of the following procedure, participants learnt to spatially process the environment layout then they spatially processed the layout when it included test pictures (which were here learnt incidentally). In the second part, four hours later, they were unexpectedly tested on recall and recognition for the pictures alone (and not on any of the spatial relations that appeared to be the test in the first part).

1 Participants

Twenty-two undergraduate and graduate students in psychology (1 male and 21 female), aged from 18 to 37 years (mean age of 22 years and 2 months) participated in the experiment for course credit. They all gave written informed consent to the experiment.

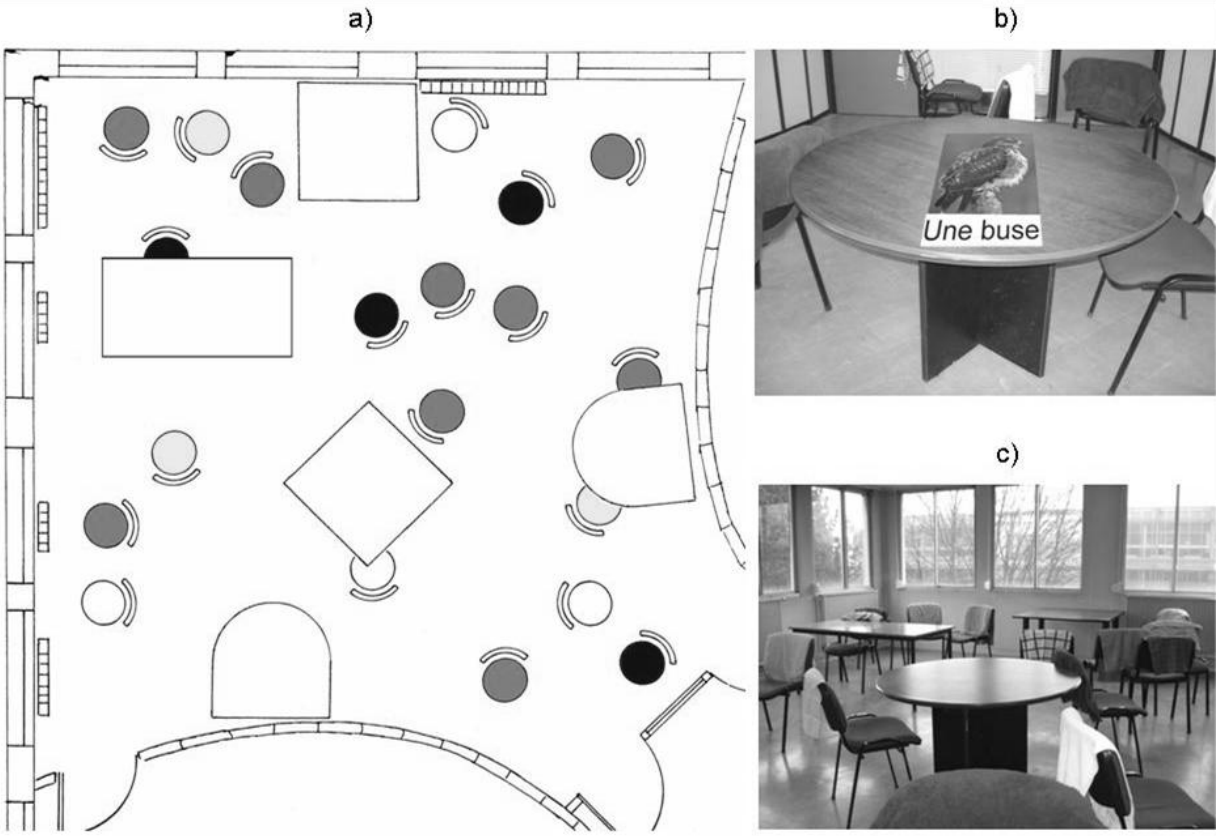


Figure 24 : (a) shows a detailed map of the controlled environment layout. The colours of towels placed on chairs are represented by different shades of grey. (b) show examples of snapshots presented on the probe screen during the learning phase; (b) A close view snapshot of a “goal object” with an example of verbal item (i.e., a buzzard) embedded on the object; (c) A “contextual snapshot” presenting a sample of the environment.

2 Stimuli

To capture the true dynamism of navigation while maintaining an appropriate degree of experimental control, participants accessed the environment via pre-processed data, instead of interacting freely with a real environment (See Fig. 24 a).

The items-to-be-remembered consisted of 28 names and pictures of birds, matched with 28 other bird names for the recognition task. These items were embedded in "close viewpoint object" images by placing them on a goal object (See Fig. 24 b). “Contextual snapshots” were taken from a more distant viewpoint, to provide contextual information on the “goal object” (See Fig. 24 c).

Thirty-three 20 s-long 1st-person perspective movies were created including views of short navigation routes in the environment. Neither the movies nor the contextual snapshots contain the material to-be-remembered.

3 Procedure

Each participant followed a procedure composed of three phases: training, study, and four-hours-delayed-test. From pilot studies, we designed two spatial tasks of equivalent complexity. Each task, which we will call “frame tasks”, is intended to maximize one or the other type of spatial processing during learning of the item-to-be-remembered. Processing conditions (i.e., Allocentric vs Egocentric-updated) were manipulated during the study phase in a “within-subject” design.

3.1 Training phase

Participants were familiarised with five trials of each spatial frame task, without presentation of any items-to-be-remembered.

3.1.1 Allocentric frame task.

To emphasize object-to-object processing, participants had to locate and establish relative positions between two objects by employing relative distance and direction terms.

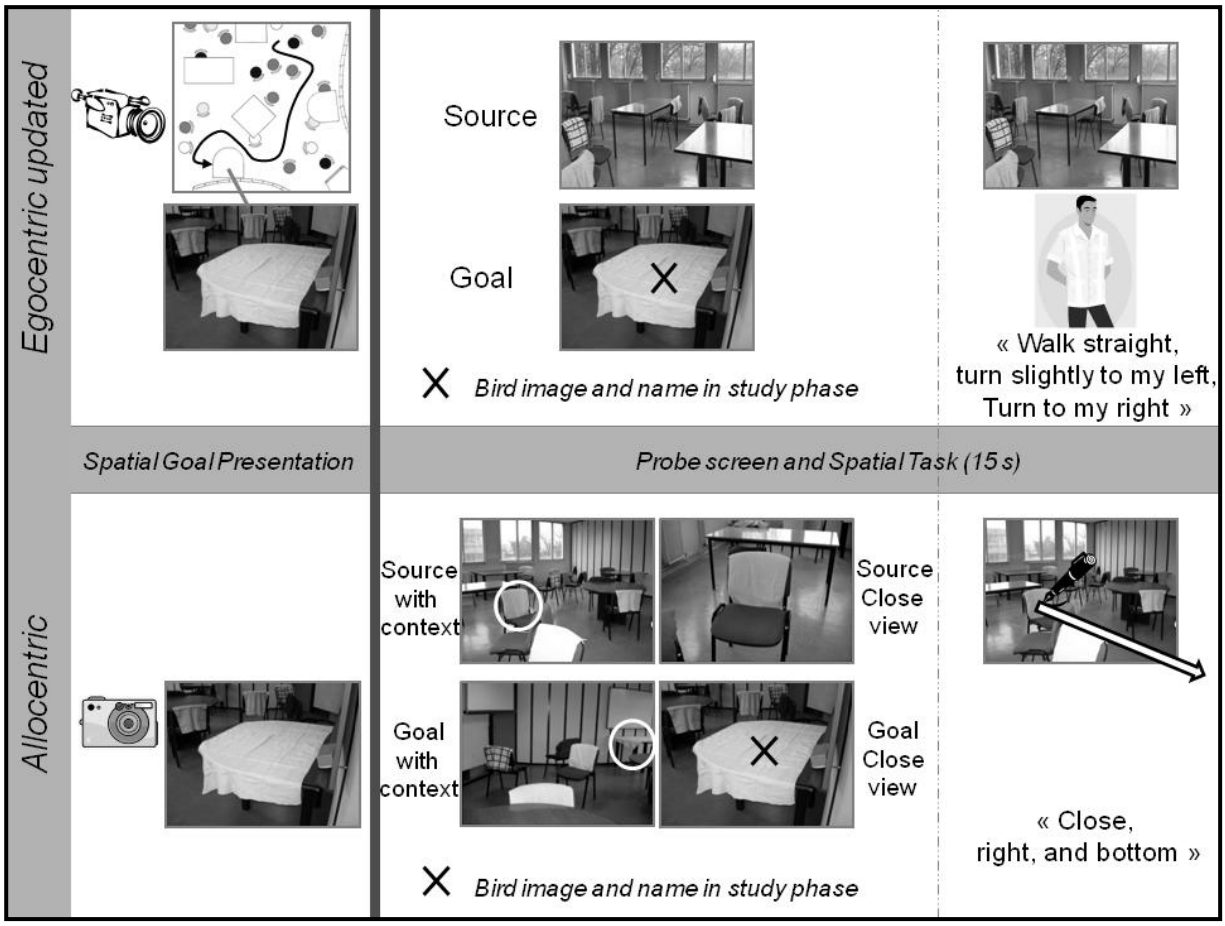


Figure 25: General overview of the procedure

An object static image is presented, and designated by the experimenter as the spatial goal object which will have to be reached during the probe screen presentation (See Fig. 25). Then, the probe screen (which will be used to present the item to-be-remembered in the study phase) is presented during 15000 ms. In this condition, the probe screen is composed of four snapshots: A close-up view of the goal object, a close-up view of an object designated as the source object, and two contextual snapshots. Each of the close-up view is designated as the source object or the goal object. Each of the contextual snapshots is designated as the context image (of the goal or of the source). The task was to indicate the position of the goal object relative to the source object. Crucially here, to enhance object-to-object processing and the use of map-like representations, no images contained enough information to solve the task via a direct visual strategy. Participants gave verbal categorical information on the relationships such as “on the left”, “to the top”, “far from”. They sketched with a pointer on the source image the directional vector toward the goal object (See Fig. 25).

3.1.2 Egocentric-updated frame task.

To emphasize self-to-environment processing, participants had to situate them in the environment according to a route movie and complete a pseudo-navigation between two locations.

A 1st-person-perspective movie is presented (See Fig. 25). Movies were always circuitous so that there was a shortcut that differed from the path taken in the movie. On the final view of the movie, the object presented is designated by the experimenter as the spatial goal object which will have to be reached during the probe screen presentation. Then, the probe screen (which will be used to present the item to-be-remembered in the study phase) is presented during 15000 ms. In this condition, the probe screen is composed of two snapshots: a close-up view of the goal object (corresponding to the final view in the

movie) and the initial snapshot of the movie. The close-up view is designated as the goal object. The initial snapshot of the movie is designated as the source view. This initial snapshot is a large view of the environment, thus it contains contextual information on the room. The task was to mentally produce shortcut navigation, from the initial view of the movie (i.e., the source view) to the final view of the movie (i.e., the goal object). Participants were asked to produce a self-centered navigation from the initial point of view to the final point of view of the movie. To assess task execution, participants gave verbal categorical information on their navigation, such as "I turn left", "I walk straight". They were free to sketch out their path while imagining it (See Fig. 25).

3.2 Study phase

Fourteen items-to-be-remembered were presented in each contextual spatial task condition. It is crucial for the experiment that the first static images and videos do not contain the pictures or bird names (which are to-be-remembered). They only gave location information necessary to solve the frame task. Only the probe screen of each condition, composed of static pictures of the room with identical presentation characteristics, contained the birds' names and pictures (See Fig. 25).

In each condition, participants were presented with the probe screens for a period of 15 seconds. In the probe screens the item-to-be-remembered was presented embedded in the goal object and participant are required to use the bird names rather than goal objects in their responses (verbal response example: egocentric-updated, "Walk straight, turn slightly to my left, and turn to my right to face *the buzzard*"; Allocentric, "Close, to the right and to the bottom of *the buzzard*", also see Fig. 25). Otherwise the tasks were the same as in the training phase. To prevent any bias introduced by presentation order, the order of items was randomized and the frame task trial types were randomly interleaved. Assignment of experimental items to a learning frame task was counterbalanced across subjects.

Because there is only one environment, and because conditions are presented in an interleaved way, in a within-subjects design (i.e., the same participant saw movies of the environment and multiple pictures of it in a random order) participants were able to build a unique and detailed representation of the environment. General knowledge, on the elements constituting the environment and on their spatial arrangement, was progressively built during the training and study phases, and thus remained equal between conditions. This experimental design prevent a potential interpretation in terms of a more life-like presentation in one of the conditions, or in terms of differences between movies and pictures, as items are encoded during the probe screens only, which are equal on the level of similarity with real life.

3.3 Test phase

Episodic memory was assessed via two tests: 1) a recall test with a RKG paradigm, and 2) a two-part recognition test using both an RKG question and a source-monitoring test on each item. To test free recall, participants were asked to recall the bird names they saw and named in the study phase. Then, participants assigned a level of consciousness to each recalled word. Including an RKG paradigm within the recall task was important to assess the subjective feeling of autonoetic consciousness which simple recall does not address. Thus, as in the recognition test, participants could answer: (1) I "Remember" when I learned the word, and recollect some aspects, details of the episode (2) I "Know" that the word has been presented, but I cannot recollect or travel back in time; (3) I "Guess" but I am not sure about this word. Instructions explicitly referred to the elicited consciousness. Each answer had to be validated by an explanation to systematically check the cues used, as proposed by Gardiner (Nadel & Moscovitch, 1998).

During the recognition test, fifty-six bird-names were presented sequentially. Twenty-eight of the bird names were presented in the previous phase (14 in the egocentric-updated condition, 14 in the allocentric condition), 28 were new. New items remained constant across subjects. Each word appeared for 2000ms. For each word, participants had to decide between previously cited possible answers (1), (2) or (3), and an additional answer (4) "New", when the item was believed not to have been previously presented. For the source-monitoring part of this task, recognized words had to be classified as seen during the Egocentric-updated or Allocentric frame task condition. Participants were also allowed to specify that they could not give this information.

3.4 Experimental Setup

Experiments were performed using the E-Prime 2.0 software (Psychological Software Tools, Pittsburgh, PA). During the learning phase participants stood in front of a PHILIPS 21-inch colour screen, placed 140 cm from the floor and located at a distance of 75 cm from the participants. During test phase participants sat in front of a laptop.

RESULTS

As we expected an overall retrieval performance effect, and crucially in R responses, an ANOVA was conducted on the number of recalled, recognized and correctly source-monitored words, using the encoding frame task (Egocentric-updated condition *vs.* Allocentric condition) and the RKG response (R, K or G) as within-subjects factors.

1 Recall Data

There was a significant main effect of the frame task during learning: $F_{subject}(1, 21)= 15.05$, $p = 0.0008$; $F_{item}(1, 27)= 14.71$, $p = 0.0007$, in favour of Egocentric-updated processing during encoding. Unsurprisingly, recall responses were mainly R ones: $F_{subject}(2, 42)= 13.85$, $p = 0.0000$; $F_{item}(2, 54)= 11.90$, $p = 0.0000$. We observed, furthermore, a significant interaction (see Fig. 26a) between frame task conditions and RKG procedure response type: $F_{subject}(2, 42)= 5.38$, $p = 0.008$; $F_{item}(2, 54)= 7.24$, $p = 0.001$. We can not assert that this interaction gives a reliable supplementary result since the near floor performance on K and G responses induced heterogeneity of variances which might have artificially strengthened the interaction. However, planned contrasts ensured that this frame task effect was present for R responses, associated with autonoetic consciousness $F_{subject}(1, 21)= 11.61$, $p = 0.002$; $F_{item}(1, 27)= 13.81$, $p = 0.0009$.

2 Recognition Data

After a four hour delay, subjects remembered well enough for us to get significant results; the associated d' was 1.09, with an average performance of 19.08 words correctly recognized out of 24. Although, the recognition measure was directly the number of correct responses. In fact, d' could not be used to run our analyses or plot the results. False positives could not be assigned to one or the other condition since a new item did not referred neither to an egocentric-updated learning condition nor to an allocentric learning condition. Significantly more words were correctly recognized in the Egocentric-updated than in the Allocentric condition [$F_{subject}(1, 21)= 6.72$, $p = 0.017$; $F_{item}(1, 27)= 8.40$, $p = 0.007$].

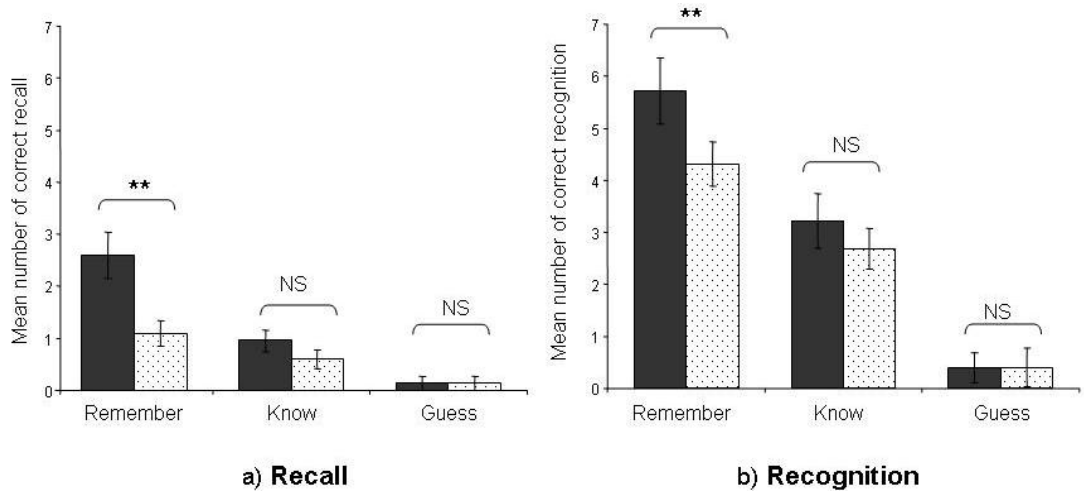


Figure 26: Average number of items correctly recalled (a) and recognized (b), according to Remember, Know, and Guess responses, after learning items within a Egocentric-updated (black) or Allocentric (white) frame task. ** p < .01.

Most recognitions were assigned to an R response: $F_{subject}(2, 42)= 17.00$, $p = 0.0000$; $F_{item}(2, 54)= 34.75$, $p = 0.0000$. Again, a significant interaction between frame task conditions and RKG procedure response type was observed, but only in the by-item analysis (See Fig. 26b): $F_{subject}(2, 42)= 2.33$, $p = 0.10$; $F_{item}(2, 54)= 5.80$, $p = 0.005$. Planned contrasts on R responses ensured that this effect was indeed present for responses associated with autonoetic consciousness: $F_{subject}(1, 21)= 6.23$, $p = 0.02$; $F_{item}(1, 27)= 12.75$, $p = 0.001$. Contrary to R responses, there is no indication that there is an effect of learning frame task neither for K nor for G responses (Fs<1).

Finally, as defined in the procedure, participants monitored the source of recognized items. There was a significant main effect of the contextual task during learning on the number of correctly source-monitored words: $F_{subject}(1, 21) = 8.28$, $p = 0.009$; $F_{item}(1, 27) = 6.52$, $p = 0.01$. Egocentric-updated source-monitoring with 3.5 words (SD= 0.38) was superior to Allocentric source-monitoring with 2.31 words (SD= 0.23). To insure that no bias in the source-monitoring task was responsible for these results, we looked at false alarms related to each condition. We observed an equivalent mean number of false alarms from the Egocentric-updated and Allocentric frame tasks (1.50 and 1.54 respectively).

DISCUSSION

This study assessed the effect of the spatial processing type engaged during encoding on the subsequent episodic retrieval. Two proposals have been compared, (a) the allocentric hypothesis asserting that object-to-object relations enhance episodic memory, and (b) the Egocentric-updated hypothesis asserting that episodic memory relies on self-to-environment relations updated during navigation. We asked whether successful episodic retrieval depends more on allocentric or on Egocentric-updated representations during encoding.

Episodic memory was assessed using three tasks: recall, recognition and source-monitoring, by means of an RKG paradigm. Our analyses were mainly focused on Remember judgments that reflect a state of autonoetic consciousness, characteristics of multidimensional bindings (i.e., “What”, “Where”, “When” binding). A source monitoring task was added to the recognition task in order to obtain additional evidence on the circumstance of encountering of the event, a specific subpart of episodic memory. To test the facilitation effect induced on episodic memory per se and not on spatial memory, performance was assessed on verbal items, embedded in a contextual spatial task during encoding, rather than on source recall of spatial characteristics. As predicted, items learned in the Egocentric-updated condition were retrieved better than those studied in the Allocentric condition. Using the RKG paradigm, we insured that this advantage was observed for the R responses of recall and recognition. These responses are phenomenologically associated with autonoetic consciousness. The study phase procedure operates on type and/or depth of processing differences. Due to the difference in the contextual information potentially enclosed in a video versus a static presentation, richness or depth of processing differences on the global context of the item-to-be-remembered (although not on the object itself) must be addressed as a possible explanation of the results. Nevertheless, the experimental procedure was designed to limit a potential distinctiveness effect of the context, by using a unique environment across conditions (so that participants were able to build a unique and detailed representation of the environment). Moreover, the overall number of contextual objects visible within each complete trial was kept equivalent across conditions (with an average of 20 objects) so that conditions did not differ on the number of contextual objects presented. Therefore, it seems likely that differences in depth of processing would be more likely to be due to the type of processes (i.e., Egocentric-updated or Allocentric) involved rather than the number of contextual details in each condition. These results, hence, suggest that Egocentric-updated processing during episodic encoding facilitates episodic recollection associated with autonoetic consciousness.

The results presented here are relevant for current multi-trace type memory models that retain only iconic-egocentric and allocentric representations and which suppose that allocentric encoding is the primary source of representation of episodic memory. Thus, they need to be able to explain this facilitation induced by Egocentric-updated over allocentric processing. In fact, Burgess and colleagues (2001) have recently proposed that retrieval of episodic information from long-term storage requires the

imposition of a particular viewpoint. In this model, the medial temporal lobe uses allocentric representations as a key mechanism for long-term storage while parietal iconic-egocentric representations are used to imagine, manipulate and re-experience the products of retrieval. The Papez circuit would act as a referential translation system allowing the brain to translate spatial representations according to the direction of view. The original representation in the parietal lobe would be from the subject's point of view. The translation system transforms this into an allocentric representation for encoding into long-term memory. Upon recall, the translation system rebuilds a subject-centered image from the allocentric memory. Additionally, one could use the translation system to imagine a scene from a different point of view than one experienced during encoding. Viewer-centered representations would then be dynamically generated from long term memory in the parietal cortex.

In this context, how could we explain the advantage of the egocentric-updated information over the allocentric one?

If we consider allocentric representations to be the primary and sufficient source for episodic memory, then egocentric-updated information simply reflects an online process of the reference translation system, with no memory. Then it would be possible to build from allocentric knowledge any given point of view in an egocentric reference coordinate system. However, in that case, the system can not differentiate illusory translations from an actual re-experiencing of the point of view corresponding to a learned episode. In other words, the system would keep no information to differentiate between imaginary self-projection to a place (i.e., imagination) and real personal memories of that same place (i.e., episodic memory associated with autonoetic consciousness).

Now, if we consider that egocentric-updated information is also necessary for episodic memory, then egocentric-updated information would reflect an online process of the referential translation system, with a memory. This memory of egocentric-updated information would be characteristic of episodic memory. In fact, from allocentric knowledge, it would be possible to build any point of view. However, the system would rely on the egocentric-updated information memory to distinguish between re-experiencing (i.e., episodic memory) and imaginary self-projection. Thus, our results would indicate that the enhancement of this memory within the referential translation system would be more effective for episodic retrieval than acute encoding of object-to-object relations within the allocentric coding one.

To conclude, this experiment indicates that Egocentric-updated information acquired during encoding yields a better episodic retrieval than encoding which emphasizes object-to-object relations. In the context of Burgess and colleagues' model, we propose that this advantage could be reflected through the addition of a memory property to the referential translation system.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Rebecca Coalson for her useful comments on the English version of the manuscript. This work was supported by a French grant of the research and national education department.

REFERENCES

Avraamides, M. N., & Kelly, J. W. (2008). Multiple systems of spatial memory and action. *Cognitive Processing, 9*(2), 93-106.

Burgess, N. (2006). Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Trends in Cognitive Sciences, 10*(12), 551-557.

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 of London. Series B, Biological sciences, 356*(1413), 1493-1503.

Burgess, N., & O'Keefe, J. (1996). Neuronal computations underlying the firing of place cells and their role in navigation. *Hippocampus, 6*(6), 749-762.

Byrne, P., Becker, S., & Burgess, N. (2007). Remembering the past and imagining the future: a neural model of spatial memory and imagery. *Psychological Review, 114*(2), 340-375.

Crawley, S. E., & French, C. C. (2005). Field and observer viewpoint in remember-know memories of personal childhood events. *Memory, 13*(7), 673-681.

De Goede, M., & Postma, A. (2008). Gender differences in memory for objects and their locations: A study on automatic versus controlled encoding and retrieval contexts. *Brain and Cognition, 66*, 232-242.

Dijkstra, K., Kaschak, M. P., & Zwaan, R. A. (2007). Body posture facilitates retrieval of autobiographical memories. *Cognition, 102*(1), 139-149.

Farrell, M. J., & Robertson, I. H. (1998). Mental Rotation and the Automatic Updating of Body-centered Spatial Relationships. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 24*(1), 227-233.

Gardiner, J. M. (2001). Episodic memory and autonoetic consciousness: a first-person approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 356*(1413), 1351-1361.

Gardiner, J. M., Ramponi, C., & Richardson-Klavehn, A. (1998). Experiences of remembering, knowing, and guessing. *Consciousness and Cognition, 7*(1), 1-26.

Holdstock, J. S., Mayes, A. R., Cezayirli, E., Isaac, C. L., Aggleton, J. P., & Roberts, N. (2000). A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in a patient with selective hippocampal damage. *Neuropsychologia, 38*(4), 410-425.

Hort, J., Laczo, J., Vyhnalek, M., Bojar, M., Bures, J., & Vlcek, K. (2007). Spatial navigation deficit in amnestic mild cognitive impairment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104*(10), 4042-4047.

King, J. A., Burgess, N., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & O'Keefe, J. (2002). Human hippocampus and viewpoint dependence in spatial memory. *Hippocampus, 12*(6), 811-820.

Maguire, E. A., Spiers, H. J., Good, C. D., Hartley, T., Frackowiak, R. S., & Burgess, N. (2003). Navigation expertise and the human hippocampus: a structural brain imaging analysis. *Hippocampus, 13*(2), 250-259.

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 and Cognition, 34*(1), 32-49.

Mellet, E., Briscogne, S., Tzourio-Mazoyer, N., Ghaem, O., Petit, L., Zago, L., et al. (2000). Neural correlates of topographic mental exploration: the impact of route versus survey perspective learning. *Neuroimage, 12*(5), 588-600.

Nadel, L., & Moscovitch, M. (1998). Hippocampal contributions to cortical plasticity. *Neuropharmacology, 37*(4-5), 431-439.

Nardini, M., Burgess, N., Breckenridge, K., & Atkinson, J. (2006). Differential developmental trajectories for egocentric, environmental and intrinsic frames of reference in spatial memory. *Cognition, 101*(1), 153-172.

O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research, 34*(1), 171-175.

O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. London: Oxford University Press.

Postma, A., Kessels, R. P., & van Asselen, M. (2008). How the brain remembers and forgets where things are: the neurocognition of object-location memory. *Neuroscience and biobehavioral reviews, 32*(8), 1339-1345.

Spiers, H. J., Burgess, N., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & O'Keefe, J. (2001). Bilateral hippocampal pathology impairs topographical and episodic memory but not visual pattern matching. *Hippocampus, 11*(6), 715-725.

Spiers, H. J., Burgess, N., Maguire, E. A., Baxendale, S. A., Hartley, T., Thompson, P. J., et al. (2001). Unilateral temporal lobectomy patients show lateralized topographical and episodic memory deficits in a virtual town. *Brain, 124*(Pt 12), 2476-2489.

Tulving, E. (2002). Episodic memory: from mind to brain. *Annual Review of Psychology, 53*, 1-25.

van Asselen, M., Kessels, R. P., Kappelle, L. J., Neggers, S. F., Frijns, C. J., & Postma, A. (2006). Neural correlates of human wayfinding in stroke patients. *Brain Research, 1067*(1), 229-238.

Waller, D., Lippa, Y., & Richardson, A. (2008). Isolating observer-based reference directions in human spatial memory: head, body, and the self-to-array axis. *Cognition, 106*(1), 157-183.

Wang, R. F., & Spelke, E. S. (2000). Updating egocentric representations in human navigation. *Cognition, 77*(3), 215-250.

Wheeler, M. A., Stuss, D. T., & Tulving, E. (1997). Toward a theory of episodic memory: the frontal lobes and autonoetic consciousness. *Psychological Bulletin, 121*(3), 331-354.

Whishaw, I. Q., McKenna, J. E., & Maaswinkel, H. (1997). Hippocampal lesions and path integration. *Current Opinion in Neurobiology, 7*(2), 228-234.

Chapitre 5.
Spécificité de la mise à jour égocentrée.

Étude 2: Egocentré mis à jour et substrat cérébral spécifique.

Article soumis pour publication dans ***Brain and Cognition***

Allocentric, egocentric-updating and head-rotation processing during spatial encoding. An fMRI study

Gomez, A.[1*], Rousset, S.[1], Pichat, C.[1], Cousin, E. [1,2], Guinet, E[1], Le Bas, J.F.[2], & Baciu, M.[1]

[1] Laboratoire de Psychologie et NeuroCognition, CNRS - UMR 5105,

Université Pierre Mendès-France, BP 47, 38040 Grenoble Cedex 09, France

[2] Unité IRM, SFR 1 « RMN Biomédicale et Neurosciences », Unité IRM CHU Grenoble, France.

ABSTRACT

Cerebral correlates associated with spatial encoding depend on the type of spatial representations to be encoded. In the present fMRI study we explored how the type of spatial representation modulates the cerebral activity during spatial encoding using three types of spatial encoding: Allocentric (A); Egocentric-updating (EU); Egocentric with head-rotation (EHR). Our results have shown that all encoding conditions involved common regions such as a occipito-parieto-frontal network and several medio-temporal structures. Each spatial encoding condition modulated specific regions. Compared to EHR and EU, A spatial encoding enhanced occipital areas reflecting high visual processing. Compared to A and EU, EHR spatial encoding activated the right retrosplenial cortex which suggests involvement of processes related to heading-direction. This activation may correspond to so-called "head-direction-like cells" mainly identified in animals by single-cells recording. Compared to A and EHR, EU spatial encoding activated right hippocampal region. To provide place computations, this region might thus crucially rely on egocentric-updating.

KEYWORDS: Hippocampus, Retrosplenial, Allocentric, Egocentric, Navigation

INTRODUCTION

Appropriate interaction and space positioning of humans need the ability to integrate spatial information according to new objects encountered and/or new motion information within the space (e.g., object- or self-motion, Wolbers & Hegarty, 2010). Encoding and storing spatial information is based on the activity of two systems of representations (Burgess, 2006; Galati et al., 2010): a) egocentric representations centered on the subject; they code self-to-object relations; b) allocentric representations centered on the environment; they code object-to-object relations.

Various sources of evidence ranging from single neurons recording in animals (Andersen, Essick, & Siegel, 1985; O'Keefe & Dostrovsky, 1971) to fMRI and neuropsychological observations (Aguirre & D'Esposito, 1999; Bisiach & Luzzatti, 1978; Burgess, Trinkler, King, Kennedy, & Cipolotti, 2006; Chokron, 2003; Fields & Shelton, 2006; Holdstock et al., 2000; Maguire, Nannery, & Spiers, 2006; Mellet et al., 2000; Shrager et al., 2008; Spiers, Burgess, Maguire et al., 2001) suggest that the two types of spatial representations rely on occipito-temporo-parietal cortices. Among these regions, the posterior parietal cortex is specifically involved in egocentric (Chokron, 2003) while medio-temporal regions are specific for allocentric (Holdstock et al., 2000) representations.

The fMRI studies investigating the common and differential cerebral substrate of egocentric and allocentric representations, manipulated two parameters: (a) the reference center during a phase test occurring after a spatial encoding (i.e., body-centered or object-centered judgments, respectively) and (b) the type of visual perspective during spatial encoding itself (i.e., route navigation within the environment *vs.* survey of the environment respectively).

Several studies manipulated the reference center during the test phase of spatial memory tasks (Committeri et al., 2004; Galati et al., 2000; Vallar et al., 1999; Zaehle et al., 2007). In the test phase of these studies, the participants were required to localize the stimuli in respect to their body (Egocentric referencing) or to stills objects (Allocentric referencing). These studies reported common bilateral occipito-parieto-frontal activation for allocentric and egocentric referencing, but inconsistent differential effects (e.g., Committeri et al., 2004; Zaehle et al., 2007). Conversely, studies centered on the encoding phase revealed consistent differential results related to the type of referencing. Next to the common occipito-parieto-frontal activation revealed for two types of spatial representation, the inferior temporal, medial occipital and superior parietal regions were specifically modulated by the allocentric representations, while right posterior cingulate, postcentral and left medial frontal regions were modulated by the egocentric representations (Shelton & Gabrieli, 2002, , 2004; Shelton & McNamara, 2004a, 2004b). In addition, the hippocampal and parahippocampal structures were more activated for egocentric than for allocentric representations. This result seems to be in disagreement with the exclusive allocentric function proposed for the medio-temporal lobe (O'Keefe & Dostrovsky, 1971; O'Keefe & Nadel, 1978). Some authors suggest that this enhanced activation of hippocampal and parahippocampal structures reflect the integration of new information generated by self-related changes during the egocentric spatial processing (Shelton & Pippitt, 2007).

In respect with the egocentric representations, the information related to self-related changes, may be generated in two ways: 1) change of the head position only (heading) which modifies orientation cues, without updating the observer's location; this typically occur during simple head-rotation, 2) change of orientation cues with updating of the observer's position in space; this typically occur during route navigation (turns and linear motion). This later integration of variation of the location of the observer within an egocentric referencing has been defined as egocentric-updating by Farrell (1998).

Several arguments suggest that the brain involves distinct mechanisms to process heading ('Head-Direction cells') and location ('Place cells'), separately (Wiener & Taube, 2005). While the link between "Head-Direction cells" and egocentric with head rotation is straightforward, the relation between egocentric-updating and "Place cells" is less direct, given their historical background.

Head-Direction cells have been reported to fire only when an animal orients its head in a certain direction, with different neurons selective for different head orientations. Their localization was first described in

post-subiculum (Ranck, 1984), and limbic system (Robertson, Rolls, Georges-François, & Panzeri, 1999; Taube, 1998) including the retrosplenial cortex (Cho & Sharp, 2001) and hippocampus (Leutgeb, Ragozzino, & Mizumori, 2000) of animals. In humans, the lesion of retrosplenial cortex induces heading disorientation (Aguirre & D'Esposito, 1999). Moreover, by using fMRI, the retrosplenial regions has been shown to be modulated by previously learned heading variations, suggesting that it is involved in processing heading information in humans (Baumann & Mattingley, 2010). These various approaches suggest that the retrosplenial cortex has a crucial role for processing heading variations within egocentric referencing in humans.

Place cells have been reported to fire only when the animal is in a specific location in the environment, with different neurons selective for different location. These cells identified in the hippocampus proper, have been suggested to underlie allocentric relationship, rather than egocentric-updating. This relation between allocentric and "Place cells" is partly due to the strong relation between their firing and landmark sensory aspects (e.g., O'Keefe & Burgess, 1996; for a review, see Redish & Touretzky, 1997). In agreement with this hypothesis, in humans, the fMRI evaluation during route navigation revealed that the activation of hippocampal and parahippocampal regions was correlated to relevant landmark information (Janzen & Van Turennout, 2004; Janzen et al., 2007; Janzen & Weststeijn, 2007). However, some models have clearly emphasized the need to combine allocentric landmark sensory aspects and idiotethic cues (i.e., self motion cues), to form the place code (e.g., Redish & Touretzky, 1997). These models indicate that place cells are also related to path integration (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980) which refers to the ability to return directly to a starting point from any location relying mainly on idiotethic cues. From a wider point of view, path integration can be considered as a sub-case of the general process of egocentric updating (Burgess, 2008) when objects are updated relative to the participant. Consequently, "Place cells" located in the hippocampus could be related to egocentric-updating in humans. Comparing Survey condition to route navigation might allow dissociating structures involved in allocentric landmark information from structures involved in egocentric-updating in the construction of place code in humans.

All these data suggests that it is not sufficient to differentiate the cerebral substrate related to allocentric versus egocentric, but it is also necessary to differentiate the sub-types of egocentric representations, egocentric-updating and egocentric with head rotation. In the present fMRI study, we were interested to assess the cerebral substrate of three types of spatial representation during a spatial encoding task: Allocentric (A); Egocentric-updating (EU); Egocentric with head-rotation (EHR). Due to fMRI constraints, route navigation will be induced by visual simulation of a path and not by actual moving within an environment. Egocentric-updating of one's position in space has been shown to rely on different sensory information, but can however accurately be performed on the sole basis of optic flow (Kearns et al., 2002; Klatzky, Loomis, Beall, Chance, & Golledge, 1998; Riecke, Cunningham, & Bülthoff, 2007; Wraga, Creem-Regehr, & Proffitt, 2004).

MATERIAL AND METHODS

The experiment consisted of two phases: a training phase performed outside the MR magnet and a testing phase performed during the MR examination. The training phase had three objectives: 1) familiarization with the virtual presentation by means of free navigation in the environment, 2) instruction to perform each tasks, 3) task execution with performance feedback. During testing phase, the three spatial encoding and the control condition were performed during four block-design paradigms.

1 Participants

Eighteen adults (age range 17-30, mean age 23.5 SD 2.5, 13 males) took part in the experiment. All participants were right-handed according to the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971). They had normal or corrected-to-normal vision and no history of neurological or psychiatric disorders. They gave their informed written consent for the experiment and the study was approved by the local ethic committee (CPP n°08-CHUG-10, 20/05/2008).

2 Spatial environment, spatial layouts and Encoding movies

A Virtual Reality Markup Language (VRML) was used to create the spatial environment. This virtual environment was a 9x9x3 m room with stone walls,

tile flooring for the southern half and wooden flooring for the northern half, to provide an easy orientation to the environment. Each environment contained 6 objects. Environment visualizations used Cortona VRML Client software (http://www.cortona3d.com). Twenty different spatial layouts were created by randomly changing the 6 objects' positions. Spatial layouts presenting obvious configurations such as lined up objects were removed. A VRML-Prime in-house software was created (http://webu2.upmf-grenoble.fr/LPNC/membre eric guinet).

It allows 1) a joystick-navigation within the environment, 2) an online joystick data recording, and 3) a joystick-data-based feedback. To control what was seen by the participants, VRML-Prime was used to create movies of pre-determined presentation of the layouts. Videos were recorded using Cam Studio software (http://camstudio.org). VRML-Prime allows switching independently 1) the visual perspective on the environment (which can be aerial or ground-level) and 2) the type of camera movement in the environment (i.e., head-rotation, route navigation, or sequential map presentation). Three visual encoding conditions were created (See Figure 29): an Allocentric (A), an Egocentric-updating (EU), and an Egocentric with Head-Rotation (EHR). For A movies (See Video 1), a survey perspective (i.e., a bird's eye perspective, looking straight down, with 15% of the environment visible at any moment) was adopted; the camera scanned the map of the environment with an unchanging orientation. This height was selected to allow the average amount of environment visible at any given point to be equivalent to the ground-level condition. In addition, pilot studies indicated that this elevation induced participants to spontaneously perceive this as "the map" condition. For EU movies (See Video 2), a ground-level 1-st person perspective was adopted; the camera movement was used to simulate the view of an observer walking through the environment. For EHR movies (See Video 3), a ground-level 1-st person-perspective (i.e., looking straight from the perspective of a 1m80 tall observer) was adopted; the camera movement offered a head-rotation of 180°, from a fixed location (i.e., one side of the room). Each one of the twenty spatial layouts, resulted in three encoding movies of 17700 ms. A fourth control category of movies was created from a mix of the EHR, EU and A movies: about 6 seconds of each of the three movies were selected and pooled together in a random order, thus resulting in a 17700 ms control movie. The camera movement simulated a path of about 10 m with one or two direction changes. Given that self motion perception in virtual environments is most accurate when displacement velocity resembles natural locomotion, we adopted a speed of a moderately paced walk (1.5 $m.s^{-1}$). The path and speed for the aerial movie and ground movies were the same. The layout configuration presented in each movie was always different and contained an average of 5 objects. The encoding conditions for a given spatial layout were randomly assigned for each participant.

3 Experimental Procedure

The experimental procedure was composed of two phases: training phase outside the MR imager and experimental phase during fMRI.

3.1 Training phase outside the MR imager

Participants were first asked to navigate within an environment designed for this phase using the VRML-prime software. This procedure was meant to familiarise participants with the use of the joystick, the virtual desktop presentation and the 6 objects.

3.1.1 Spatial tasks procedure

Then, an example of each spatial task was presented (A, EU, EHR and C), and participants were instructed how to perform each of the four tasks. Each spatial task trial was composed of an encoding phase, and an immediate test phase (See Figure 27). In the encoding phase, participants were presented with a movie (one of four types A, EU, EHR, and C) and asked to encode and update with the sequential presentation the positions of the objects in the environment. The A movie presented a survey perspective of the environment; The EHR movie presented a 1-st person head-rotation from a unchanged location; The EU movie presented a 1st-person perspective navigation in the environment and the C movie was a mixture of the three spatial movies which allowed to control for purely visual stimulations. The movie presentation was preceded by a 300 ms fixation point.

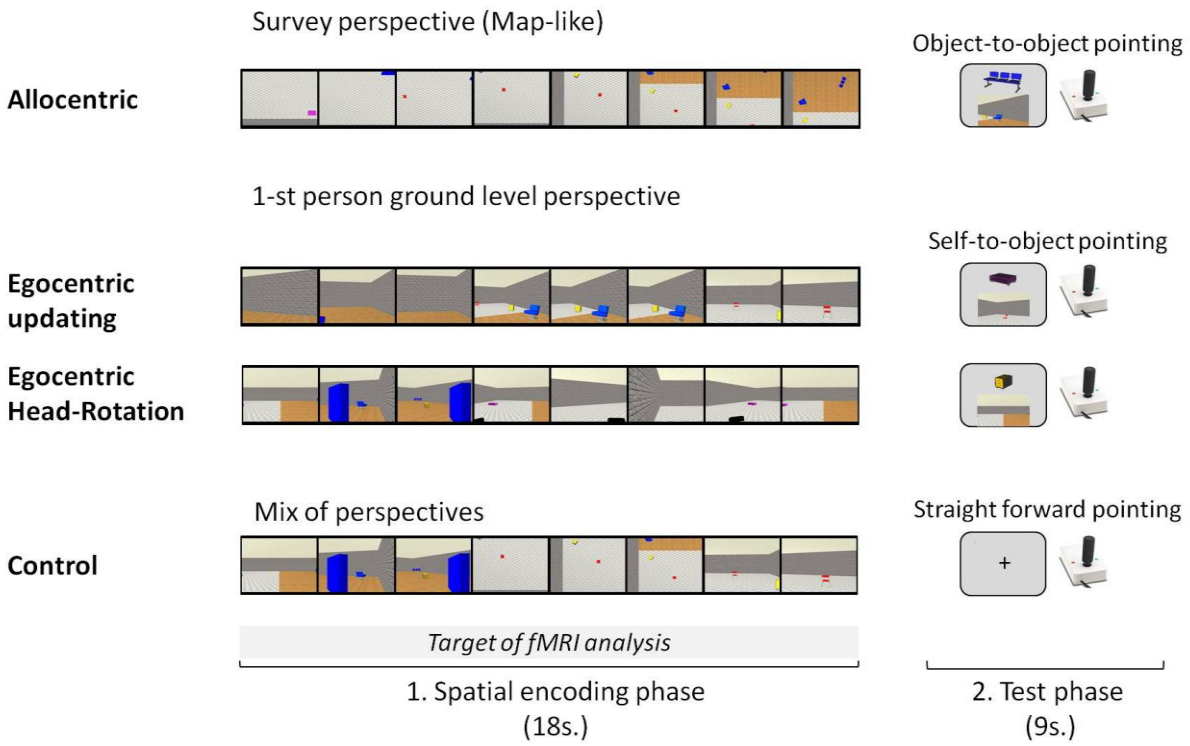


Figure 27: A trial of each experimental condition performed during the experimental phase inside the MR imager is presented. Each of the four conditions, Allocentric (A), Egocentric-updating (EU), Egocentric with Head-Rotation (EHR), and Control (C), was divided into an encoding phase and a test phase. In the encoding phase, participants saw a presentation of the environment layout: (A) from a survey perspective, (EU) from a 1-st person ground level perspective with navigation, (HER) from a 1-st person ground level perspective with a head-rotation (C) with a mix of perspectives. In the test phase, participants had to point in the direction of an object using a joystick: (A) from the location of another object, (EU and EHR) from their body position; in condition C, they pointed straightforward.

Participants' spatial knowledge was then tested to control for attention and spatial processing during the encoding phase. In the test phase, participants were instructed to locate the direction of an object, and to point its direction with the joystick when prompted. To enhance each type of spatial processing during the encoding phase, participants were instructed beforehand which test will follow. The A referencing was maximized by asking participants to point in the direction of an object relative to another object in the fixed referencing of the environment (i.e., object-to-object pointing relative to the fixed orientation of the map), in the A condition. Participants were instructed to image that they were sketching the direction on the map of the environment. The egocentric referencing was maximized by asking participants to point in the direction of an object relative to their position (i.e., self-to-object pointing), in the EU and EHR conditions. In both tests, a question screen presented 1) the origin of the spatial referencing and 2) the object-to-be-pointed on a black background during 9 s. The origin of the spatial referencing was presented by a 1-st person point of view of the environment in the egocentric referencing. The participant could thus simulate its position in the environment from the perspective seen (the point of view was extracted from the previous movie). In the A referencing, the point of view was replaced by the presentation of a second object with contextual information from the background. The origin and the object-to-be pointed were selected from the first and second half of the movie respectively, and spaced by a minimum of 9 s in the movie presentation. They were presented centered on a black background, with the origin at the top (896 × 670 pixels picture), and the object-to-be-pointed at the bottom (512 × 410 pixels picture). For condition C, the test was aimed to control for motor preparation, and participants were asked to point straight in front of them (i.e., 0° angle). A centered joystick picture (320 × 256 pixels) presented during

10 s on a black screen, served to prompt participants' response and to collect the behavioral performance.

3.1.2 Additional information specific to training phase

During training phase only, the test phase of a trial was completed by a visual feedback on the pointing response (from online data recording). In the feedback of the A training condition, the feedback screen displayed the entire map of the environment, with 1) a green arrow (i.e., correct answer) pointing from the origin object toward the expected target object and 2) a blue arrow (i.e., given answer) pointing from the origin object toward the given direction. The error-angle was thus shown by the angle between each of these arrows. The smaller the angle, the more precise was the response. This feedback procedure proved successful since all participants were subsequently able to perform the tasks with relatively low pointing errors. In the feedback of the EU and EHR training conditions, a 1st-person perspective video was presented, showing a head-rotation from a fixed location. The camera was placed on the origin location facing the given answer direction. It then rotated until it was in line with the expected answer direction. It thus provided an angular distance between the correct and the given answer. Thus, the bigger was the error-angle, the greater was the video rotation. We performed extensive training to eliminate learning and habituation effects. Participants were trained with 10 trials of each spatial task.

3.2 Experimental phase

3.2.1 Procedure

The participants were told that they will have to perform the same tasks in the scanner. The trials were displayed using E-prime software (E-prime Psychology Software Tools Inc., Pittsburgh, USA) synchronized via the signals from the scanner. A back-projection screen, received the images, and a mirror attached to the head coil allows the participant to view the screen. After being positioned within magnet, participants were shown an example of each trial performed during the training phase without concurrent fMRI recording to familiarize them with performing the task while in a horizontal position. Participants indicated their response on an MR-compatible joystick that was positioned on the upper part of the right leg. Participants deflected the joystick with the right hand and pushed a button with the left hand when the joystick was oriented in the desired direction. Angle errors were recorded during the test phase using VRML-prime. Participants were not given any feedback about their performance. All participants were presented with the spatial tasks in the same block order as in the training phase (e.g. A, EHR, EU, and C, counterbalanced across participants). When grouping the encoding and test phase, each trial lasted 30 s. Participants underwent two functional scans, with five trials of each conditions in each. The duration of the functional scan was thus 10 minutes, following a brief duration meant for the scanner to reach equilibrium. In this phase, five trials of each condition were consecutively presented in a random order and formed a block. The order of the blocks was repeated twice for each participant. The block order was counterbalanced across participants. For each functional scan, 200 functional volumes were acquired with an averaged inter-stimulus interval of 30 s.

4 MR acquisition

The experiment was performed in a whole-body 3T MR scanner (Bruker MedSpec S300) with 40 mT/m gradient strength. For functional scans, the manufacturer-provided gradient-echo/T2* weighted EPI method was used. Thirty-nine adjacent axial slices parallel to the bi-commissural plane were acquired in interleaved mode. Slice thickness was 3.5 mm. The in-plane voxel size was 3×3 mm (216×216 mm field of view acquired with a 72×72 pixels data matrix; reconstructed with zero filling to 128×128 pixels). The main sequence parameters were: TR=3 s, TE=30 ms, flip angle=77°. To correct images for geometric distortions induced by local B0-inhomogeneity, a B0 fieldmap was obtained from two gradient echo data sets acquired with a standard 3D FLASH sequence (ΔTE=9.1 ms). The fieldmap was subsequently used during data processing. Finally, a T1-weighted high-resolution three-dimensional anatomical volume was acquired, by using a 3D Modified Driven Equilibrium Fourier Transform (MDEFT) sequence (field of view=256×224×176 mm; resolution: 1.333×1.750×1.375 mm; acquisition matrix: 192×128×128 pixels; reconstruction matrix: 256× 128×128 pixels).

4.1 Data processing

Data analysis was performed by using the general linear model as implemented in SPM5 (Welcome Department of Imaging Neuroscience, London, UK, www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm) where each event has been modelled using a hemodynamic function model. Data analysis started with the spatial pre-processing steps. First, the functional volumes were time-corrected (slice timing) with the 19th slice as reference, in order to correct effects induced by the different acquisition time of each slice within the functional volume. Subsequently, all volumes were realigned to correct head motion using rigid body transformations. After discarding the four first slices, meant for the scanner to reach equilibrium, the first volume of the first ER-fMRI session was taken as reference volume (i.e., this volume was originally the fifth volume). Unwarping was performed by using the individually acquired fieldmaps, to correct for interaction between head movements and EPI distortions. T1-weighted anatomical volume was co-registered to mean images created by the realignment procedure and was normalized to the MNI space using a trilinear interpolation. The anatomical normalization parameters were subsequently used for the normalization of functional volumes. Finally, each functional volume was smoothed by an 8-mm FWHM (Full Width at Half Maximum) Gaussian kernel to ameliorate differences in intersubject localization. Time series for each voxel were high-pass filtered (1/128 Hz cutoff) to remove low frequency noise and signal drift.

4.2 Statistical analysis of neuroimaging data

After spatial pre-processing steps, the statistical analysis was performed first separately, on the functional images acquired for each task during the first 18 s of each trial (reflecting the encoding phase of a trial). The cerebral activity during the test phase of each trial was not included in the present study, thus, the functional images from the test phase of each trial were discarded from the analysis. The conditions of interest (A, EU, EHR and C) were modelled as 4 regressors convolved with a canonical hemodynamic response function (HRF). The movement parameters derived from the realignment corrections (3 translations and 3 rotations) were also entered in the design matrix as additional factors. The trial performance (i.e., error angle) was entered as a parametric modulator of each trial. The general linear model was then used to generate the parameter estimates of the activity for each voxel, each condition and each participant. Statistical parametric maps were generated from linear contrasts between the HRF parameter estimates for the different experimental conditions. The spatial resolution of the statistical parametric maps was the same as the spatial resolution of the functional MR acquisition (3×3×3.5 mm). Several statistical analysis have been performed as follows: Approximate AR(1) autocorrelation model estimated at omnibus *F*-significant voxels ($p < .001$), was used globally over the whole brain. The threshold follows prior convention for analyses (R. A. Epstein, Parker, & Feiler, 2007; M. R. Johnson, Mitchell, Raye, D'Esposito, & Johnson, 2007; Yi et al., 2008). Specific effects were tested with the appropriate linear contrasts of the parameter estimates, and the corresponding contrast images were subsequently entered into a random effects analysis.

Group analysis was performed with the contrast images provided by individual analyses (Friston et al., 1998). The random effects analysis at the group level can be divided as follow depending on the theoretical question underlying the analysis:

Main contrasts

This analysis assessed the correlates of spatial encoding for each spatial condition A, EU, EHR versus Control.

Conjunction analysis

This analysis assessed the neural correlates common for all spatial encoding tasks. On this purpose, we applied for all three main contrasts an inclusive masking (Friston, Penny, & Glaser, 2005).

Differential contrasts

This analysis assessed task-specific regions for the spatial encoding tasks. Individual contrast images reflecting mean activation when contrasting spatial encoding condition were entered into a multiple regression analysis. A versus EU and A versus EHR provides differential neural susbtrates specific to Allocentric referencing. EU versus A and EHR versus A provides differential neural substrates specific to different egocentric referencing. In particular, EU versus A provides the neural substrate engaged by egocentric referencing and due to self-motion information (i.e., idiothetic) rather than landmark-based information (i.e., allothetic). EU

versus EHR provides substrate specific to egocentric updating due to self-motion information. EHR versus EU provides differential substrate specific to head-rotation processing.

Specifically, we entered individual contrast images reflecting mean activation during each previously above-mentioned contrasts into a multiple regression analysis (one image per participant).

Correlation analysis

This analysis aimed to assess the task-specific regions modulated by the performance. On this purpose, we calculated correlations between BOLD signal in task-specific regions and the performance of task-execution. This analysis is supposed to reflect the regions which are closely related to the achievement of spatial processing (Baumann, Chan, & Mattingley, 2010; Maguire et al., 1998a; Wolbers & Buchel, 2005; Wolbers, Hegarty, Büchel, & Loomis, 2008; Wolbers et al., 2007). The performance considered was the average angle error size (i.e., difference between the expected poiting direction and the observed pointing direction). The value in each condition of the average error size for each participant was the variable included in a multiple regression analysis. As the correct performance is reflected by small size of angle's error, the regions showing anti-correlation between BOLD and performance, were considered specifically related to the achievement of spatial processing. Thus, only the anti-correlated regions with the performance will be reported in this study.

For all analyses, we used an extent threshold of ten contiguous voxels, and a voxel-level height threshold of p< .001, uncorrected for contrasts (height threshold: T=3.55). The extended threshold of 10 voxels was determined empirically and then used for all contrasts. A in-house modification of the "spm_list.m" file, including a non-linear transform of MNI to Talairach (http://imaging.mrc-cbu.cam.ac.uk/imaging/MniTalairach), allowed us to visualize both MNI and Talairach coordinate on the SPM result part. From the Talairach coordinate displayed, anatomical locations were determined using Talairach Daemon software (http://www.talairach.org/, see also (Lancaster et al., 2000), and checked with the Talairach and Tournoux paper atlas (Talairach & Tournoux, 1988).

RESULTS

1 Behavioral results

Table 1 summarizes the performance values obtained for each condition. Participants performed with an average angle error size of 33.4° (SD= 13.5°) during spatial conditions, and with an average angle error size of 3.4° (SD= 3.5°) during control. An ANOVA analysis conducted on the angle error size indicated a significant difference [$F(3, 51) = 35.2$, $MSE = 121.64$, $p < .001$] between conditions (A, EU, EHR, C), driven by the small pointing error angle in condition C [$F(1, 17) = 153.70$, $MSE = 79.19$, $p < .001$]. The slight error angle in the C condition reflects participants' preciseness and variability to point with the joystick in a chosen direction. In respect with spatial conditions, A did not differ from EU and EHR [$F<1$] In respect with Egocentric conditions, although the EU performance seems greater than EHR performance, this effect failed to reach significance [$F(1, 17) = 3.6$, $MSE = 186.91$, $p = .07$]. A correlation matrix of spatial performance for each spatial condition revealed a significant correlation (r=.5) between performance values in A and EU conditions, suggesting that participants who performed well in A, also performed well EU. The EHR performance was not significantly correlated with A and with EU performance.

Behavioural performance	
Condition	Average error angle size *(Standard deviation)*
Allocentric	33.34 *(12.01)*
Egocentric	
Updating	37.73 *(15.48)*
Head-rotation	29.08 *(11.95)*
Control	3.36 *(3.57)*

Table 1: Average error angle size (with standard deviations in parentheses) in the object pointing task for each conditions: The A condition (with an object-to-object task), the EU and the EHR conditions (with a self-to-object task), and the C condition (with a straightforward pointing task).

Main effect conjunction: Spatial encoding							
Cerebral activated regions	Side	BA	k	Talairach coordinates (x, y, z)			T value
Occipital cortex							
Cuneus	R	BA 18	3062	18	-96	11	6.31
Temporal cortex							
Hippocampus	R	-	125	18	-32	5	5.86
Parietal cortex							
Superior Parietal Lobule	L	BA 7	108	-27	-55	58	4.56

Table 2: Activated regions for spatial encoding commonly activated for *A*, *EU*, *EHR*, versus C (Conjunction analysis, statistical threshold: uncorrected p<.001, cluster extent: k≥10 voxels). The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned. Abbreviation: Allocentric (A), Egocentric-updating (EU), Egocentric with Head-Rotation (EHR), Control (C).

2 fMRI results

2.1 Main contrasts

2.1.1 Allocentric (A) encoding

As illustrated in the supplementary material file - Table A, the contrast A versus C revealed a large cluster of 4128 activated voxels with a peak of activation located within left cuneus (BA 17). The activation included the bilateral temporal lobe, the bilateral hippocampus, the bilateral parietal lobe (superior parietal lobule, BA 7 and inferior parietal lobule, BA 40), frontal areas (BA 4) and cerebellum.

2.1.2 Egocentric-updating (EU) encoding

As illustrated in the supplementary material file - Table B, the contrast EU versus C revealed a large cluster of 4086 activated voxels with a peak of activation within the left hippocampus. Other activations were observed of bilateral parietal lobe (superior parietal lobule, BA 7 and inferior parietal lobule, BA 40), cingulate gyrus (BA 31), right frontal area (BA 4) and cerebellum.

2.1.3 Egocentric with Head-rotation (EHR) encoding

As illustrated in the supplementary material file - Table C, the contrast EHR versus C revealed a large cluster of 5381 activated voxels with a peak of activation located within left cuneus (BA 17), extending within the bilateral temporal lobe. Other activations were observed in the bilateral parietal lobe (precentral gyrus, BA 4; gyrus-post-central, BA 2,3), frontal areas (BA 4, BA 6) and cerebellum.

2.1.4 Conjunction analysis

The conjunction analysis identified the common activation (Table 2) or the core regions of spatial encoding. They were located in the right cuneus, BA 18, right hippocampus and left superior parietal lobule (BA 7).

2.2 Differential contrasts

The following contrasts revealed task-specific activation for each spatial condition, without considering the retrieval performance of subjects.

2.2.1 Allocentric compared to different Egocentric encodings

A versus EU and A versus EHR revealed activation of the bilateral cuneus (BA 18, 19). Moreover, A versus *EHR* revealed supplementary activation of left superior temporal gyrus (BA 34, BA38), right superior (BA 5) and inferior (BA 40) parietal lobule, bilateral frontal (pre-central gyrus, BA 4) and right cerebellum. (Table 3, Figure 28)

2.2.2 Different Egocentric encodings compared to Allocentric

EU versus A and EHR versus A revealed activation in bilateral frontal regions (superior and middle frontal gyri, BA 6, BA 8, BA 9, BA 32, BA 46), left thalamus and bilateral cerebellum. The right hippocampus was specifically activated for EU *versus A* while right retrosplenial cortex (BA 30) extended to the bilateral posterior cingulate (BA 31) and left inferior parietal lobule (BA 40) was specifically activated for *EHR versus A*. (Table 4, Figure 29)

2.2.3 Within Egocentric spatial encoding: Egocentric with Head-rotation compared to Egocentric-updating.

EU versus EHR revealed activation of right hippocampus (8 voxels), left superior parietal lobule (BA 5), and right middle and superior temporal gyrus

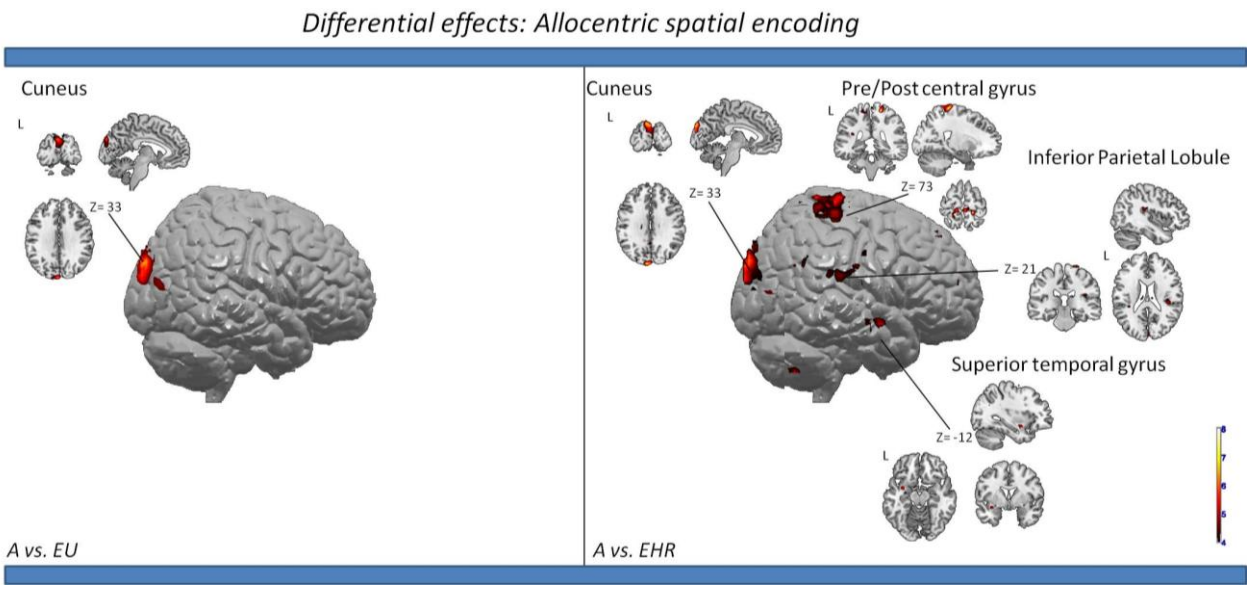


Figure 28 : Shows regions reported in Table 3 projected onto 3D anatomical template (random-effect analysis, statistical threshold : uncorrected p<.001, cluster extent : k≥10 voxels). Activations are provided by a random effect analysis, for *A* spatial encoding when contrasted 1) with the *EU* condition (on the left), and 2) with the *EHR* condition (on the right). Occipital activity in the cuneus which is observed in both contrasts is highlighted. These clusters are projected on 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention. L is left hemisphere. The colour scale represents the t value of activation.

Differential effects: Allocentric spatial encoding								
Contrasts	Cerebral activated regions	Side	BA	k	Talairach coordinates (x, y, z)			T value
[A > EU]								
	Occipital cortex							
	Cuneus	L, R	BA 19	105	0	-89	33	4.63
	Cuneus	R	BA 18	17	15	-78	20	3.52
[A > EHR]								
	Occipital cortex							
	Cuneus	L,R	BA 18, 19	86	-3	-92	30	7.9
	Cuneus	L,R	BA 17,18	26	0	-78	7	6.3
	Temporal cortex							
	Superior Temporal Gyrus	L	BA 34, 38	19	-33	2	-12	5.84
	Parietal cortex							
	Superior Parietal Lobule	R	BA 5	65	24	-40	73	8.51
	Inferior Parietal Lobule	R	BA 40	24	39	-25	21	5.24
	Frontal cortex							
	Precentral Gyrus	R	BA 4	31	6	-26	59	6.3
	Precentral Gyrus	L	BA 4	42	-15	-29	63	5.78
	Cerebellum							
	Uvula, Nodule, Cerebellar Tonsile	R	-	12	3	-60	-38	6.17

Table 3: Activated regions for 'representation differential effects' due to *A* spatial encoding, provided by the contrast: 1) *A* versus *EU* for the upper part of the table; 2) *A* versus *EHR* for the lower part of the Table (random-effect analysis, uncorrected p< .001, k≥10 voxels). The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned. Regions reported in both contrasts are highlighted.

(BA 21, BA 22). Supplementary activity was observed in the bilateral precentral gyrus (BA 4) and cerebellum. *EHR versus EU* activated the right retrosplenial cortex (BA 30), superior parietal lobule (BA 7). Supplementary activity was observed in the bilateral middle and medial frontal gyrus (BA6, BA 32), right thalamus and bilateral cerebellum. (Table 5, Figure 30).

To summarize, the task-specific regions were: the cuneus for A, the retrosplenial and parietal cortices for EHR and the hippocampus for EU. The cerebello-thalamo-frontal axis seemed to be common for both EU and EHR but presenting different patterns of activation and deactivations as revealed by the differential contrasts.

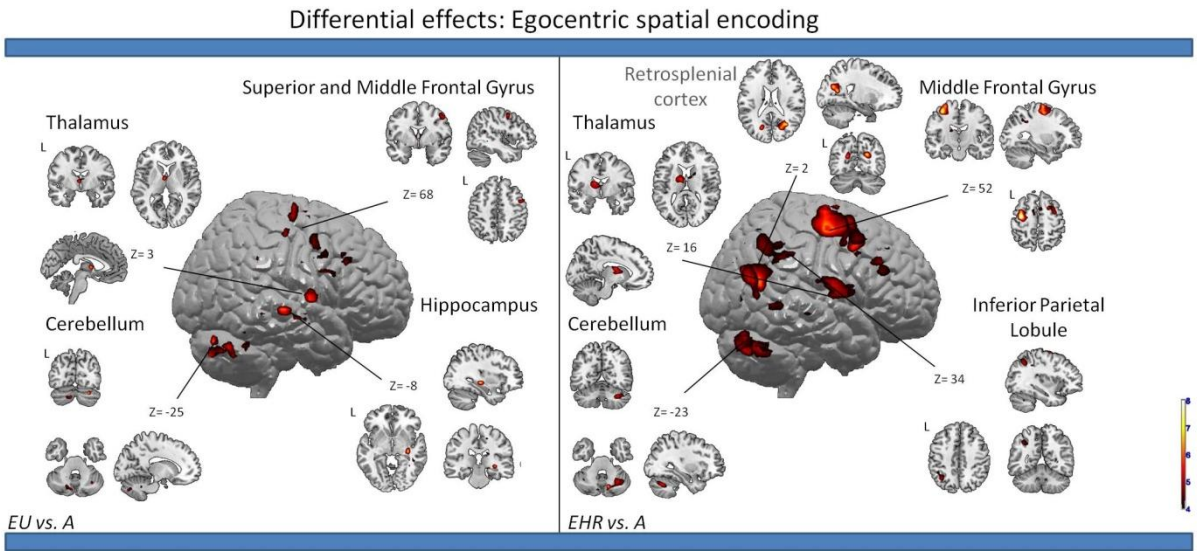


Figure 29: Shows regions reported in Table 4 projected onto 3D anatomical template (random-effect analysis, statistical threshold: uncorrected p<.001, cluster extent: k≥10 voxels). On the left, 1) EU is contrasted to the A condition. On the right, 2) EHR is contrasted to A. The regions common to both types of egocentric condition are highlighted: they are the thalamus, the cerebellum, and the middle frontal gyrus. Additional activity specific to each type of Egocentric processing are the right hippocampus for the EU condition and the retrosplenial cortex, along with the inferior parietal gyrus for the EHR condition. These clusters are projected on 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention. L is left hemisphere. The colour scale represents the t value of activation.

Differential effects: Egocentric spatial encoding								
Contrasts	Cerebral activated regions	Side	BA	k	Talairach coordinates (x, y, z)			T value
[EU > A]								
	Temporal cortex							
	Hippocampus	R	-	11	33	-23	-8	7.08
	Frontal cortex							
	Superior Frontal Gyrus	L	BA 6	11	-24	-11	68	5.85
	Middle Frontal Gyrus	R	BA 6	14	50	2	42	4.82
	Diencephalic and cerebellic structures							
	Uvula	R	-	13	33	-62	-23	6.67
	Declive	L	-	25	-12	-77	-29	5.46
	Thalamus	L	-	21	-3	-3	3	6.42
[EHR > A]								
	Temporal cortex							
	Retrosplenial cortex	R	BA 30	11	30	-49	2	5.05
	Parietal cortex							
	Posterior Cingulate	R	BA 31	114	27	-60	19	9.56
	Posterior Cingulate	L	BA 31	36	-21	-66	23	6.09
	Inferior Parietal Lobule	L	BA 40	58	-30	-39	34	5.42
	Frontal cortex							
	Middle Frontal Gyrus	L	BA 6	194	-33	-6	52	9.42
	Middle Frontal Gyrus	R	BA 8	107	30	14	41	8.33
	Middle Frontal Gyrus	L	BA 9	13	-45	31	27	5.3
	Medial Frontal Gyrus	R	BA 32	25	9	14	44	5.2
	Medial Frontal Gyrus	L	BA 6	19	-9	0	55	5.02
	Middle Frontal Gyrus	R	BA 46	13	42	30	21	4.83
	Diencephalic and cerebellic structures							
	Pyramis	R	-	128	12	-68	-26	7.3
	Declive	L	-	45	-24	-71	-17	6.01
	Thalamus	L	-	95	-15	-5	16	5.76

Table 4: Activated regions for *representation differential effects* due to two types of Egocentric spatial encoding: They were provided by the contrast: 1) EU versus A for the upper part of the Table; 2) EHR versus A for the lower part of the Table (random-effect analysis, uncorrected p< .001, k≥10 voxels). The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned. Regions reported in both contrasts are highlighted.

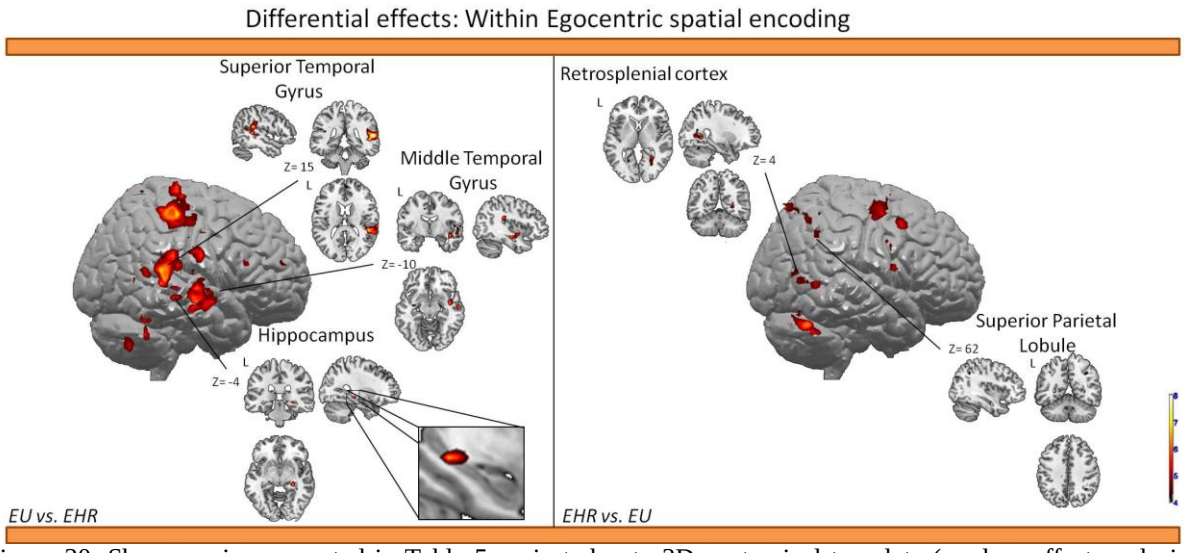


Figure 30: Shows regions reported in Table 5 projected onto 3D anatomical template (random-effect analysis, statistical threshold: uncorrected p<.001, cluster extent: k≥10 voxels). On the left, 1) *EU* is contrasted to *HER*, on the right, 2) *EHR* to *EU*. The right hippocampal activity (cluster extent k=8 voxels), along with the superior and inferior temporal gyrus activations are highlighted on the left contrast. The retrosplenial activity, along with the superior parietal gyrus activations are highlighted for the right contrast. These clusters are projected on 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention. L is left hemisphere. The colour scale represents the t value of activation.

Differential effects: Within Egocentric spatial encoding								
Contrasts	Cerebral activated regions	Side	BA	k	Talairach coordinates (x, y, z)			T value
[EU > EHR]								
	Temporal cortex							
	Hippocampus	R	-	8 *	27	-29	-4	6.99
	Middle Temporal Gyrus	R	BA 21	68	59	-12	-8	7.85
	Middle Temporal Gyrus	R	BA 21	37	39	-15	-11	6.71
	Superior Temporal Gyrus	R	BA 22	178	56	-34	11	12.35
	Superior Temporal Gyrus	R	BA 22	15	48	-49	15	6.2
	Parietal cortex							
	Superior Parietal Lobule	L	BA 5	279	0	-26	53	12.41
	Precentral Gyrus	R	BA 4	50	18	-23	69	7.29
	Precentral Gyrus	L	BA 4	26	-53	-8	23	7.24
	Cerebellic structures							
	Culmen	L	-	22	-3	-50	-18	6.74
	Inferior Semi-Lunar Lobule	L , R	-	23	0	-63	-35	5.45
[EHR > EU]								
	Temporal cortex							
	Retrosplenial cortex	R	BA 30	53	27	-52	4	5.76
	Parietal cortex							
	Superior Parietal Lobule	R	BA 7	14	6	-60	62	4.77
	Frontal cortex							
	Middle Frontal Gyrus	L	BA 6	54	-18	0	52	6.59
	Medial Frontal Gyrus	R	BA 32	10	9	14	44	6.53
	Diencephalic and cerebellic structures							
	Declive	L	-	40	-39	-59	-21	10.48
	Culmen	R	-	16	39	-57	-24	6.61
	Thalamus	R	-	10	9	9	13	5.81

Table 5: Activated regions for *updating differential effects* within two types of Egocentric spatial encoding: They were provided by the contrast: 1) *EU versus EHR* for the upper part of the Table 5) *EHR versus EU* for the lower part of the Table (random-effect analysis, uncorrected p< .001, k≥10 voxels). The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned.

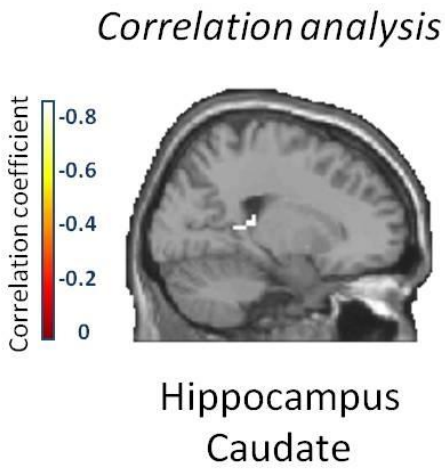


Figure 31: Illustrates the correlation analysis with the performance-specific activation (Multiple regression analysis, statistical threshold: uncorrected p< .001, cluster extent: k≥10 voxels). The right posterior hippocampus (extended to the caudate, upper voxels) is more activated in the *EU* spatial encoding than in the A spatial encoding for *good EU pointing performers* than for bad EU performers. These clusters are projected on 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention. L is left hemisphere. Coloring indicates for each voxel the correlation coefficient value.

2.2.4 Correlation analysis

Among the A-specific regions, no regions were anti-correlated with the performance. Among the EU-specific regions, only the junction between the right hippocampus and caudate nucleus (peak coordinates: 21,-40, 8, T=5.47) was significantly anti-correlated with the performance (r=-.87). Finally, among the EHR-specific regions, no regions were anti-correlated with the performance. (Figure 31)

DISCUSSION

The present fMRI study aimed to assess how the type of spatial representation modulates the cerebral activity during spatial encoding using an object-location encoding task. The encoding degree of each trial has been evaluated by means of an object-direction pointing task which followed the trial. During encoding, our experimental procedure maximized either allocentric or egocentric representations in a virtual environment, either from survey or from route perspective (Committeri et al., 2004; Galati et al., 2000; Sajonz et al., 2010; Shelton & Gabrieli, 2002, , 2004; Shelton & McNamara, 2004a). Exploring the spatial environment from a route perspective (i.e., 1st person ground-level) needs egocentric spatial representations while exploring from a Survey perspective (information from cartographic maps) needs allocentric representations (Allen, 1999). The representation used may also depend on the subsequent retrievals tasks, as they can modulate the strategies applied by participants to encode (Shelton & Gabrieli, 2004). To make sure that Route and Survey encoding needs Egocentric and Allocentric representations respectively, the learning strategy has been controlled. For doing that, each trial of the test was followed by an object-pointing task, according to spatial task: object-to-object pointing in A condition and self-to-object pointing in EU and EHR conditions. Moreover, the two types of Egocentric referencing have been tested: a) Egocentric with orientation change through “head-rotation” without change of observer’s position (EHR), and b) Egocentric with change of observer’s location (EU). Additionally, a non-spatial control condition has been included.

Our results have revealed a common occipito-parieto-temporal network for all spatial encoding tasks, in agreement with other studies (e.g., Baumann et al., 2010). As this result has been previoulsy widely observed, we do not discuss the common activation. Instead, we will discuss regions that are tasks-specific, and within these regions those that are modulated by the retrieval performance. We will discuss these results as follow: 1) regions specific to A encoding when compared to different egocentric encodings (EU and EHR), 2) regions specific to different egocentric encodings (EU and EHR) when compared to A encoding, 3) regions specific within each egocentric encoding, by comparing a) EHR to EU or A encoding and b) EU to EHR or A spatial encoding, and thus involved more the occipital areas (BA 18, 19).

.

First, A referencing compared to Egocentric referencing (EU and EHR) required stronger visuo- In the present study, these regions were not modulated by performance in the A task.

Secondly, Egocentric referencing (EU and EHR) compared to A referencing encoding consistently required stronger cerebello-thalamo-frontal activations. This result suggests that the involvement of the cerebello-thalamo-cortical pathway might have been previously underestimated in active egocentric spatial encoding (Shelton & Gabrieli, 2002, 2004). In fact, egocentric encoding involved simulated stance and locomotion, complex sensorimotor actions, which are based on centers in the brainstem, cerebellum, and cortex (e.g., Jahn et al., 2004). These regions were not modulated by performance in the EU or EHR retrieval task.

Thirdly, within egocentric encoding, egocentric with head-rotation and egocentric-updating revealed specific areas that we will further discuss in the next sections. These contrasts additionally revealed a modulation of the cerebello-thalamo-frontal network. The modulation of the cerebello-thalamo-frontal network will not be discussed in detail. However this result is congruent with previous studies of gait control and locomotion (Jahn et al., 2004) suggesting that this network shows patterns of activity specific to stance compared to the presence of locomotion information. Beyond their involvement in sensorimotor control, their modulation might also reflect pure spatial processing, as previously proposed (e.g., Baumann et al., 2010; Jeljeli, Strazielle, Caston, & Lalonde, 2003; Lee et al., 2005). For example, the cerebellum has been showed to be significantly more active during retrieval of object-location in the good versus poor navigators in humans (Baumann et al., 2010), and thalamic nuclei have also been suggested to encompass cells sensitive to the direction of the head (i.e., “head-direction cells”, Taube, 1995; Taube, 1998; S. I. Wiener & Taube, 2005). Although further studies are necessary to specify what processes are specifically reflected by these activations.

1 Right retrosplenial cortex specific to Egocentric with Head-Rotation (EHR)

The first result of interest in dissociating within egocentric processing concerns a region specific to EHR compared to EU and A encoding. Contrasting EHR to EU or A enhanced retrosplenial activity (extended to the bilateral posterior cingulate, BA 31, when contrasting HER to A). Areas within the retrosplenial cortex (BA 30) were found to be more active during EHR condition encoding than during the A or EU conditions. This structure is known to be widely interconnected with the thalamus as previously mentioned but also with the hippocampus and with parieto-frontal areas (Vann et al., 2009). The retrosplenial cortex (BA 30) has been shown to contain head-direction cells in rodents (Cho & Sharp, 2001; Sharp, Blair, & Cho, 2001; S. I. Wiener & Taube, 2005). In humans, clinical evidence have suggested that right retrosplenial lesions lead to pure topographical disorientations (Aguirre & D'Esposito, 1999; Maguire, 2001; Valenstein et al., 1987; Vann & Aggleton, 2004; Vann et al., 2009; Yasuda, Watanabe, Tanaka, Tadashi, & Akiguchi, 1997) reflecting a type of heading disorientation (i.e., an inability to represent the direction of orientation with respect to external environment). Moreover, an important number of fMRI studies reported bilateral involvement of BA 30 in navigation in humans (for an extensive review, Maguire, 2001; Vann et al., 2009). In previous fMRI studies, the retrosplenial cortex has been found to be strongly active during scene viewing, scene imagery, and scene memory (Epstein et al., 2007). Congruent with these results, our study does report a common spatial encoding network encompassing the bilateral retrosplenial cortex (when compared to condition C). However, only one recent fMRI study clearly aimed to identify the neural correlate of perceived heading in humans by contrasting activity during change in heading with activity without heading change. This study did involve a region close to the anatomically defined retrosplenial cortex (BA 30, see Maguire, 2001 for a review), in BA 31 (Baumann & Mattingley, 2010). When contrasted with the A condition, we observed as in Baumann and Mattingley (2010) an activation of the bilateral posterior cingulate (BA 31). Here we also report findings congruent with the involvement of Head-Rotation-specific activity (compared to other spatial conditions, A and EU) in the right retrosplenial cortex (BA 30). This activity reflects spatial processing tuned to head-rotation.. An influential model of spatial memory has proposed that in humans the retrosplenial cortex would support stimulus conversion from egocentric reference frames in parietal cortex to allocentric reference frames in medial temporal regions and vice versa (Burgess, 2008; Burgess et al., 2001; Burgess et al., 2001; Vann et al., 2009). As integration of heading direction

information was crucial in the EHR condition, it is likely that areas encompassing "head-direction-like cells" should respond more greatly to this encoding task. This result is coherent with the hypothesis that the retrosplenial cortex encompasses head-direction cells and provides further evidence of its involvement in heading processing in humans.

2 Right hippocampus specific to Egocentric-updating (EU)

The second and last result related to dissociation within egocentric processing concerns regions specific to EU. This spatial encoding compared to A and EHR crucially enhanced the right hippocampal activity. The former result is much unexpected given the large literature on the hippocampal involvement in allocentric processing. In fact, a wide body of evidence from the animal literature, and in particular the discovery of 'place cells', have led to propose that this structure could underlie cognitive mapping in an allocentric reference frame (O'Keefe, Burgess, Donnett, Jeffery, & Maguire, 1998; O'Keefe & Dostrovsky, 1971; O'Keefe & Nadel, 1978). In humans, single cells neuron recordings suggest that place cells also exist within the human hippocampus. In fact, it has been showed that an important percentage of cells within the hippocampus respond preferentially to a given location of the individual within a specific location in a virtual environment (Ekstrom et al., 2003). However, it is worth noting that the classical result is indeed replicated in our data: we do observe a significant activation of the hippocampus in the Allocentric encoding condition compared to the Control encoding condition. What is more unexpected is that we observe an enhancement of the right hippocampal activity when the spatial encoding is a view of a 1st-person perspective route navigation, compared to landmark based Allocentric processing (EU vs. A). We propose that the EU versus A contrast provides the neural substrate engaged by egocentric-updating and due to self-motion information (i.e., idiothetic) rather than landmark-based information. One could argue that it simply reflects a general egocentric referencing effect. But this activity is also observed when contrasting EU versus EHR, thus within egocentric referencing. The present result support models emphasizing the need to combine allocentric landmark sensory aspects to egocentric-updating to form the place code of "Place cells" (e.g., Redish & Touretzky, 1997). Several proposals have suggested that the hippocampus might be involved in complementary types of spatial processing such as path integration processing (Redish & Touretzky, 1997; Whishaw et al., 2001; Whishaw et al., 1997; Wolbers et al., 2007; Worsley et al., 2001). These models have underlined that the hippocampal structure is well-suited to underlie such spatial processing as it is interconnected to various structures allowing together to represent the body position: it receives input from systems assumed to represent head-direction (such as the retrosplenial cortex, and thalamus), and from systems processing self-motion, such as the human motion complex (Redish & Touretzky, 1997; S. I. Wiener & Taube, 2005). Finally, this interpretation is congruent with the observation that patients with hippocampal lesions suffer from path integration deficits in both linear and angular self-motion integration (Philbeck et al., 2004; Worsley et al., 2001).

The modulation by between-subject retrieval performance of a hippocampal-caudate cluster observed in the correlation analysis indicates a critical role for these structures for the subsequent task-resolution. During encoding, good egocentric-updating pointer in subsequent pointing showed stronger hippocampal-caudate activation than bad egocentric pointer. The hippocampal activity has been previously reported to correlate to accuracy of self-location or self-orientation, in a path integration task (Wolbers et al., 2007, using an egocentric pointing task) or during active navigation, (Hartley, Maguire, Spiers, & Burgess, 2003; Maguire, Burgess et al., 1998a). We therefore interpret this hippocampal activity in good memory performers as highlighting the importance of the right hippocampus for the overall egocentric updating process (orientation and location change).

In closing, our results refine previous findings on navigation in large-scale environments (Ekstrom et al., 2003; Hartley et al., 2003; Maguire, Burgess et al., 1998b) by suggesting that hippocampal activity should be extended to representing egocentric-updating. In keeping with existing models (Burgess, Becker et al., 2001; Buzsaki, 2005), we suggest that, during spatial encoding: 1) the retrosplenial cortex processes heading-direction; 2) the hippocampus processes egocentric-updating and combines it to landmark information to allow place computations. Such combination would allow correcting for accumulating

errors during egocentric-updating. The main result of the study was hence to establish a functional dissociation between the right hippocampus and the right retrosplenial cortex during egocentric encoding.

REFERENCES

Aguirre, G. K., & D'Esposito, M. (1999). Topographical disorientation: a synthesis and taxonomy. *Brain, 122 (Pt 9)*, 1613-1628.

Allen, G. L. (1999). Spatial abilities, cognitive maps, and wayfinding. *Wayfinding behavior: Cognitive mapping and other spatial processes*, 46–80.

Andersen, R. A., Essick, G. K., & Siegel, R. M. (1985). Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science, 230*(4724), 456-458.

Baumann, O., Chan, E., & Mattingley, J. B. (2010). Dissociable neural circuits for encoding and retrieval of object locations during active navigation in humans. *NeuroImage, 49*(3), 2816-2825.

Baumann, O., & Mattingley, J. B. (2010). Medial Parietal Cortex Encodes Perceived Heading Direction in Humans. *Journal of Neuroscience, 30*(39), 12897.

Bisiach, E., & Luzzatti, C. (1978). Unilateral neglect of representational space. *Cortex, 14*(1), 129-133.

Burgess, N. (2006). Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Trends in Cognitive Sciences, 10*(12), 551-557.

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 Transcript of the Royal Society 356*(1413), 1493-1503.

Burgess, N., Maguire, E. A., Spiers, H. J., & O'Keefe, J. (2001). A temporoparietal and prefrontal network for retrieving the spatial context of lifelike events. *Neuroimage, 14*(2), 439-453.

Burgess, N., Trinkler, I., King, J., Kennedy, A., & Cipolotti, L. (2006). Impaired allocentric spatial memory underlying topographical disorientation. *Review of Neuroscience, 17*(1-2), 239-251.

Buzsaki, G. (2005). Theta rhythm of navigation: link between path integration and landmark navigation, episodic and semantic memory. *Hippocampus, 15*(7), 827-840.

Cho, J., & Sharp, P. E. (2001). Head direction, place, and movement correlates for cells in the rat retrosplenial cortex. *Behavioral neuroscience, 115*(1), 3.

Chokron, S. (2003). Right parietal lesions, unilateral spatial neglect, and the egocentric frame of reference. *Neuroimage, 20 (1)*, 75-81.

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.

Ekstrom, A. D., Kahana, M. J., Caplan, J. B., Fields, T. A., Isham, E. A., Newman, E. L., et al. (2003). Cellular networks underlying human spatial navigation. *Nature, 425*(6954), 184-188.

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.

Fields, A. W., & Shelton, A. L. (2006). Individual skill differences and large-scale environmental learning. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 32*(3), 506-515.

Friston, K. J., Fletcher, P., Josephs, O., Holmes, A., Rugg, M. D., & Turner, R. (1998). Event-related fMRI: characterizing differential responses. *Neuroimage, 7*(1), 30-40.

Friston, K. J., Penny, W. D., & Glaser, D. E. (2005). Conjunction revisited. *Neuroimage, 25*(3), 661-667.

Galati, G., Lobel, E., Vallar, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (2000). The neural basis of egocentric and allocentric coding of space in humans: a functional magnetic resonance study. *Experimental Brain Research, 133*(2), 156-164.

Galati, G., Pelle, G., Berthoz, A., & Committeri, G. (2010). Multiple reference frames used by the human brain for spatial perception and memory. *Experimental Brain Research*, 1-12.

Hartley, T., Maguire, E. A., Spiers, H. J., & Burgess, N. (2003). The well-worn route and the path less traveled: distinct neural bases of route following and wayfinding in humans. *Neuron, 37*(5), 877-888.

Holdstock, J. S., Mayes, A. R., Cezayirli, E., Isaac, C. L., Aggleton, J. P., & Roberts, N. (2000). A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in a patient with selective hippocampal damage. *Neuropsychologia, 38*(4), 410-425.

Jahn, K., Deutschländer, A., Stephan, T., Strupp, M., Wiesmann, M., & Brandt, T. (2004). Brain activation patterns during imagined stance and locomotion in functional magnetic resonance imaging. *Neuroimage, 22*(4), 1722-1731.

Janzen, G., & Van Turennout, M. (2004). Selective neural representation of objects relevant for navigation. *Nature neuroscience, 7*(6), 673-677.

Janzen, G., Wagensveld, B., & Van Turennout, M. (2007). Neural representation of navigational relevance is rapidly induced and long lasting. *Cerebral Cortex, 17*(4), 975.

Janzen, G., & Weststeijn, C. G. (2007). Neural representation of object location and route direction: an event-related fMRI study. *Brain research, 1165*, 116-125.

Jeljeli, M., Strazielle, C., Caston, J., & Lalonde, R. (2003). Effects of ventrolateral-ventromedial thalamic lesions on motor coordination and spatial orientation in rats. *Neuroscience research, 47*(3), 309-316.

Johnson, M. R., Mitchell, K. J., Raye, C. L., D'Esposito, M., & Johnson, M. K. (2007). A brief thought can modulate activity in extrastriate visual areas: Top-down effects of refreshing just-seen visual stimuli. *Neuroimage, 37*(1), 290-299.

Kearns, M. J., Warren, W. H., Duchon, A. P., & Tarr, M. J. (2002). Path integration from optic flow and body senses in a homing task. *Perception, 31*(3), 348-374.

Klatzky, R. L., Loomis, J. M., Beall, A. C., Chance, S. S., & Golledge, R. G. (1998). Spatial updating of self-position and orientation during real, imagined, and virtual locomotion. *Psychological science, 9*(4), 293.

Lancaster, J. L., Woldorff, M. G., Parsons, L. M., Liotti, M., Freitas, C. S., Rainey, L., et al. (2000). Automated Talairach atlas labels for functional brain mapping. *Human brain mapping, 10*(3), 120-131.

Lee, T., Liu, H. L., Hung, K. N., Pu, J., Ng, Y., Mak, A. K. Y., et al. (2005). The cerebellum's involvement in the judgment of spatial orientation: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuropsychologia, 43*(13), 1870-1877.

Leutgeb, S., Ragozzino, K. E., & Mizumori, S. J. (2000). Convergence of head direction and place information in the CA1 region of hippocampus. *Neuroscience, 100*(1), 11-20.

Maguire, E. A. (2001). The retrosplenial contribution to human navigation: a review of lesion and neuroimaging findings. *Scandinavian Journal of Psychology, 42*(3), 225-238.

Maguire, E. A., Burgess, N., Donnett, J. G., Frackowiak, R. S., Frith, C. D., & O'Keefe, J. (1998a). Knowing where and getting there: a human navigation network. *Science, 280*(5365), 921-924.

Maguire, E. A., Burgess, N., Donnett, J. G., Frackowiak, R. S. J., Frith, C. D., & O'Keefe, J. (1998b). Knowing where and getting there: a human navigation network. *Science, 280*(5365), 921.

Maguire, E. A., Nannery, R., & Spiers, H. J. (2006). Navigation around London by a taxi driver with bilateral hippocampal lesions. *Brain, 129*(Pt 11), 2894-2907.

Mellet, E., Briscogne, S., Tzourio-Mazoyer, N., Ghaem, O., Petit, L., Zago, L., et al. (2000). Neural correlates of topographic mental exploration: the impact of route versus survey perspective learning. *Neuroimage, 12*(5), 588-600.

O'Keefe, J., & Burgess, N. (1996). Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. *Nature, 381*(6581), 425-428.

O'Keefe, J., Burgess, N., Donnett, J. G., Jeffery, K. J., & Maguire, E. A. (1998). Place cells, navigational accuracy, and the human hippocampus. *Philosophical Transcript of the Royal Society London B Biolological Science, 353*(1373), 1333-1340.

O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research, 34*(1), 171-175.

O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. London: Oxford University Press.

Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia, 9*(1), 97-113.

Philbeck, J. W., Behrmann, M., Levy, L., Potolicchio, S. J., & Caputy, A. J. (2004). Path integration deficits during linear locomotion after human medial temporal lobectomy. *Journal of Cognitive Neuroscience, 16*(4), 510-520.

Ranck, J. B. (1984). Head-direction cells in the deep cell layers of dorsal presubiculum in freely moving rats.

Redish, A. D., & Touretzky, D. S. (1997). Cognitive maps beyond the hippocampus. *Hippocampus, 7*(1), 15-35.

Riecke, B. E., Cunningham, D. W., & Bülthoff, H. H. (2007). Spatial updating in virtual reality: the sufficiency of visual information. *Psychological Research, 71*(3), 298-313.

Robertson, R. G., Rolls, E. T., Georges-François, P., & Panzeri, S. (1999). Head direction cells in the primate pre-subiculum. *Hippocampus, 9*(3), 206-219.

Sajonz, B., Kahnt, T., Margulies, D. S., Park, S. Q., Wittmann, A., Stoy, M., et al. (2010). Delineating self-referential processing from episodic memory retrieval: common and dissociable networks. *Neuroimage, 50*(4), 1606-1617.

Sharp, P. E., Blair, H. T., & Cho, J. (2001). The anatomical and computational basis of the rat head-direction cell signal. *Trends in Neurosciences, 24*(5), 289-294.

Shelton, A. L., & Gabrieli, J. D. (2002). Neural correlates of encoding space from route and survey perspectives. *Journal of Neuroscience, 22*(7), 2711-2717.

Shelton, A. L., & Gabrieli, J. D. (2004). Neural correlates of individual differences in spatial learning strategies. *Neuropsychology, 18*(3), 442-449.

Shelton, A. L., & McNamara, T. P. (2004a). Orientation and perspective dependence in route and survey learning. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 30*(1), 158-170.

Shelton, A. L., & McNamara, T. P. (2004b). Spatial memory and perspective taking. *Memory and Cognition, 32*(3), 416-426.

Shelton, A. L., & Pippitt, H. A. (2007). Fixed versus dynamic orientations in environmental learning from ground-level and aerial perspectives. *Psychological Research, 71*(3), 333-346.

Shrager, Y., Kirwan, C. B., & Squire, L. R. (2008). Neural basis of the cognitive map: path integration does not require hippocampus or entorhinal cortex. *Proceedings of the National Academy of Science U S A, 105*(33), 12034-12038.

Spiers, H. J., Burgess, N., Maguire, E. A., Baxendale, S. A., Hartley, T., Thompson, P. J., et al. (2001). Unilateral temporal lobectomy patients show lateralized topographical and episodic memory deficits in a virtual town. *Brain, 124*(Pt 12), 2476-2489.

Talairach, J., & Tournoux, P. (1988). Co-planar stereotaxic atlas of the human brain. 3-Dimensional Proportional System: an Approach to Cerebral Imaging. New York.

Taube, J. S. (1995). Head direction cells recorded in the anterior thalamic nuclei of freely moving rats. *Journal of Neuroscience, 15*(1), 70.

Taube, J. S. (1998). Head direction cells and the neurophysiological basis for a sense of direction. *Progress in Neurobiology, 55*(3), 225-256.

Valenstein, E., Bowers, D., Verfaellie, M., Heilman, K. M., Day, A., & Watson, R. T. (1987). Retrosplenial amnesia. *Brain, 110*(6), 1631.

Vallar, G., Lobel, E., Galati, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (1999). A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Experimental Brain Research, 124*(3), 281-286.

Vann, S. D., & Aggleton, J. P. (2004). Testing the importance of the retrosplenial guidance system: effects of different sized retrosplenial cortex lesions on heading direction and spatial working memory. *Behavioural brain research, 155*(1), 97-108.

Vann, S. D., Aggleton, J. P., & Maguire, E. A. (2009). What does the retrosplenial cortex do? *Nature Reviews Neuroscience*.

Whishaw, I. Q., Hines, D. J., & Wallace, D. G. (2001). Dead reckoning (path integration) requires the hippocampal formation: evidence from spontaneous exploration and spatial learning tasks in light (allothetic) and dark (idiothetic) tests. *Behavioral Brain Research, 127*(1-2), 49-69.

Whishaw, I. Q., McKenna, J. E., & Maaswinkel, H. (1997). Hippocampal lesions and path integration. *Current Opinion in Neurobiology, 7*(2), 228-234.

Wiener, S. I., & Taube, J. S. (2005). Head direction cells and the neural mechanisms of spatial orientation: The MIT press.

Wolbers, T., & Buchel, C. (2005). Dissociable retrosplenial and hippocampal contributions to successful formation of survey representations. *Journal of Neuroscience, 25*(13), 3333.

Wolbers, T., & Hegarty, M. (2010). What determines our navigational abilities? *Trends in Cognitive Sciences, 14*(3), 138-146.

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), 1223-1230.

Wolbers, T., Wiener, J. M., Mallot, H. A., & Buchel, C. (2007). Differential recruitment of the hippocampus, medial prefrontal cortex, and the human motion complex during path integration in humans. *Journal of Neuroscience, 27*(35), 9408-9416.

Worsley, C. L., Recce, M., Spiers, H. J., Marley, J., Polkey, C. E., & Morris, R. G. (2001). Path integration following temporal lobectomy in humans. *Neuropsychologia, 39*(5), 452-464.

Wraga, M., Creem-Regehr, S. H., & Proffitt, D. R. (2004). Spatial updating of virtual displays during self-and display rotation. *Memory & Cognition, 32*(3), 399.

Yasuda, Y., Watanabe, T., Tanaka, H., Tadashi, I., & Akiguchi, I. (1997). Amnesia following infarction in the right retrosplenial region. *Clinical neurology and neurosurgery, 99*(2), 102-105.

Yi, D. J., Turk-Browne, N. B., Flombaum, J. I., Kim, M. S., Scholl, B. J., & Chun, M. M. (2008). Spatiotemporal object continuity in human ventral visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Science U S A, 105*(26), 8840-8845.

Zaehle, T., Jordan, K., Wustenberg, T., Baudewig, J., Dechent, P., & Mast, F. W. (2007). The neural basis of the egocentric and allocentric spatial frame of reference. *Brain Research, 1137*(1), 92-103.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Tableau A-C : (A)-Activated regions for A spatial encoding activated when contrasting A versus C condition. (B)-Activated regions for EU spatial encoding activated when contrasting EU versus C condition. (C)-Activated regions for EHR spatial encoding activated when contrasting EHR versus C condition. The statistical significance threshold for individual voxels was set at uncorrected p< .001 (random-effect analysis) with a cluster extent of k≥10 voxels. The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned. Abbreviation : Allocentric (A), Egocentric-updating (EU), Egocentric with Head-Rotation (EHR), Control (C)

Main effects: Allocentric spatial encoding								
Contrasts	Cerebral activated regions	Side	BA	k	Talairach coordinates (x, y, z)			T value
[A> C]	*Occipital cortex*							
	Cuneus	L	BA 17	4128	-3	-93	2	20.98
	Temporal cortex							
	Hippocampus	R	-	117	18	-35	5	13.3
	Hippocampus	L	-	26	-36	-9	-11	7.14
	Parietal cortex							
	Superior Parietal Lobe	L	BA 7	88	-24	-58	67	7.38
	Inferior Parietal Lobule	L	BA 40	22	-42	-28	27	6.61
	Inferior Parietal Lobule	R	BA 40	47	36	-28	24	6.46
	Frontal cortex							
	Precentral Gyrus	L	BA 4	30	-53	-16	36	7.68
	Paracentral Lobule	L	BA 4	339	-18	-37	66	6.92
	Paracentral Lobule	L	BA 4	17	-21	-27	46	6.46
	Paracentral Lobule	R	BA 4	25	12	-24	50	5.67
	Cerebellic structures							
	Uvula	L, R	-	22	0	-63	-32	6.59
	Cerebellar Nodule	L	-	15	-6	-42	-30	4.97

Main effects: Egocentric updating spatial encoding								
Contrasts	Cerebral activated regions	Side	BA	k	Talairach coordinates (x, y, z)			T value
[EU > C]								
	Temporal cortex							
	Hippocampus	L	-	4086	-21	-35	5	12.43
	Parietal cortex							
	Superior Parietal Lobule	L	BA 7	83	-33	-58	58	9.59
	Superior Parietal Lobule	L	BA 7	37	-15	-40	73	8.89
	Inferior Parietal Lobule	R	BA 40	48	36	-28	24	8.91
	Cingulate Gyrus	L	BA 31	23	-21	-24	43	9.16
	Frontal cortex							
	Paracentral Lobule	R	BA 4	29	9	-31	69	6.15
	Paracentral Lobule	R	BA 4	22	15	-21	46	5.18
	Cerebellic structures							
	Uvula, Nodule, Cereb. Tonsile	L, R	-	35	0	-63	-32	6.62

Main effects: Egocentric with head-rotation spatial encoding								
Contrasts	Cerebral activated regions	Side	BA	k	Talairach coordinates (x, y, z)			T value
[EHR> C]								
	Occipital cortex							
	Cuneus	L	BA 17	5381	-9	-93	-1	17.32
	Parietal cortex							
	Precentral Gyrus	L	BA 4	12	-33	-9	55	4.83
	Postcentral Gyrus	R	BA 2, 3	31	36	-33	47	5.99
	Frontal cortex							
	Paracentral Lobule	L	BA 4	19	-9	-31	73	6.31
	Superior Frontal Gyrus	R	BA 6	48	24	0	64	6.27
	Cerebellic structures							
	Uvula, Nodule, Cereb. Tonsile	L, R	-	11	0	-63	-32	5.5

Étude 3: Interférence égocentrée sur la représentation allocentrée.

Article soumis pour publication dans ***Experimental Brain Research***

Effect of egocentric perception on an allocentric memory task

Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S.[1]

Laboratoire de Psychologie et Neurocognition [LPNC], CNRS UMR 5105 Université Pierre Mendès France Domaine Universitaire de St Martin d'Hères BP 47, 38040 Grenoble Cedex 9 France

ABSTRACT

Allocentric representations (i.e., code for object-to-object relations, independent of the observer) are known to influence egocentric representations (i.e., code for self-to-object relations) in perceptual tasks. Two experiments assessed the reverse effect: the influence of an egocentric perception on an allocentric memory task. Using a survey perspective, participants learned a spatial layout and performed an allocentric judgment of relative direction. The interaction of egocentric reference frame was manipulated by presenting different visuo-spatial context on the object used as referencing center in the allocentric judgment of relative direction task. In the first experiment male participants outperformed women on the allocentric spatial task and an interference effect of the egocentric perceptual background on the allocentric behavioral performance was observed only for women. Study 2 prevented men from using anticipation strategies and replicated the interference effect in both men and women. This study shows for the first time that perceptual egocentric information can bias performance on an allocentric memory task.

KEYWORDS: Allocentric Egocentric, Interaction, Perception, Memory, Judgment of Relative Direction (JRD).

INTRODUCTION

As people interact with surrounding objects, they store object-locations to subsequently act properly on these objects. However many circumstances lead us to mislocate an object in space. The behavioral patterns for both encoding and retrieval are informative about the nature of spatial memory. As such, storing new information often refines our representation of a layout. In contrast, retrieving a piece of information requires action on these representations. Many spatial memory studies have focused on encoding. Here we instead focused on the retrieval process and the role of perceptual information on stored representations. We propose to examine the interaction between spatial memory and spatial retrieval cues, and more precisely to examine the effect of interfering perceptual egocentric information on the retrieval of behavioral patterns in an allocentric spatial memory task.

To visually encode a spatial layout, and to store this information, at least two systems of representation may combine (Burgess, 2006; Galati et al., 2010): an egocentric representation, centered on the subject, and an allocentric one, centered on (and fixed to) the environment and coding for object-to-object relations [e.g.,6]. Regarding temporal aspects, several spatial memory models suggest that egocentric representations are suited for action and perception, while allocentric representations are more appropriate to underlie long-term storage. Regarding the type of processing, behavioral studies indicate that the reference frame used to perform a spatial task is highly dependent on encoding conditions (Shelton & McNamara, 2004a). In particular, Thorndyke and Hayes-Roth (1982) proposed that from a map, people acquire survey knowledge that encodes global spatial relations. This knowledge resides in memory in images that can be scanned and measured like a physical map (allocentric). From navigation, people acquire procedural knowledge of the routes connecting diverse locations (egocentric).

An important question arising from spatial memory models is whether and how ego- and allocentric information processing interact in general. Most experiments have studied the interaction between allocentric and egocentric spatial processing on a purely perceptual basis. Using intersensory integration, researchers have studied the interaction of visual allocentric information with the process of translating haptic egocentric information into an allocentric representation (Kaas, van Mier, Lataster, Fingal, & Sack, 2007). For example, in the haptic parallelity task (Kappers, 2004), participants are asked to rotate a test bar in such way that they feel it is parallel to a reference bar (located at a different location). Initial stages of haptic spatial processing are egocentric. Crucially, the concept of parrallelity is defined with respect to the environment, that is, with respect to an allocentric reference frame. Thus, participants are required to transform the egocentric spatial information into an allocentric reference frame to solve the task. This task usually results in a systematic deviation related to the interplay of the two reference frames (Kappers, 2003). In the Kappers study, the interplay between egocentric and allocentric referencing involved in the parrallelity task was studied in combination with non-informative vision (i.e., vision of the near space but without visual input directly relevant to the task) (Newport, Rabb, & Jackson, 2002). The study revealed that deviations in such tasks were still systematic but reduced in comparison with conditions in which no extra visual source of information was available. This effect has been interpreted as the consequence of an enhancement of the influence of the allocentric reference frame by supplementing the available information about the environment, and thus reducing biased due to egocentric referencing (Kappers, 2007). A second line of evidence is by a direct interaction between allocentric and egocentric representations in visual perception. This effect is known as the induced Roelofs effect (Bridgeman, Peery, & Anand, 1997): when the position of a target object that must be localized with respect to the body-midline (egocentric referencing task) and is projected on a large background shifted right or left with respect to the body midline (allocentric visual interference), systematic pointing errors are observed. The perceived object position is localized in the opposite direction of the frame. For example, a frame displayed to the left of a subject's center line will make a target inside the frame appear farther to the right than its actual position. This effect provides evidence of an influence of allocentric coordinates on egocentric perception. In this task however, no clear reverse effect has been observed: when having to report the allocentric position of the vertical bar, no influence of the task-

irrelevant egocentric placement of the vertical bar was observed (S. F. W. Neggers, Schölvinck, van der Lubbe, & Postma, 2005).

Several studies have reported a consistent influence of allocentric representations on egocentric representations (Kaas et al., 2007; Kappers, 2004, , 2007; S. F. W. Neggers et al., 2005). One perception study has reported an influence of egocentric information on exocentric judgments of visual displacements (Sterken, Postma, De Haan, & Dingemans, 1999). In one condition, participants were instructed to judge the displacement of a dot with respect to a surrounding circle: did the dot move relative to the circle between encoding and test? (allocentric judgment). When judging the location with respect to the circle, if the dot moved relative to the body midline (egocentric reference) participants performed at chance level, while they performed correctly the task if the dot was not moved relative to the body midline (egocentric). However, Neggers et al. (2005) did not observe such a reverse interaction effect in two experiments involving a static visual judgment task.

In the present study, we propose to investigate this type of interference: an interference of egocentric information on an allocentric representation. We ask if such interactions occur in the retrieval of allocentric information from memory. To that purpose, participants were asked to perform an allocentric object-location memory task. They encoded a spatial layout from a survey perspective, and were subsequently asked to perform a judgment of relative direction (JRD) between two objects of the environment using the map as a reference frame. This appeals only to allocentric processing due to the encoding mode and the experimental task that is to be performed. The interaction of egocentric reference frame was manipulated by presenting different visuo-spatial contexts for the object used as the referencing center in the allocentric JRD task, and by assessing the induced variations of accuracy in the allocentric referencing. We hypothesized that the presence of an egocentric visuo-spatial context on the object would interfere with the allocentric pointing task if the presented context is congruent with encoded spatial information. In this case the context could elicit a pointing response produced by the perceptual egocentric point of view. This response would be correct with respect to the egocentric reference but different from the correct response required in an allocentric reference. This would result in larger pointing errors when compared to pointing performance with no visuo-spatial context or with irrelevant visuo-spatial context.

EXPERIMENT 1

1 Materials and Methods

1.1 Participants

Fourty-two undergraduates (age range 17-30, mean age 23.5 SD 2.5) at the University Pierre-Mendès France (22 women and 22 men) participated in the experiment for course credit. They gave their written informed consent for the experiment and were debriefed on the purpose of the study. The study was approved by the local ethics committee.

1.2 Procedure

Participants underwent three phases: 1) familiarization to the environment, 2) training (12 trials, 4 in each condition), 3) experiment (42 trials, 14 in each condition), with a total duration of approximately 45 minutes. During the familiarization, participants saw two 60-s first-person perspective movies presenting the different objects of the experiment in the environment. For each movie, participants simply performed an attentional task in which they were asked to count the objects. The aim of this phase was to familiarize the participants with first-person views within the artificial type of environment used in the experiments. The spatial arrangement of objects and the path used were specific to this phase and were not duplicated in the experimental trials.

The training and the experiment phase were identical. Training was included to prevent learning effects from altering the results. Each training and experimental trials was composed of an encoding, and a test. Trials were separated by a 1s-fixation cross. The design of a trial is illustrated in Figure 32. During encoding, participants saw a 15s movie of the environment presented in a survey perspective, and were asked to encode the objects and their position in the environment. The spatial arrangement of objects and path were different for each movie. During the immediate test, participants saw a reference and target objects in a first-person perspective and had to perform an object-to-object judgment of relative direction (JRD) task on an oriented map. They were asked to point with a joystick the direction of a

'target' object relative to a 'reference' object. They had to be as accurate as possible, and to respond quickly.

The experimental design focused on the context for the 'reference' object and had three conditions: 'Spatial Interference Context' (SIC), 'No Context' (NC), 'Visual Control Context' (VCC) (see Figure 32). In the SIC condition, we provided environmental contextual information on the spatial location of the 'reference' object (i.e., position relative to environmental cues like walls and corners) in a first-person perspective. In this condition, the location of the object within the environment was correct with respect to the environment seen in the survey view. However crucially, the direction of pointing from the reference object to the target object in this first-person perspective does not match the correct direction of pointing in the map reference frame (see Figure 33). Solving the JRD task with such egocentric perspective on the 'reference' object would lead to interference resulting in pointing errors if this egocentric point of view play a role in the purely allocentric task. Two additional conditions provided a pointing errors baseline for the JRD task with no spatial interference. In the NC condition, the reference object was presented in a first-person perspective view on a brown background. In the VCC condition, the reference object was presented in a first-person perspective view with an environmental background but the spatial information was irrelevant to spatial encoding (e.g., the object was placed near a wall when it was presented far from this wall in the encoding phase). In this latter condition, a first-person perspective was provided, but as the layout did not match the actual layout learned from survey, it was irrelevant for the task. In both NC and VCC conditions no egocentric direction of pointing can be associated to the 'reference' object, no interference on the allocentric pointing in the map reference frame was thus expected.

The following section describes more precisely the encoding and test stimuli used in each trial: first, the movies presenting the 3D environments from a survey perspective, secondly, the stimuli used in the test (i.e., images presenting the 'target' and 'reference' objects).

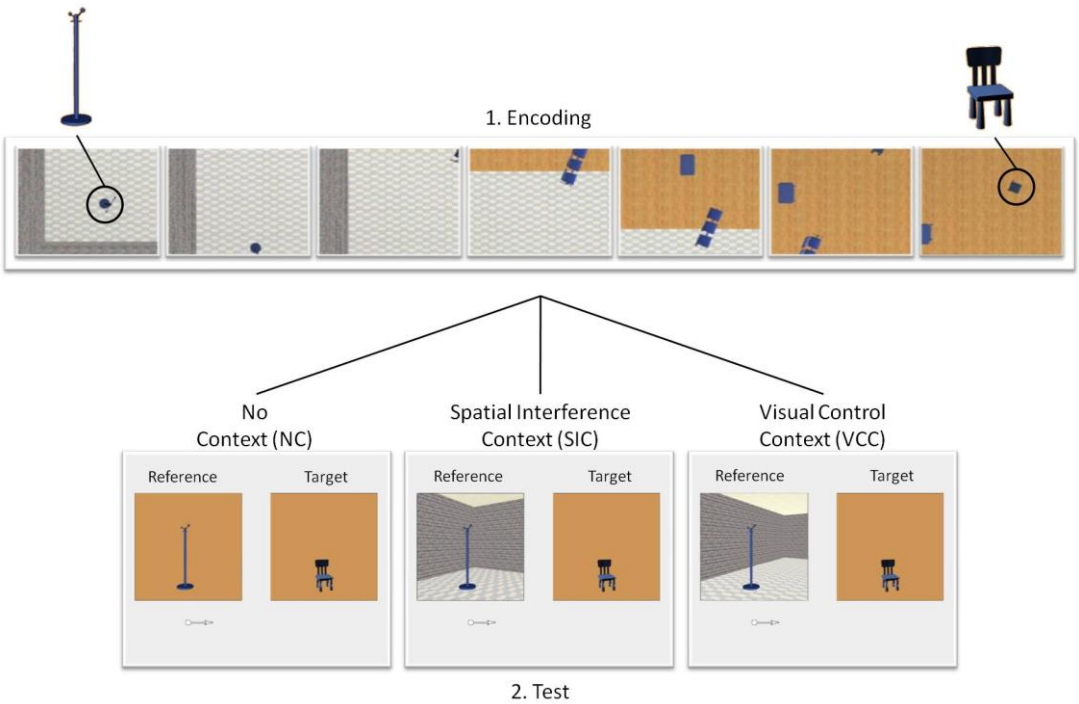


Figure 32: Procedure of experiment 1. The top part shows an example of a survey perspective movie presenting a reference (coat stand) and a target object (chair). The bottom part presents the spatial test: the judgment of the relative direction of the target (e.g., chair) from the reference object (e.g., coat stand) in the three experimental conditions: 1) No context; 2) Spatial Interference Context; 3) Visual Control Context.

1.2.1 Allocentric encoding: Survey object-location

Spatial environments were created using a Virtual Reality Markup Language (VRML). Visualizations used Cortona VRML Client software (http://www.cortona3d.com). Each virtual environment was a 9x9x3 m room with stone walls, tile flooring for the southern half and wooden flooring for the northern half. Nine pieces of house furniture were selected with the restrictions that they be visually distinct, easily recognizable from a survey and route perspective, fit within 1m², and have an intrinsic orientation (i.e., their front left, right and left are identifiable, Figure 33). All objects were colored in dark blue to avoid memorization strategies on the basis of objects color. Objects were distributed pseudo-randomly around the room, in order to avoid similar configurations between trials or particular configurations (e.g., circles, squares, lines...). Their position as well as their orientation was thus systematically changed across environments. A VRML-Prime in-house software was created (http://webu2.upmf-grenoble.fr/LPNC/membre_eric_guinet) in order to allow a navigation within the environment and to concurrently record navigation coordinates. Movies were recorded from a bird's eye (survey) perspective, looking straight down, with 15% of the environment visible at any moment and showed a camera movement within the environment lasting 15s, with on average four changes in direction. Four objects were presented in the landmark sequence of each movie.

To maximize the use of a map and allocentric representation the reference and target object did not appear together on any visual snapshot of the movie. To assess the longer enduring representation, the reference object was systematically seen before the target object (i.e., in the first, or second position) in the encoding presentation. In fact, when the pointing question appeared, the location of the reference object had to be remembered from approximately 15s before.

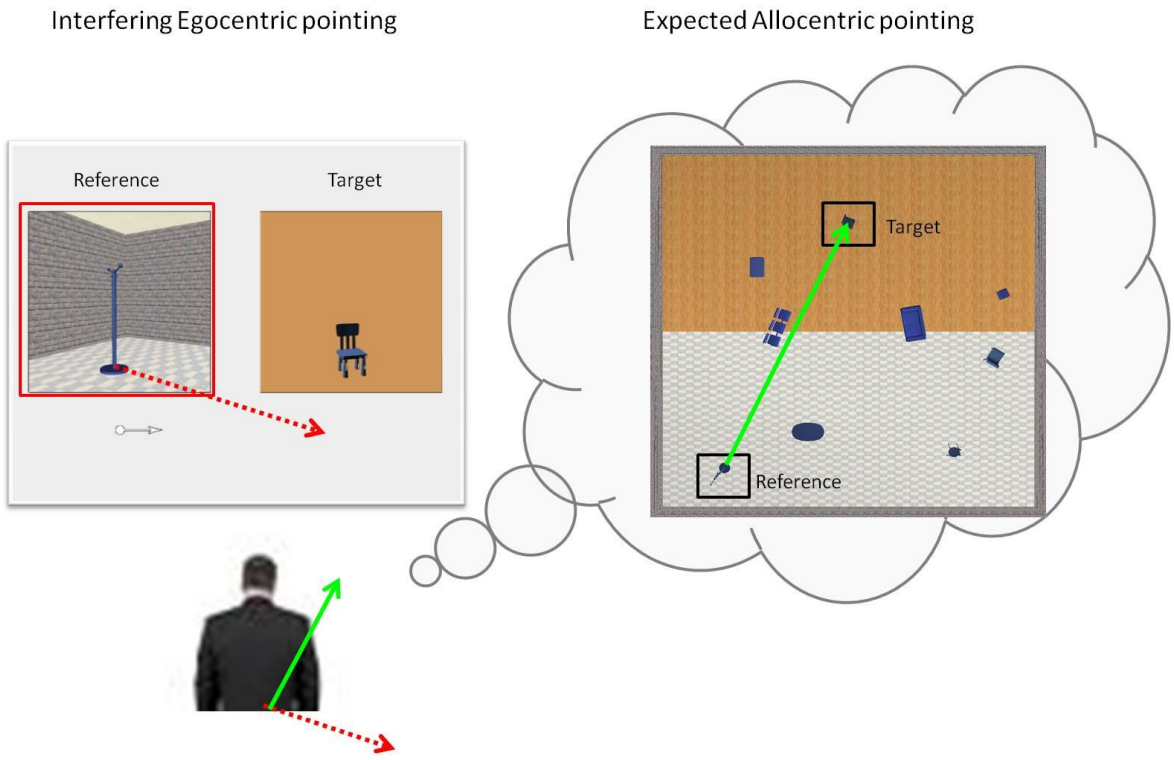


Figure 33: Presentation of the spatial interference context condition: On the left side, the test images are shown. The target egocentric pointing which might interfere is depicted by a dotted arrow both on the reference object. On the right side, the spatial memory representation of participants is depicted on a map representation. The expected reference-to-target pointing is depicted by the unbroken line.

1.2.2 Allocentric test of object-location: JRD pointing task

Two objects from each of the encoding movies were selected to be 'target' objects and 'reference' objects. The target objects are presented on the right of the device display, from a first-person perspective, and on a brown background. The reference targets are presented on the left of the device display, from a first-person perspective; three types of contextual background are built for each reference object according to the SIC, NC and VCC conditions (see above, procedure)

The type of contextual background for a reference object was counterbalanced across sub-groups (each sub-group was assigned with the same 42 trials but in different experimental conditions). Participants were randomly assigned to each experimental sub-group. Trials from different conditions were presented in a random and interleaved order.

2 Results

Mean angular error of pointing was computed for each participant in each condition (See Table 6). All participants but two, performed the task with no difficulty, as reflected by the average angle error size of 23.99° (SD= 13.25°). These two participants (1 female) were excluded from the data, as their average error angle was above 51° (i.e., 2 SD above the sample average).

An Analysis of Variance (ANOVA) was conducted on the angle error size with spatial context as a within-subject factor ('Spatial Interference Context', No Context', 'Visual Control Context') and gender as a between-subjects factor. Table 6 shows the average angle error size and standard error (SE) as a function of the type of spatial context in the test, and according to gender. The main effect of gender was significant, $F(1, 42) = 8.6$, MSE= 266.66, $p = .005$, with men (M=19.8, SE=1.5) performing more accurately than women (M=28.2, SE=2.4) overall. The main effect of spatial context was not significant, $F<1$, but the interaction between gender and the spatial context was significant, $F(2, 84) = 3.5$, MSE= 103.86, $p = .03$. Planned comparisons revealed that only women presented the expected pattern of results: errors in the SIC condition (M=32.4, SE=3.8) were significantly larger, $F(1, 42) = 4.5$, MSE= 112.2, $p = .03$, than errors in the NC or VCC conditions (M=26.0, SE=3.5), whereas the NC condition (M=25.6, SE=2.7) and VCC condition (M=26.4, SE=3.0) did not differ ($F<1$). No comparisons were significant in males ($F<1$).

Reaction times were recorded and analyzed in order to check for a speed-accuracy tradeoff. Mean reaction time was 4.5 s (SD=1.3). No gender, spatial context or interaction effects were observed (*Fs*<1).

3 Discussion

Behavioral performance in an allocentric judgment of relative directions (i.e., object-to-object relations on an oriented map) was assessed after a survey perspective encoding of an environment. The experiment was designed to manipulate the presence of interfering egocentric spatial information. To that purpose the reference object of the JRD task was presented from a first person perspective with three types of contextual information: 1) the correct egocentric visual context (SIC), 2) an incorrect egocentric visual context (VCC), 3) a brown background (NC).

The results indicate that the correct egocentric visuo-spatial context interferes with allocentric spatial processing but only in women: they showed less accurate pointing performance in the allocentric JRD task when disturbed by the presentation of an egocentric visuo-spatial context for the reference object (SIC), compared to JRD pointing without visuo-spatial context (NC) or with an incorrect egocentric visuo-spatial context (VCC). This suggests that, at least for women, the correct egocentric context induces an egocentric direction response that interferes with the allocentric direction response that has to be performed in the reference given by the map. The visual egocentric input was combined with the allocentrically encoded information when it was relevant to the task. Crucially, this interference effect cannot be attributed to purely visual disturbance as visually similar information from the VCC condition did not interfere with the allocentric JRD task. During post experimental interviews occurring just after each individual session, no participant reported noticing a difference between the VCC and SIC conditions. More surprisingly, none of them noticed the presence of different types of visual backgrounds (With contextual elements *vs* brown background). This is presumably linked to the high focus given to the fact that the reference object was presented on the right and the target on the left of the display during the training phase. This emphasis has proved to be necessary from pilot experiments in which reverse pointings were often made by participants. Whatever the source of the inability to notice differences in background, it indicates that the effect of background variations was involuntary ones.

Table 6: Presentation of the spatial interference context condition: On the left side, the test images are shown. The target egocentric pointing which might interfere is depicted by a dotted arrow both on the reference object. On the right side, the spatial memory representation of participants is depicted on a map representation. The expected reference-to-target pointing is depicted by the unbroken line.

Experiment 1: Average Absolute Error Angle in Degrees

	Gender		
Reference Object Background	*Women*	*Men*	*Total*
Spatial Interference Context (SIC)	32.1 *(4.2)*	18.8 *(2.1)*	25.6 *(2.6)*
No Context (NC)	22.4 *(2.9)*	21.6 *(2.6)*	22.1 *(1.9)*
Visual Control Context (VCC)	23.6 *(3.2)*	22.9 *(4.25)*	23.3 *(2.6)*

In women, it appears that the visual egocentric input was combined with the allocentric encoded information when it was potentially relevant for the task. Crucially, this interference effect cannot be attributed to purely visual disturbance as visually similar information from the VCC condition did not interfere with the allocentric JRD task. This control insures that it is the egocentric spatial component of the background which led to this interference effect. To our knowledge, this is the first evidence that egocentric information interferes with an allocentric location memory task. It complements the evidence already observed with a visual displacement judgment task (Sterken et al., 1999)

Nevertheless, in this experiment the effect seems to be gender-related, as we did not observe it in men. Are there gender differences which might explain why egocentric processing does not interfere with allocentric processing of space in men? One hypothesis is that men are less dependent to egocentric spatial processing than women. For example, in the haptic parrallelity task, in which egocentric and allocentric information are combined, males on average show a weaker egocentric reference frame bias than females (Kappers, 2003; Zuidhoek, Kappers, & Postma, 2007). This result has been interpreted as reflecting how allocentric and egocentric information are weighted on a continuum (Kappers, 2007). However, such an interpretation in terms of a continuum would predict a weaker effect in men than women rather than an absence of interference in men. One alternative interpretation is that this first experiment failed to find evidence of an interference effect in men due to their good performance. In fact, a large gender effect on the overall allocentric JRD pointing performance was observed, revealing better performance of men (i.e., on average men made only a 20 degree error angle in pointing) compared to women. Such a gender effect in object-location memory tasks has been previously reported with males outperforming women on large-scale space, and a reverse pattern being observed in peri-personal space or when relying on object identity (De Goede & Postma, 2008; Postma, Izendoorn, & De Haan, 1998; Voyer, Postma, Brake, & Imperato-McGinley, 2007). Given the easiness of the task for men, we can presume that the interference of egocentric processing was not strong enough to alter their performance. However, this observed easiness could be linked to the intervention of a strategic process for men. In this experiment the reference object was systematically seen before the target object, in the first, or second position in the encoding presentation and the target and the reference object were not visible in the same snapshot. If we consider the whole experiment this may facilitate the test by reducing the potential number of targets if the participant notices this systematicity as the experiment progresses. Due to the reduced number of possibilities it was even possible to prepare the potential responses during the survey

encoding. In the following experiment we tried to overcome this strategy by presenting filler trials that do not present this systematicity. The analysis was performed on the same trials as in experiment one and all the other characteristic of the procedure were unchanged. In this second experiment we thus expected a higher level of pointing errors if the facilitating strategy is not engaged, and potentially an effect of egocentric visual context for both genders.

EXPERIMENT 2

1 Materials and Methods

1.1 Participants

Thirty undergraduates (age range 17-30, mean age 23.5 SD 2.5) at the University Pierre-Mendès France (15 women and 15 men) participated in the experiment for course credit. They gave their written informed consent for the experiment and were debriefed on the purpose of the study. The study was approved by the local ethics committee.

1.2 Procedure and stimuli

The procedure is identical to the previous experiment. However, 18 supplementary trials were designed that include both reference object and source objects presented in the same snapshot of the survey movie and reference object being the last object seen in the movie. These trials do not present a real interest by themselves, as for example responses for two objects seen on the same snapshot can be performed from pure visual memory without the need to use an allocentric representation of the whole environment. But it allowed the reduction of potential directional expectations on which objects will be tested later. These 18 supplementary trials thus do not present a particular difficulty by themselves, but when considering the whole experiment this modification results in 12 object-object testing possibilities in Experiment 2, when only 4 where possible in Experiment 1. A total of 42 trials were thus presented: 24 trials randomly selected from the previous experiment and 18 supplementary trials, randomly interleaved. Crucially, all analyses were run on the trials selected from the first experiment.

2 Results

Mean angular error of pointing was computed for each participant in each condition (See Table 7). First of all, a control analysis for the relative level of error on the same trials between experiments was run. An ANOVA conducted on the average pointing performance of participants with the study (1 and 2) as between-subject factor revealed a main effect of the study, $F(1, 70) = 3.6$, $MSE = 186.91$, $p = .07$, with fewer errors in the first (M= 23.99°, SE= 2°), than in the second study (M=38.13, SE= 2.88). Two participants (1 female) were excluded from the data, as their average error angle was above 69° (i.e., 2 SD above the sample average). Table 7 presents average angle error size and standard errors according to the type of spatial context in the test, and according to gender.

An ANOVA conducted on the angle error size with spatial context as a within-subject factor (‘Spatial Interference Context’, No Context’, ‘Visual Control Context’) and gender as a between-subjects factor, revealed a main effect of spatial context, $F(2, 56) = 3.9$, $MSE = 275.6$, $p = .02$.

Planned comparisons revealed that: errors in the SIC condition (M=50.6, SE=5.2) were significantly, $F(1, 28) = 9.4$, $MSE = 227.4$, $p = .004$, larger than errors in the NC or VCC conditions (M=40.3, SE=5.3), whereas the NC condition (M=40.2, SE=5.6) and VCC condition (M=40.4, SE=5.2) did not differ ($F<1$). The main effect of gender was not significant, $F<1$, nor the interaction between gender and spatial context, $F<1$.

Reaction times were recorded and analyzed in order to check for speed-accuracy tradeoff. Mean reaction time was 3.6 s (SD=1.2) and no gender [$F(1, 28) = 1.4$, $MSE = 4.24.10^6$, $p = .24$.], spatial context ($F<1$) or interaction effect were observed ($F<1$).

3 Discussion

Crucially, and as expected, when males could not rely on anticipating strategies, we observed a significant interference effect of egocentric information on an Allocentric JRD task both in men and in women.

The allocentric JRD task was designed to test the same spatial task as in experiment one in a procedure including filler trials aimed at reducing the intervention of potential facilitating stategies. As expected, larger pointing errors were made in the JRD task of Experiment 2. Presumably, in the first experiment, male might have heavily relied on anticipating strategies (during the survey encoding phase) which might explain both their superior performance, and the absence of an interference effect.

Table 7: Average absolute error angle in degrees in the JRD pointing task according to reference object condition: 1) No context; 2) Visual Control Context; 3) Spatial Interference Context, and to gender (men, Women, and Total are displayed).

Experiment 2: Average Absolute Error Angle in Degrees

Reference Object Background	Gender: *Women*	Gender: *Men*	*Total*
Spatial Interference Context (SIC)	48.3 *(6.0)*	53.0 *(8.7)*	50.6 *(5.2)*
No Context (NC)	39.8 *(7.3)*	40.6 *(8.6)*	40.2 *(5.6)*
Visual Control Context (VCC)	41.1 *(5.7)*	39.6 *(8.9)*	40.4 *(5.2)*

GENERAL DISCUSSION

Two experiments were conducted to investigate whether egocentric visuo-spatial context information for a reference object might interfere with allocentric information in a JRD pointing task. In Experiment 1, an interference of egocentric visuo-spatial context was observed only in women. The experiment also revealed a large gender difference, and a spatial condition × gender interaction: males outperformed women, and presented no performance difference with or without visuo-spatial egocentric context information on the reference object. Since the absence of an interference effect in Experiment 1 could be explained by males' use of anticipating strategies to solve the task and thus cause their relatively high pointing performance, the probability of occurrence of such strategies was reduced in a second experiment. Again, the egocentric interference effect was observed in women. Crucially, the effect was also found in men, with no gender effect arising in this study. The results from the second experiment and the inter-experiment results suggest that the gender effect observed in the first experiment might have indeed reflected anticipating strategies used more frequently by men to solve the task.

We thus found an overall interference effect of egocentric context information on allocentric information in the first experiment only in women and in the second experiment both in men and women. This effect appears unvoluntary as participants never noticed the background change. Moreover, this interference effect was not due to visual information interference because the control visual condition did not induce such interference with the allocentric tasks in either experiment.

The foregoing results therefore support an influence of of egocentric spatial representations on allocentric spatial memory representations. Previous studies consistently reported an influence in the opposite direction, that is allocentric on egocentric (Kaas et al., 2007; Kappers, 2004, , 2007; S. F. W. Neggers et al., 2005). The present study provides for the first time evidence of an interference of egocentric perceptual information with allocentric memorized spatial information. This effect is crucial for models of spatial processing which have described how egocentric and allocentric representations might combine in spatial memory and how they can be used for long-term and short-term memory. In these models, it is proposed that a translation mechanism transforms allocentric representations into egocentric representations, and vice versa (Burgess, Maguire et al., 2001; Postma et al., 2008). Allocentric representation would underlie long-term memory in the medio-temporal lobe, while egocentric representation would underlie perception and action and short-term memory maintenance within the parietal lobe (Burgess, 2006, , 2008; Burgess, Becker et al., 2001). Within this theoretical framework, to solve the allocentric spatial localization task of the test phase, 1) the allocentric representation stored could be projected into an 'imaginary' egocentric perspective for object identification before

2) translating it back into an allocentric representation to get the directional information. The egocentric information would interfere only if the 'imaginary' egocentric perspective and the 'perceived' egocentric perspective matched. Representations are said to be matched if each representation is capable of transformation and to fit into the other representation. It does not interfere with no perceived egocentric contextual information or with a mismatch between 'perceived' and 'imagined' perspectives, as no pointing egocentric response would be elicited in such case.

Previous studies on navigation have also indicated that allocentric memory knowledge might positively influence egocentric tasks: for example, in an egocentric path integration task, if participants are asked to return to the origin in total darkness, prior visual knowledge of the environment will improve performance (Philbeck, Klatzky, Behrmann, Loomis, & Goodridge, 2001). By contrast, a study reported an absence of negative interference effect of allocentric knowledge on egocentric spatial information: Lafon, Vidal, and Berthoz (2009) showed to their participants a map of a path (allocentric), which was either correct or distorted (consistent shrinking or growing), and then asked them to walk and memorize the path while blindfolded. During the path production, participants were asked to produce an egocentric pointing (homing task). No interference of allocentric knowledge was observed (Lafon, Vidal, & Berthoz, 2009). However, in that case the allocentric information did not match the egocentric spatial information (when transformed). The negative interference was indeed supposed to be produced by this mismatch. We suggest that an interference of allocentric information on an egocentric task might also be observed if the two sources of spatial information were matched as was the case in our study.

Thus, the interaction between perceptual and memory information could occur only if the spatial information is matched and can thus be combined to perform the task. Byrne et al. (2007), have proposed that the contents of their so-called "parietal window" used to provide a behavioral response would be generated based upon some combination of information from the senses (dorsal visual stream, for example) and from allocentric long-term spatial memory. Our results are in agreement with this proposition, and further suggest that such interefernce can only occur if egocentric and allocentric informations are matched. In fact, we also did not observe an interference effect when the presented visual context information did not match the allocentric spatial memory information.

In sum, this study has confirmed findings of an interference effect of egocentric representation on allocentric one which was previously obtained only in a visual displacement task (Sterken et al., 1999). What is new is that this effect occurs in an interaction between egocentric perception and an allocentric memory task. Furthermore, to observe an interaction between egocentric and allocentric spatial information, our results suggest that the spatial information from both representations must be matched (i.e., each representation must capable of transformation into the other representation). This result is in agreement with the transformation mechanism proposed by the Burgess model (Burgess, 2006, 2008; Burgess et al., 2001) and indicates a tight interconnection between egocentric and allocentric representations during a memory location task.

REFERENCES

Bridgeman, B., Peery, S. and Anand, S., Interaction of cognitive and sensorimotor maps of visual space, Perception & Psychophysics, 59 (1997) 456.

Burgess, N., Spatial cognition and the brain, Annals of the New York Academy of Sciences, 1124 (2008) 77-97.

Burgess, N., Spatial memory: how egocentric and allocentric combine, Trends in Cognitive Sciences, 10 (2006) 551-7.

Burgess, N., Becker, S., King, J.A. and O'Keefe, J., Memory for events and their spatial context: models and experiments, Philosophical Transcript of the Royal Society 356 (2001) 1493-503.

Burgess, N., Maguire, E.A., Spiers, H.J. and O'Keefe, J., A temporoparietal and prefrontal network for retrieving the spatial context of lifelike events, Neuroimage, 14 (2001) 439-53.

De Goede, M. and Postma, A., Gender differences in memory for objects and their locations: A study on automatic versus controlled encoding and retrieval contexts., Brain and Cognition, 66 (2008) 232-242.

Galati, G., Pelle, G., Berthoz, A. and Committeri, G., Multiple reference frames used by the human brain for

spatial perception and memory, Experimental Brain Research (2010) 1-12.

Goodale, M.A. and Keith Humphrey, G., The objects of action and perception, Cognition, 67 (1998) 181-207.

Kaas, A.L., van Mier, H.I., Lataster, J., Fingal, M. and Sack, A.T., The effect of visuo-haptic congruency on haptic spatial matching, Experimental Brain Research, 183 (2007) 75-85.

Kappers, A.M.L., The contributions of egocentric and allocentric reference frames in haptic spatial tasks, Acta psychologica, 117 (2004) 333-340.

Kappers, A.M.L., Haptic Space Processing-Allocentric and Egocentric Reference Frames, Canadian Journal of Experimental Psychology, 61 (2007) 208-218.

Kappers, A.M.L., Large systematic deviations in a bimanual parallelity task: further analysis of contributing factors, Acta psychologica, 114 (2003) 131-145.

Lafon, M., Vidal, M. and Berthoz, A., Selective influence of prior allocentric knowledge on the kinesthetic learning of a path, Experimental brain research, 194 (2009) 541-552.

Neggers, S.F.W., Schölvinck, M.L., van der Lubbe, R.H.J. and Postma, A., Quantifying the interactions between allo-and egocentric representations of space, Acta psychologica, 118 (2005) 25-45.

Newport, R., Rabb, B. and Jackson, S.R., Noninformative vision improves haptic spatial perception, Current Biology, 12 (2002) 1661-1664.

Philbeck, J.W., Klatzky, R.L., Behrmann, M., Loomis, J.M. and Goodridge, J., Active control of locomotion facilitates nonvisual navigation, Journal of experimental psychology human perception and performance, 27 (2001) 141-153.

Postma, A., Izendoorn, R. and De Haan, E.H.F., Sex differences in object location memory, Brain and Cognition, 36 (1998) 334-345.

Postma, A., Kessels, R.P. and van Asselen, M., How the brain remembers and forgets where things are: the neurocognition of object-location memory, Neurosci Biobehav Rev, 32 (2008) 1339-45.

Shelton, A.L. and McNamara, T.P., Orientation and perspective dependence in route and survey learning, Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 30 (2004) 158-70.

Sterken, Y., Postma, A., De Haan, E.H.F. and Dingemans, A., Egocentric and exocentric spatial judgements of visual displacement, The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A, 52 (1999) 1047-1055.

Thorndyke, P.W. and Hayes-Roth, B., Differences in spatial knowledge acquired from maps and navigation* 1, Cognitive psychology, 14 (1982) 560-589.

Voyer, D., Postma, A., Brake, B. and Imperato-McGinley, J., Gender differences in object location memory: A meta-analysis, Psychonomic bulletin & review, 14 (2007) 23.

Zuidhoek, S., Kappers, A.M.L. and Postma, A., Haptic orientation perception: sex differences and lateralization of functions, Neuropsychologia, 45 (2007) 332-341.

Chapitre 6.
Arguments neuropsychologiques d'un lien fonctionnel.

Etude 4: MR, étude d'un cas d'amnésie acquise présentant un déficit du traitement égocentré mis à jour et une préservation allocentré.

Article accepté dans ***Hippocampus***

Spatial Deficits in an Amnesic patient with Hippocampal Damage: Questioning the Multiple Trace Theory.

Gomez, A. [1*], Rousset, S. [1], Charnallet, A[1, 2].

[1] Laboratoire de Psychologie et NeuroCognition, CNRS - UMR 5105,

Université Pierre Mendès-France, BP 47, 38040 Grenoble Cedex 09, France

[2] CMRR & Neuropsychologie. Pôle de psychiatrie et Neurologie

CHU de Grenoble, BP 217, 38043 Grenoble Cedex 09

ABSTRACT

Medio-temporal lobe structures are involved both in spatial memory and long-term memory. Patient M.R. suffers from amnesia, due to bilateral hippocampal lesion and temporo-parietal atrophy following carbon monoxide poisoning. We compared his performance in immediate spatial memory tasks with the performance of ten healthy matched participants. Using an immediate reproduction of path, we observed a dissociation between his performance in three allocentric tasks and in five egocentric-updating tasks. He was always impaired on tasks requiring the use of an egocentric-updating representation but remained preserved on allocentric tasks. These results fit with the hypothesis that the hippocampus plays a role in spatial memory, but they also suggest that allocentric deficits previously observed in amnesia might actually reflect deficits in egocentric-updating processes. Furthermore, the co-occurrence of deficit in episodic long-term memory and short-term egocentric-updating representation without short-term allocentric deficit suggest a new link between the mnemonic and navigational role of the hippocampus. The Cognitive Map theory, the Multiple Trace theory, as well as further models linking spatial and non-spatial functions of the hippocampus are discussed.

KEYWORDS: Navigation, Allocentric, Spatial memory, Episodic memory.

INTRODUCTION

Hippocampal lesion is a key feature of the amnesic syndrome (Scoville & Milner, 1957). Delayed recall is predictably impaired among patients with hippocampal damage (For a review, see Spiers, Maguire et al., 2001). Thus, the hippocampus is assumed to be of critical importance for long-term memory and especially for episodic memory, this ability to consciously remember events and their unique spatiotemporal context.

Depending on hippocampal lesions, deficits have also been reported in spatial navigation (e.g. Burgess, Maguire, & O'Keefe, 2002b). Although hippocampal involvement in spatial tasks is not controversial, its precise spatial function, as well as its relationship to episodic memory, remains debated (Burgess, 2002; Lipton & Eichenbaum, 2008; Squire & Zola-Morgan, 1991; Worsley et al., 2001). This present article gets out the results of a patient with hippocampal damage suffering from spatial deficits questioning the "Cognitive Map" theory (O'Keefe & Nadel, 1978). Our results support the hypothesis that self-motion information integration might be disrupted in amnesic syndrome, rather than allocentric representation (i.e., object-to-object relations).

Multiple Trace Theory (MTT, Damasio, 1989; Nadel & Moscovitch, 1998; Squire & Zola-Morgan, 1991; Teyler & DiScenna, 1986; Teyler & Rudy, 2007) assumed a functional relation between two kinds of memory, episodic memory and spatial memory, being under the control of the hippocampal formation. The well-known Cognitive Map theory (CMT, Nadel & Moscovitch, 1998) has progressively changed into this MTT hypothesis. Following this former theory, allocentric spatial map (i.e., a representation encoding relations between objects, independent of the observer's position) is stored in the hippocampus (O'Keefe & Nadel, 1978). This hypothesis raised from the discovery of "place cells" in the hippocampus of freely moving rats (O'Keefe & Dostrovsky, 1971). In the MTT, Nadel and Moscovitch (1998) extended this idea to episodic memory. They argued that recalling an event requires a contextual hippocampal "trace" access. More precisely, this theory states that hippocampus provides a spatial scaffold, binding all the neocortical representations related to each episode. This spatial scaffold is presumed to arise from allocentric spatial encoding.

Numerous studies have reported a co-occurrence between impairments of topographical and episodic memory following hippocampal lesions (e.g. Burgess, 2006; Holdstock et al., 2000; Hort et al., 2007; King, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2002; Spiers, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2001; Spiers et al., 2001). However, few studies clearly investigated the underlying nature (e.g. allocentric or egocentric) of the spatial deficits related to episodic memory impairments after hippocampal lesions (Holdstock et al., 2000; King et al., 2002; King et al., 2004). Usually, allocentric representations are opposed to static or iconic-egocentric representations which are considered as indequate for long-term memory storage, due to permanent modifications in the subject's localisation and orientation. In contrast, allocentric representations are independent of subject's movement. They are thus considered as being more stable (Burgess, Becker, King, & O'Keefe, 2001) and, therefore, suitable for long-term memory storage. A few available studies (Holdstock et al., 2000; King et al., 2002; King et al., 2004) seem to confirm this point of view. These experimental investigations compare patients with hippocampal lesions with a control group in an iconic-egocentric condition (i.e., a visual pattern matching task) and a shifted-view condition (i.e., a matching task between two snapshots of the identical environment but seen from a different perspective). As a whole, these results indicate that amnesic patients have relatively preserved performances in the first condition and impaired ones in the latter. This functional dissociation observed in amnesia raises the hypothesis that episodic memory relies on spatial processes involved in shifted-view conditions, rather than in iconic-egocentric ones.

However, spatial memory cannot be limited to either allocentric or iconic-egocentric processes (Avraamides & Kelly, 2008; van Asselen, Van der Lubbe, & Postma, 2006; Waller, Lippa, & Richardson, 2008). In the previous studies, the shifted-view condition can be concurrently solved using two types of process: an allocentric process or an egocentric-updating one. Indeed, participants

might have represented space in an allocentric framework, with no reference to their initial point of view in order to succeed. Nevertheless, they also could have mentally simulated an update of their egocentric representation due to their viewpoint rotation, as the authors acknowledged (King et al., 2004). Thus, if the aforementioned studies suggest that iconic-egocentric processing of space is not suitable for episodic memory, two possible types of spatial processing still remain: a) an allocentric processing (i.e., code for static object-to-object relations) as proposed by the MTT model or b) an egocentric processing with self-motion (i.e., code for self-to-environment relations in a dynamic fashion, Farrell & Robertson, 1998). The latter has also been suggested to be linked with episodic memory (Gomez, Rousset, & Baciu, 2009; Gomez et al., in press; Gomez et al., resubmitted).

Egocentric-updating representation might be related to "path integration" process (Wishaw, Cassel, & Jarrard, 1995) as it also operates using idiothetic cues (i.e., self motion cues). More precisely, egocentric-updating representation would primarily rely on idiothetic information (i.e., self motion cues), even if inputs from allothetic information (i.e., sensorial information extracted from stable stimuli) might also contribute to the formed representation. Egocentric-updating representation is best described as a dynamic self-to-environment relation during navigation, elaborated from continuous vestibular, proprioceptive, and visual inputs. Moreover, contrary to allocentric representations, egocentric-updating information is centered on the subject and might be classified as an egocentric reference frame. From a neuroanatomical point of view, this process could involve areas of the parietal cortex, usually associated with egocentric space processing (Chokron, 2003; Nitz, 2009) and the hippocampal formation (McNaughton et al., 2006; McNaughton, Chen, & Markus, 1991). Three studies (Bures, Fenton, Kaminsky, Wesierska, & Zahalka, 1998; Philbeck et al., 2004; Worsley et al., 2001) have already reported evidences of pure path integration deficits among patients with hippocampal lesions.

Allocentric and egocentric-updating processes could be linked by a hierarchical dependence which could make their proper evaluation more complicated. For instance, it has been proposed that path integration process would be responsible for assembling space fragments into a larger map of an entire area, thus underlying the elaboration of a cognitive map (Etienne & Jeffery, 2004; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980). This leads to predict that some deficits in allocentric representations could be due to problems in the preliminary egocentric-updating processes, rather than to an allocentric deficit *per se*. Thus, in order to distinguish allocentric level deficits from egocentric-updating level deficits, allocentric representation evaluations need to be more specific. Pure allocentric representations could be assessed in situations where the representation can be constructed on the sole basis of allothetic informations, with no need to integrate beforehand idiothetic information.

By testing M.R, an amnesic patient, on his ability to process allocentric or egocentric-updating spatial information we aim to confront 1) a possible role of egocentric-updating representation for episodic memory (Gomez et al., 2009; Gomez et al., in press; Gomez et al., resubmitted), to 2) the MTT hypothesis conferring a specific role to allocentric representation for episodic memory (Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998).

For this purpose, we compared M.R. to 10 matched-controls on either motor path reproduction tasks (Experiment 1) or on path reproduction drawing tasks (Experiment 2). In both experiments, each condition was divided in two parts: 1) a path encoding phase, followed by 2) an immediate reproduction phase, with a short total duration to overcome related memory problems. Error sizes in angle production during path (Exp. 1) or drawing reproduction (Exp.2) were compared. The general principle of this study was to oppose egocentric-updating to allocentric representation. This was done so by varying the reproduction mode as well as the spatial information available during encoding and, reproduction.

On one hand, conditions relying on idiothetic information alone assessed egocentric-updating representation. On the other hand, conditions relying on allothetic information alone assessed allocentric representation per se. Moreover, to guarantee the evaluation of the allocentric representation, two additional methods were used: 1) a reverse way reproduction condition and 2) a drawing reproduction assessing directly allocentric abilities.

We predicted that M.R. would not be able to process and integrate idiothetic information, neither during its encoding nor during its reproduction. Hence,

whenever egocentric-updating information is necessary and compulsory to accurately solve the task, M.R. would be impaired. We also expected a relative preservation of his performance in conditions relying on an allocentric representation when it could be built upon allothetic information alone, without reliance on preliminary egocentric-updating process.

MATERIALS AND METHODS

1 Participants

1.1 Control group.

The control group of the path motor reproduction tasks was composed of 10 male participants (age range 65-70, mean age 66.7, SD 2.0) with a high educational background, paired with M.R. on age, sex and socio-cultural background.

1.2 Patient M.R.

The reader is invited to refer to Bastin and colleagues' report (2004) for an extensive case description detailing life background, post-lesion deficits and recovery, extensive neuropsychological and Magnetic Resonance Imaging (MRI) examination. To summarise, M.R. is a 65 year-old right-handed man who was intoxicated with carbon monoxide at the age of 48. Structural MRI revealed a bilateral atrophy of the hippocampi that extended to the right medio-temporal lobe. The corrected volume of the hippocampi was reduced by 57% on the right and 67% on the left relative to the 10 controls' mean (the uncorrected hippocampal volume loss was 49% on the right and 60% on the left). The corrected volume of the right medio-temporal lobe (including the right parahippocampal gyrus) was reduced by 35% (uncorrected volume loss was 23%). The volumes for the left and right hemispheres-corrected for intracranial volumes-were significantly reduced, especially in the parietal lobes.

In 2000, his full-scale WAIS-R score was 122, whereas his Wechsler Memory Scale-Revised score was 83, resulting in a WAIS-WMS difference of 39 points. On long-term memory assessment, M.R. is severely impaired in free and cued recall (task adapted from Grober and Buschke, 1986), both on immediate and delayed testing. However, Bastin and colleagues (2004) evidenced a spared familiarity-based recognition. M.R. has a normal short-term memory span, normal visuo-spatial abilities (in mental rotation, Shepard and Metzler, 1971, identification of degraded letters, Warrington and James, 1991), visual motor functions (copy of the Rey-Osterriech Complex Figure Test), and executive functions (Trail making test, Stroop test, 1935).

EXPERIMENT 1

1 Procedure Outline and Purpose

Each trial was divided in two sequences (See Fig. 34): a path encoding phase (with a guided return to the original location), and immediately after, a path reproduction. Two path encoding conditions have been compared (See Top of Fig. 34): 1) encoding through the direct path reproduction (i.e., idiothetic-movement encoding); in this experiment vision is always available in this phase; 2) encoding, via the observation of the experimenter producing the path (i.e., allothetic movement encoding). In the idiothetic-movement encoding condition (i.e., first-person movement), participants were guided along the correct path by an experimenter and then performed the path task. In the allothetic movement encoding condition (i.e., third-person movement), participants watched the experimenter producing the path, but did not perform it. For the immediate recall task, three path production conditions have been compared (See Bottom of Fig. 34): 1) a same-way path production, 2) an opposite-way path production (i.e., path had to be produced starting from the end), and 3) an idiothetic-only path production (i.e., without visual or auditory inputs). In the same-way path production condition, participants normally reproduced the path with all sensory information available (i.e., allothetic and idiothetic). In the opposite-way path production condition, participants reproduced the path with all sensory information available but in the opposite-way (i.e., starting from the end of the path, and reproducing it in the reverse way). In the idiothetic only path production condition, participants wore a helmet and a visual mask during the path reproduction.

The idiothetic-movement encoding condition provides both idiothetic (i.e., self-motion) and allothetic information (i.e., landmark, room configuration). However, in order to succeed participants mainly needed self-motion encoding (i.e., idiothetic information). On the contrary, the allothetic-movement encoding condition only provides information on the stable stimuli

configuration (visual and auditory), such as landmark, room configuration, and external movement perception (i.e., allothetic information). As for the path reproduction, in the idiothetic only path production condition, participants could only rely on self-motion information (i.e., idiothetic) to solve the task correctly. While in the same-way path production and opposite-way path production conditions, they could rely on both allothetic and idiothetic cues. When in the same-way path production condition participants may have relied on both an allocentric and iconic-egocentric snapshots information. However, in the opposite-way path production condition, they should rely on an allocentric information, because of the modification of the initial position.

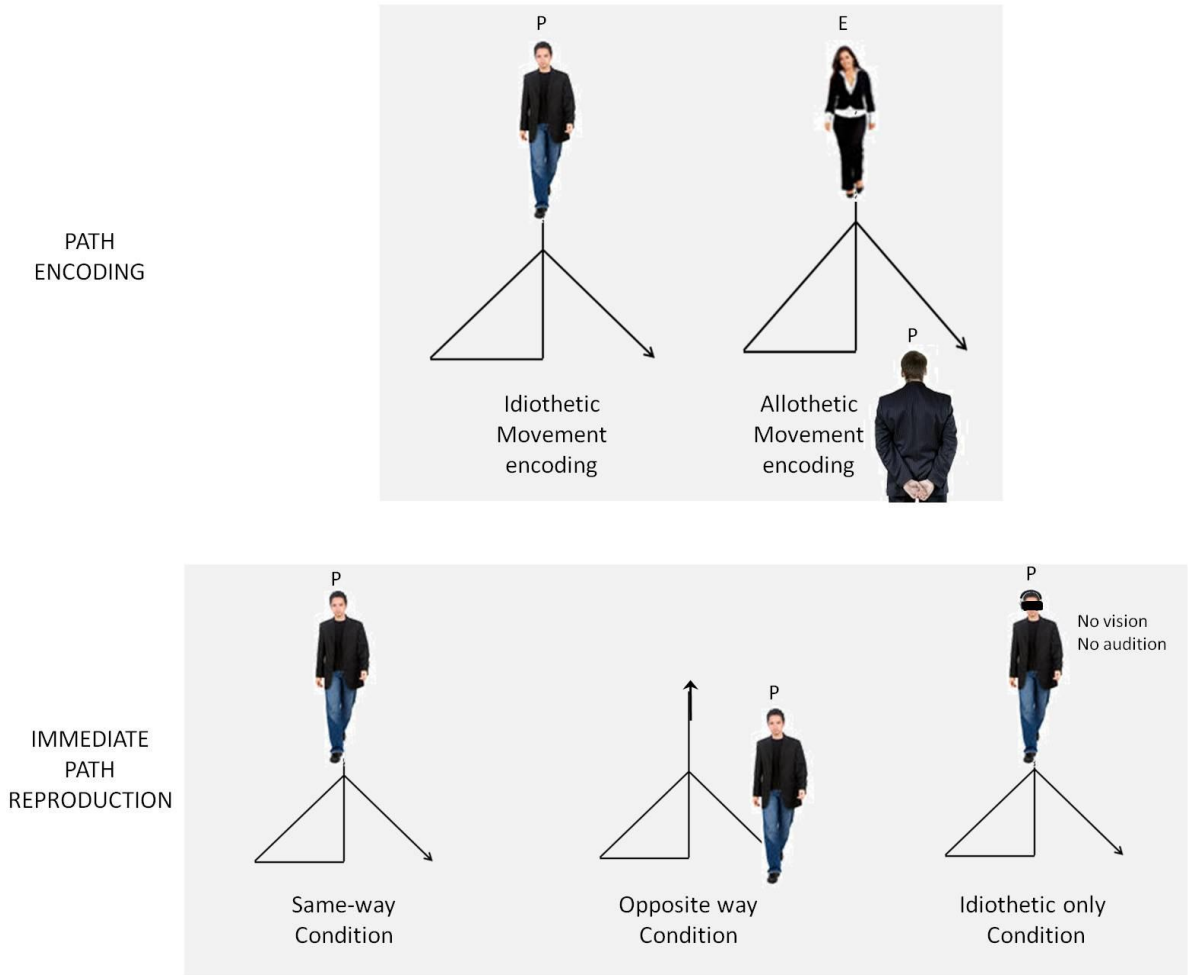


Figure 34: Experiment 1 procedure. Top: Path encoding conditions: left, idiothetic movement encoding condition; right, allothetic movement encoding condition. P is for participant and for patient; E is for Experimenter. In the idiothetic movement encoding condition, participants simply walked along the path. It provided both idiothetic and allothetic information. In the allothetic movement encoding condition, participants did not really walk the path but they watched the experimenter producing it. It provided solely allothetic information. Bottom: Path reproduction conditions: Left, same-way production; center, opposite-way production; right, solely idiothetic production. In the same-way path production and opposite-way path production conditions, the participants simply reproduced the path. They could rely on allothetic and idiothetic information. In the opposite-way path production condition, participants started their path from the end, and reproduced it in reverse to insure the use of allocentric abilities. In the solely idiothetic path production condition, participants reproduced the path blindfolded and with a helmet. They relied solely on idiothetic information.

As a summary, the participants completed our task under 6 conditions (See Fig. 34): Four conditions where idiothetic information was crucial in order to solve the task, assessing egocentric-updating representation (idiothetic-movement encoding-same-way path production; idiothetic-movement encoding-opposite-way path production; idiothetic-movement encoding-idiothetic only path production; allothetic-movement encoding-idiothetic only path production,); two conditions where allothetic information was compulsory to solve the task, assessing allocentric representation (allothetic-movement encoding-same-way path production; allothetic-movement encoding-opposite-way path production).

2 Methodology

The experimental paradigm took place in a room of approximately 4 by 6 meters with two doors on one side, four windows on another side, and a blackboard on a third side (See supplementary Fig. A). No visual features were present on the floor. In each of the encoding conditions, participants walked along 15 different paths. Track included two to four turns (ranging from 45 to 360°, mean angle 127°, SD 72°). The amplitude and number of turns were counterbalanced across conditions. Routes length was 16.5m long on average (10-20m, mean: 16.5m, SD: 3.2). For each trial, encoding phase lasted exactly 30s and immediate reproduction of paths lasted, for the CG, 17.26s on average (SD: 3.85, ranging from 9.9 to 25.2s), for M.R., 30.2s (SD: 14.06, ranging from 12 to 70s). As the starting and ending points were different, participants were directly guided to the starting point of the trial after each encoding production. Mean duration was equivalent across conditions (F<1).

To ensure that possible tiring or practice effects were constant across participants; experimental trials were performed in the same order for each participant. Trials of the encoding condition were presented in block and in the following order: 1) idiothetic movement encoding, 2) allothetic movement encoding. Trials from the production conditions were in the following order: same-way path production, trials 1, 4, 7, 10, 13; opposite-way path production, trials 2, 5, 8, 11, 14; idiothetic only path production, trials 3, 6, 9, 12, 15. Participants trained once for each condition, before the assessment. An assistant experimenter depicted participants' motor production on a map of the environment containing a control grid (See supplementary Figure A). This allowed a measure of the angles produced and their comparison with the expected angle.

3 Results and Discussion

3.1 Data analysis

The experimenter recorded participants' trajectories and angle production on each expected turn. From these recorded data, the unsigned (absolute value) angle error size was calculated between the expected angle and the observed angle. If participants did not produce any turns (i.e., forgot the turn), the maximal unsigned angle error was attributed to the trial (i.e., 360°). In each condition, this happened less than one time upon the 15 trials for the CG (M= .51, SD= .72) and for M.R. (M= .5, SD= .83). Angle error size is expressed in degrees.

3.2 Control group

For the control group, a repeated measures Analysis of Variance (ANOVA) was conducted on the angle error size in each encoding (idiothetic-movement encoding, allothetic-movement encoding) and production (same-way path production, opposite-way path production, idiothetic only path production) conditions. Mean and standard error are illustrated in Figure 35. The analysis revealed no effect of the encoding conditions [F<1], nor of the production condition [F<1]. Furthermore, no interaction between encoding and production conditions [F (2, 18) = 1.48, p < .25] was observed.

3.3 Case M.R.

For each condition, modified t-tests (Crawford & Howell, 1998) were carried out to compare M.R.'s performance with that of the CG. Figure 35 (Top) shows the mean scores of M.R. and of the control participants in the path motor production task. M.R.'s corresponding modified Z-scores are illustrated in Figure 35 (Bottom). Classical functional dissociations between conditions are calculated following Crawford, Garthwaite and Gray's recommendations (Crawford, Garthwaite, & Howell, 2009)—indicated on Figure 35. The results respect the three following criteria for two tasks X and Y, as described by Crawford et al. (2009):

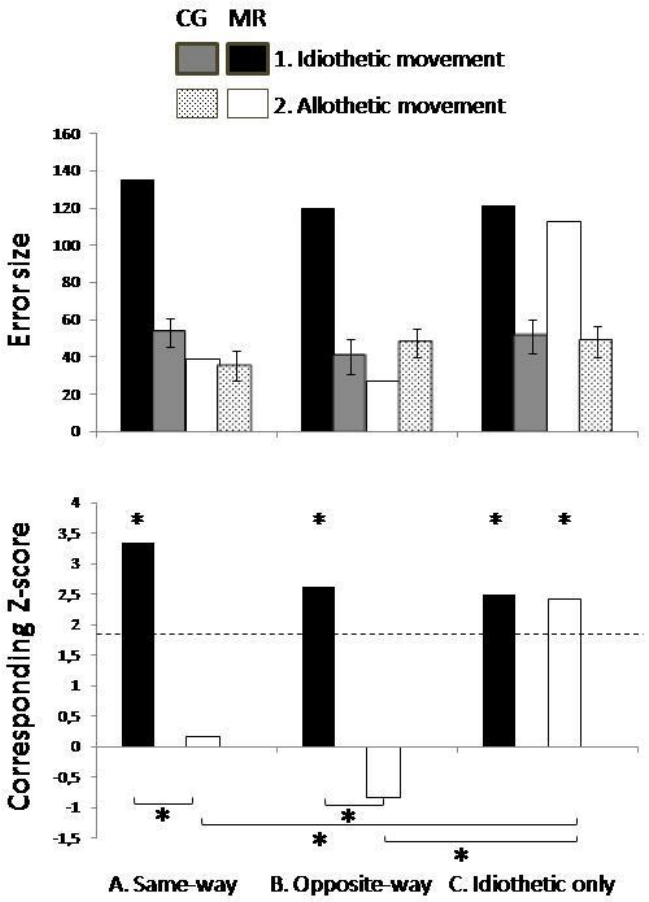


Figure 35: Experiment 1 Results. Top: Overall error size in degrees for M.R. and the control group in each encoding condition (Idiothetic movement encoding condition; Allothetic movement encoding (AE) condition) for each reproduction condition (same-way path production; opposite-way path production; Idiothetic only production). For the control group, the bar shows the mean score, and error bars indicate the standard error. Patient M.R. has damage to the medial temporal lobe including the hippocampi (refer to the text for further details). Bottom: Corresponding Z-scores derived by comparing M.R. to the control group. The dashed line shows T=1.796, * indicates $p < .05$; on the top for deficits, on the bottom for functional dissociation.

Criterion 1 - Patient's score on Task X is significantly lower than controls using Crawford and Howell's (1998) modified t-test method [(indicated by a star on the top of Figure 35 and 37).

Criterion 2 -Patient's score on Task Y is not significantly lower than in the control group (i.e., score fails to meet threshold for a deficit and is therefore considered to be within normal limits).

Criterion 3 - Patient's score on Task X is significantly lower than patient's score on Task Y using Crawford, Howell and Garthwaite's (1998) test (indicated by a star on the bottom of Figure 35 and 37). Regarding the first criterion proposed by Crawford, Howell and Garthwaite to define a functional dissociation (See the top of Figure 35), we observe that M.R. is impaired in all reproduction conditions when encoding rely on idiothetic movement information (all *ps* < .05). In fact, M.R.'s performance is always impaired when he learns the path by walking along the path guided by the experimenter, whether he has to reproduce it in the same-way, in the opposite-way, or in the same-way with no visual or auditory inputs. Reproduction is incorrect even when allothetic information concerning the surroundings remains available. We could have expected M.R. to compensate for his impairments during the reproduction, in the same-way or in the opposite-way condition, by using strategies relying on allothetic information (e.g. by encoding allothetic information such as visual snapshot of key landmarks to reproduce the path). The results fail to indicate any improvement of M.R.'s performance in the reproduction condition

with available allothetic information (i.e., same-way, opposite-way) after an idiothetic movement encoding (i.e., self-movement). Moreover, concerning the deficits related to the production phase, M.R. is impaired in the allothetic movement encoding condition, if the reproduction is idiothetic only ($p < .05$). All of these results point toward a deficit in egocentric-updating representation secondary to an idiothetic information processing deficit.

Regarding the second criterion, M.R.'s performance is preserved when he can solve the task using allothetic information ($ps > .5$, for the same-way and opposite-way production conditions after an allothetic movement encoding condition). This is particularly striking for the opposite-way reproduction condition where only allocentric strategies are available. Hence, this result shows that M.R.'s performance is preserved when encoding relies on allothetic information, suggesting a preservation of allocentric representation.

Lastly, according to the third criterion defined by Crawford, Garthwaite and Gray's (2009), when encoding was done in the idiothetic-movement encoding condition, the patient's score on the idiothetic only path production is significantly lower than his score on the opposite-way path production ($p < .05$); MR's score on the former (idiothetic only path production) was also lower than his score in the same-way path production condition ($p < .05$). Moreover, M.R.'s performances is lower in the idiothetic-movement encoding than in the allothetic-movement encoding condition ($ps < .05$) for the same-way path production and the opposite-way path production conditions. However, this advantage of the allothetic-movement encoding condition over the idiothetic-movement encoding condition was not observed if reproduction was done in the idiothetic only path production condition ($p > .5$).

We predicted that M.R. would be deficient in the four conditions assessing egocentric-updating representation and preserved in the two other conditions (i.e., whenever an allocentric representation is possible). Finally, M.R.'s score should be lower in conditions assessing egocentric-updating representation than in conditions assessing allocentric representation. Overall, the results from the first and third criterion of Crawford, Garthwaite and Gray's (2009) indicate that M.R. has a deficit in encoding and producing idiothetic information and is thus impaired in the use of an egocentric-updating representation. On the other hand, the results from the second criterion indicate that M.R. is able to encode a movement based on allothetic information and therefore show that his ability to use an allocentric representation is preserved.

This experiment provides a striking result: a preservation of allocentric spatial processing following hippocampal damage. However, although the results clearly point toward a deficit in idiothetic information processing, the experiment did not directly assess the encoding of idiothetic information alone. We thus designed a second experiment to test this specific ability. In this second experiment, we tried to demonstrate the preservation of M.R.'s ability in cognitive mapping (i.e., allocentric abilities) more directly by testing his ability to reproduce the path with a map drawing,

EXPERIMENT 2

1 Procedure Outline and Purpose

The procedure was very similar to that of the first experiment (See Fig. 36). Firstly, it differed from the previous experiment on the reproduction modality: participants had to produce a drawing of the path on a map of the environment (instead of a motor reproduction); Secondly, during the encoding conditions, one of those was purely idiothetic, no visual or auditory cues were available. This procedure clearly dissociates idiothetic and allothetic information during encoding.

As a consequence, the path encoding was based either on solely idiothetic information (with no visual or auditory inputs, i.e., solely idiothetic) or, as in the previous experiment, via the observation of the experimenter producing the path, (i.e., allothetic movement, See Fig.36). During the encoding phase of the solely idiothetic condition, participants wore visual and auditory masks and were guided by the experimenter on a path. During the encoding phase of the solely allothetic condition, participants watched the experimenter producing the path, and they did not perform the movement. They only acquired information from the stable stimuli configuration (visual and auditory)—such as landmark, room configuration and external movement perception (i.e., allothetic information).

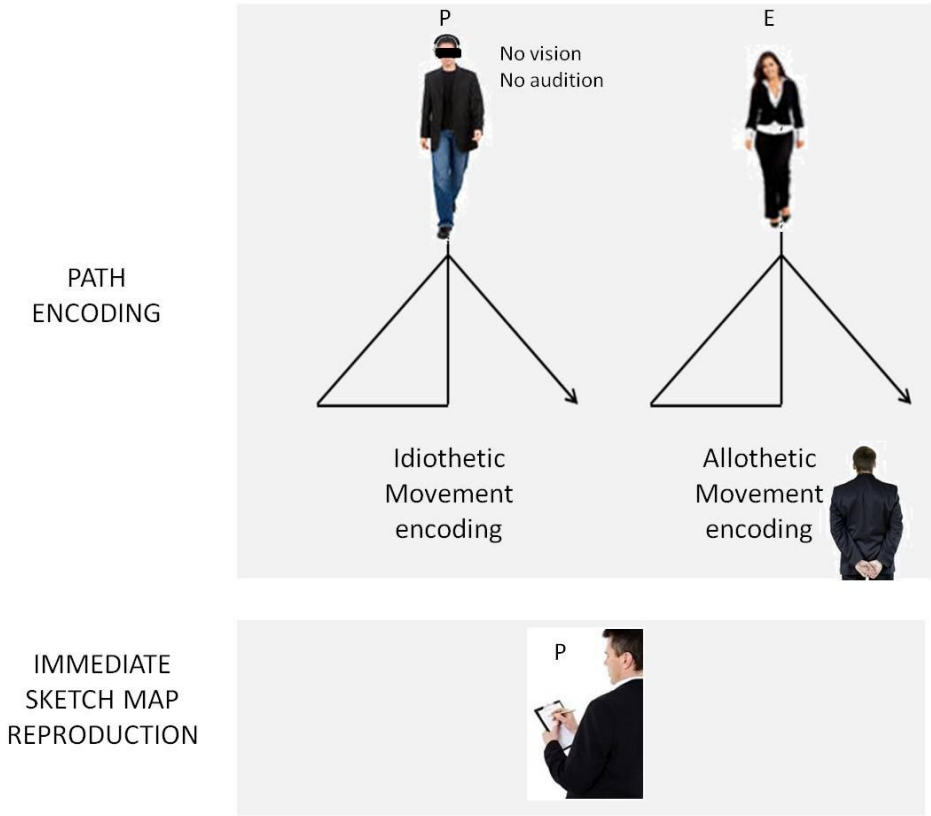


Figure 36: Experiment 2 procedure. Top: Path encoding conditions: Left, solely idiothetic; Right, solely allothetic. P is for participant and for patient; E is for Experimenter. In the solely idiothetic conditions, participants produced the path blindfolded and with a helmet. It provided solely idiothetic information. In the solely allothetic condition, participants did not produce the path but they watched the experimenter producing it. It provided solely allothetic information.

In this condition, the crucial information allowing to solve the task (i.e., the path or movement information in itself) relied solely on allothetic cues. During the path-drawing phase, participants were asked to draw a map of their path as accurately as possible. This procedure was chosen in order to assess mapping abilities as directly as possible (i.e., allocentric abilities). Results were analysed with the same procedure as in Experiment 1.

2 Methodology

Four trajectories are used with three to four turns (ranging from 45 to 135°, mean angle 99°, SD 29°). Routes were on the average 18.75m long (ranging from 15 to 21 m, mean 18.75m, SD 2.6). Each trial lasted less than 40s for the control group (CG) and for M.R.

RESULTS AND DISCUSSION

1 Control group

For the control group, a repeated measures Analysis of Variance (ANOVA) was conducted on the angle error size with encoding conditions (1: idiothetic-movement; 2: allothetic movement) as a within-participant factor. Mean and standard error are plotted in Figure 37. The analysis did reveal an advantage of the 2-allothetic encoding condition over the 1-idiothetic only encoding condition [F (1, 9) = 7.83, MSe= 1372.9, p< .05].

2 Case M.R.

Mean scores of M.R. and corresponding Z-score of the drawing reproduction task are displayed in Figure 37.

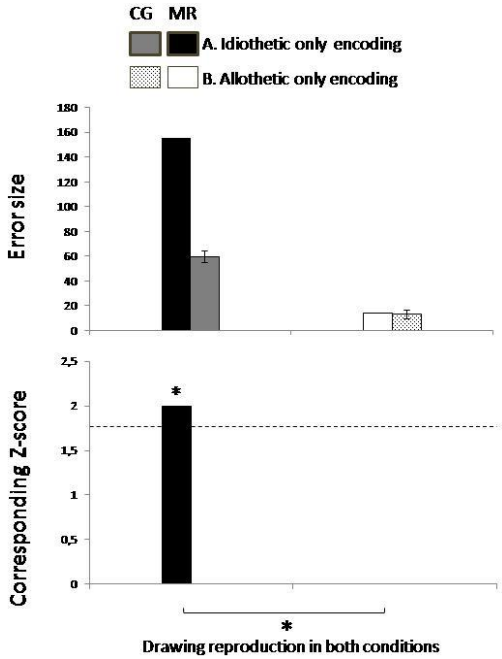


Figure 37: Experiment 2 Results. Top: Overall error size in degrees for M.R. and the control group in each encoding condition (A-idiothetic only; B- allothetic) with a drawing reproduction task. For the control group, the mean score is shown by the bar, and error bars indicate the standard error. Bottom: Corresponding Z-scores derived by comparing M.R. to the control group. The dashed line shows T=1.796, p < .05. * indicates p < .05 deficits, * indicates a functional dissociation with p < .05.

Results indicate that M.R. is impaired in the idiothetic only encoding condition compared to the CG ($p < .05$), but not in the allothetic encoding condition. Moreover, the results indicate a clear dissociation between these tasks ($p < .05$).

These results provide additional data consistent with previous results obtained with the self-movement encoding condition. They clearly indicate that the results observed in the 1-idiothetic movement encoding condition of Experiment 1, are due to an idiothetic information processing deficit. More importantly, the replication of preserved performance in the allothetic condition during path drawing reproduction clearly points toward a preservation of allocentric representation.

GENERAL DISCUSSION

The present study aims was 1) to provide further insight on the spatial deficits observed after a bilateral hippocampal lesion involving temporo-parietal structures and 2) to contrast an hypothesis allocating a specific role to egocentric-updating in episodic memory (Gomez et al., 2009; Gomez et al., Submitted) with concurrent theories allocating a specific role to allocentric representations, like the MTT (Moscovitch et al., 2005; Nadel and Moscovitch, 1998).

To investigate these questions, patient M.R. (who suffered from amnesia due to bilateral hippocampal damage following carbon monoxide poisoning) was compared to a control group on several spatial tasks. The experiments were designed to assess egocentric-updating with self motion representation and allocentric representation. Each condition included a path encoding followed by immediate reproduction. Information available during encoding and reproduction, as well as the reproduction modality, differed across conditions. On the one hand, egocentric-updating tasks relied mainly or solely on idiothetic information (i.e., self-motion cues), whereas allocentric tasks relied mainly on allothetic information. Moreover, motor reproduction (i.e., same-way and opposite-way) and path sketch map were the two different reproduction modalities chosen to insure the use of allocentric representations, with an increasing demand on

allocentric process. Each participants' performance was assessed through error size in angle production.

1 Evidencing an idiothetic information processing deficit: Path integration, egocentric-updating and the hippocampo-parietal network.

This study indicates that M.R. was always impaired when he had to learn the path on the basis of idiothetic information, whatever the restitution mode was. He was also impaired in the allothetic encoding condition, but only if he had to rely on idiothetic information during the reproduction phase.

These deficits are congruent with numerous evidence suggesting that medial temporal lobe structures are important for spatial cognition, including animal electrophysiology or lesion (Morris et al., 1982; O'Keefe and Dostrovsky, 1971), human patients investigations or neuroimaging studies of spatial navigation (Holdstock et al., 2000; King et al., 2004; Maguire et al., 1996a; Maguire et al., 1996b; Mellet et al., 2000; Teng and Squire, 1999).

However, despite this wealth of literature on spatial memory and medio-temporal structures, the precise nature of spatial process remains unclear. In humans, most lesion studies involving medio-temporal lobe have focused on topographical impairment, such as topographical agnosia (Mendez and Cherrier, 2003) or anterograde topographical disorientation (Maguire et al., 1996a). Most studies assessing spatial memory of patients with hippocampal lesions have been taken as evidence of the generally admitted allocentric function of this structure (Burgess, 2006; Holdstock et al., 2000; Hort et al., 2007; King, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2002; Spiers, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem, & O'Keefe, 2001; Spiers et al., 2001). For instance, taking advantage of the numerous paradigms developed to assess rodents' spatial memory, some studies have investigated the effect of hippocampus damage on navigation in humans. Using an adapted version of the famous Morris Water maze task, it has been shown that patients with hippocampal lesions (surgical resections or brain trauma) were severely impaired in spatial navigation (Astur et al., 2002; Goodrich-Hunsaker et al., 2010; Livingstone and Skelton, 2007; Skelton et al., 2006). However, these studies did not help to determine whether the observed deficit was due to an inability to use path integration or a deficit in allocentric process. Virtual reality tasks, in which subjects did not actually move but only watched the surrounding changes on a computer screen, might have led to an approximation of human spatial memory in the real world (Lavenex and Lavenex, 2010; Lavenex et al., 2011). In fact, the construction of a cognitive map usually relies on idiothetic information and path integration processing (responsible for space fragments assembling, either from a real or a mental exploration, Etienne and Jeffery, 2004; Mittelstaedt and Mittelstaedt, 1980). Although some studies have used real environment to assess hippocampal and parahippocampal involvement in spatial memory, their tasks did not directly assess path integration processing (Bohbot et al., 2000; Bohbot et al., 1998). As acknowledged by several authors (e.g. Astur et al., 2002), deficits observed in such human patients studies could arise either from a path integration deficit (i.e., or more widely an egocentric-updating processes deficit), or from a real cognitive mapping deficit (i.e., allocentric representation). The purpose of our study was to disentangle both interpretations. To our knowledge, this is the first study to ecologically assess path integration deficits in navigation, after medio-temporal lesions, by manipulating visual and auditory cues available (i.e., allotethic cues).

The deficits evidenced in M.R. investigations support the hypothesis that he cannot process idiothetic information, neither during the encoding phase nor during the reproduction phase. This is congruent with previous studies reporting path integration deficits following hippocampal damage both in humans (Philbeck, Behrmann, Levy, Potolicchio, & Caputy, 2004; Worsley et al., 2001) and in the animals (Whishaw et al., 2001). Moreover, our results clearly show that the spatial deficit is massive and restricted to idiothetic information processing. This result is of major importance as no previous studies disentangled allocentric from egocentric-updating deficit.

2 No deficit in allothetic information processing: questioning the Multiple Trace theory

In Experiments 1 and 2, M.R.'s performance was unimpaired in several tasks where encoding relied on an external movement observation, whatever the reproduction mode (same way, opposite way, drawing). This suggests a preservation of allocentric abilities. This hypothesis is further supported by the fact that MR performs significantly better in all

conditions assessing allocentric representation (i.e., when encoding relied on external movement observation, whatever the reproduction mode), compared to other conditions. This result is crucial, as it questions the usual interpretation of spatial memory deficits observed in hippocampal lesions studies: M.R. is able to build an allocentric representation of the environment.

At first sight, this lack of deficit in allothetic information processing may appear inconsistent with previous interpretations of hippocampal implication in spatial memory. As previously mentioned, human lesion studies have reported allocentric deficits following hippocampal damage (Astur et al., 2002; Goodrich-Hunsaker et al., 2010; Holdstock et al., 2000; King et al., 2002) or parahippocampal ones (Bohbot et al., 2000; Bohbot et al., 1998). However, the use of an allocentric representation was generally assessed through object-location memory tasks, after either a perspective switch or a change in start location. As acknowledged by the authors (King et al., 2004), failure in these tasks can also be due to a deficit in egocentric-updating by self motion cues**.** In contrast, in the current study, the experimental procedure assesses allocentric representation processing without requiring idiothetic information processing, or path integration and egocentric-updating utilization. To our mind, these results are in agreement with previous findings, and the alternative hypothesis of egocentric-updating deficits in amnesic patients, proposed by the authors, seems to be a more suitable interpretation of their results.

However, one might argue that the preservation (or not) of allocentric representation could be just a matter of hippocampal atrophy (or lesion) extent. If so, despite the fact that M.R. suffers from a large atrophy (more than 60% bilaterally), the remaining neurons, if not dysfunctional, could allow him to build an efficient allocentric representation. In other words, an allocentric disruption would require a complete removal of hippocampal cells, whereas even an incomplete hippocampal lesion would be likely to lead to an egocentric-updating disruption.

Moreover, as often argued (Teng and Squire, 1999), the deficit observed might also arise from associated atrophy, and thus could be the result from a dysfunction of a larger neuronal network including parietal areas and the right medio-temporal lobe (i.e., parahippocampal areas). Parietal atrophy is frequently (35% of patients, Caine and Watson, 2000) encountered after carbon monoxide poisoning, or after epilepsy surgery as for patient H.M (considered as a reference in amnesia). In fact, a volumetric analysis of HM's whole-brain performed 50 years after surgery also revealed a parietal atrophy (Salat et al., 2006). In both cases (HM and MR) this parietal atrophy was observed after several years, and could reflect a specific functional link between hippocampal and parietal structures. Such hypotheses however would require a longitudinal volumetric analysis at the time of hippocampal lesion onset. Unfortunately, due to the novelty of the MRI volumetric method, these data are not available for the patient M.R. From available results, it is however clear that the human parietal lobe is extensively involved in spatial processing, especially in egocentric referencing (for a review`, Nitz, 2009) and egocentric navigation (e.g. Ciaramelli et al., 2010). In rodents, the Posterior Parietal Cortex (PPC) is thought to play a role in mnemonic processing of idiothetic spatial representations (based primarily on head direction information); but no study has demonstrated a sole involvement of the PPC for purely idiothetic process in humans (Kesner, 2009). Moreover, the retrosplenial cortex has been involved in head-direction processing (Cho and Sharp, 2001; Epstein et al., 2007; Maguire, 2001; Vann et al., 2009) as well as idiotethic information and path integration processing (Redish and Touretzky, 1997; Wiener and Taube, 2005; Wolbers et al., 2007). It could also be involved in the transformation of egocentric-parietal representation in allocentric ones and vice versa (Byrne et al., 2007). Thus, if the parietal areas thinnings contribute to M.R.'s deficits, we suggest that it might be through a disruption of the cooperation with atrophic medio-temporal structure, even if a spatial role of the parietal areas alone (especially the retrosplenial areas) cannot be clearly ruled out. Therefore, considering spatial memory theories, these previous interpretations must be kept in mind, and clear cut conclusions must await further similar experimentation on pure bi-hippocampal amnesia. Concerning the right medio-temporal lobe volume reduction, previous studies have clearly pointed its involvement in spatial memory (Aguirre et al., 1998; Bohbot et al., 2000; Bohbot and Corkin, 2007; Bohbot et al., 1998), and the deficits could arise from this reduction. However, previous results rather suggested that this region

could be particularly involved in processing surrounding scenes geometric features and relevant landmarks (Epstein et al., 1999; Janzen and Van Turennout, 2004; Köhler et al., 2002; Maguire et al., 1998). Therefore, even if its involvement in the egocentric-updating deficit cannot be excluded, one would have rather expected this reduction to impair allotethic information processing and allocentric tasks (which are preserved in patient M.R.).

To summarize the spatial data in M.R., we clearly showed that this patient performs as well as control participants in tasks requiring allocentric processing, but is impaired in egocentric-updating processing. Considering spatial memory theories, further experimentations will be necessary to provide better understanding of the relationship between egocentric-updating deficit and the hippocampo-parietal network. We will now turn toward the direct relevance of these results for functional theories of long-term episodic memory allocating a specific role to spatial memory.

3 Toward revised theories of spatial processing underlying episodic memory

Looking at M.R.'s long-term memory performance, as previously reported (Bastin et al., 2004), he suffers from heavy deficits in recollection processes and episodic memory, contrasting with relatively preserved recognition performance. If the above suggested interpretation of M.R.'s pattern of impairment/preservation remains consistent with the spatial cognitive map theory (O'Keefe and Nadel, 1978) by assuming that the functional dissociation observed is due to the atrophy extent, it clearly challenges the first instance of the MTT (Nadel and Moscovitch, 1998). This latter suggests a functional relationship between non-spatial (episodic) and spatial information, based on their common neuronal origin: the hippocampus. This theory predicts that the spatial deficit likely to disrupt episodic memory is allocentric in nature and that it relies on the hippocampal structure. Controversively, we observed that the spatial deficit associated to an episodic memory deficit is not allocentric but egocentric-updating, and it relies on idiothetic information.

The new instantiation of the Multiple Trace Theory (Moscovitch et al., 2005; Nadel et al., 2000) also fails to account for our results. This theory assumes a functional relationship between non-spatial and spatial information, but it further distinguishes between recently and remotely acquired information. Recently acquired information is assumed to be linked with detailed spatial memory, whereas remote memories and semantic information would rely on allocentric-schematic spatial memory.

However, this theory does not clearly state which brain area might underlie recently acquired allocentric information, as tested in our study. It only states that the hippocampal structure is involved in recently acquired, detailed spatial information; it is not involved in remotely acquired, schematic-allocentric spatial information. Hence, this model does not allow clear-cut predictions for recently acquired allocentric spatial information following hippocampal lesions. Based on the recent-remote distinction, the model would probably predict a deficit in all tasks involving recently acquired spatial memory, with a preservation of remotely acquired spatial information among patients with bi-hippocampal lesions (Teng and Squire, 1999). In this study, we did not show that M.R. is impaired in all tasks involving recently acquired spatial memory. We observed instead a functional dissociation within the category of recently acquired information, which is not predicted by the new instantiation of the MTT. Furthermore, it would be interesting to test if this dissociation could also be found within the category of remotely acquired information—as Teng and Squire emphasized a preservation of allocentric representation, but they did not assess the egocentric-updating representation.

Yet, our results can be better understood in the framework of Burgess and colleague's model of episodic memory (Burgess et al., 2001; Byrne et al., 2007). They have hypothesized that the retrosplenial structure is crucial to provide the spatial transformation of an event from multiple egocentric-iconic representations into a single allocentric representation for long-term memory storage. Hence, this proposal assumes that the retrosplenial and posterior parietal structure could be relevant to perform a transformation from the parietal egocentric-iconic representation to the medio-temporal and hippocampal allocentric representation. As the idiothetic information and the egocentric-updating representation are at the root of this referential translation system, we assume that the core of episodic memories is grounded in this translation system (Gomez et al., 2009; Gomez et al.,

submitted). In fact, during retrieval, the feeling of reliving a specific event would rely on the capacity of the system to experience a fluency in the translational procedure, leading to an iconic-egocentric representation, or in other words, in a specific perspective. The recollection process would end on a specific perspective and would provide a recollection feeling when this procedural translation fluency is experienced. This autonoetic consciousness would distinguish real events (events which occurred in space and time) from imagined events (events that might be built from an allocentric representation). This interpretation predicts the pattern of deficit observed in patient M.R. It clearly accounts for a deficit in egocentric-updating with a preservation of the allocentric representation when it is built directly on allothetic information. To summarize, we suggest that M.R.'s results can be easily accounted by the Burgess' and colleagues theory by allocating some memory properties to the translational system.

To conclude, results of this case study are consistent with those of previous studies reporting spatial memory deficits following hippocampal amnesia. However, the performance's dissociation between allocentric tasks and egocentric-updating tasks does not agree with previous interpretations of those deficits. Actually, it suggests that previous reports of cognitive mapping deficits might reflect a prior deficit in egocentric-updating. Allocentric processing is preserved in M.R. as long as it is only driven by allothetic information and does not require the integration of idiothetic information. Most importantly, according to episodic memory theories, this study indicates that the spatial deficit associated with a pure episodic memory deficit could be linked to an egocentric-updating deficit rather than to a general allocentric deficit. Although further studies are needed to replicate this result, this case study strikingly questions the Multiple Trace Theory (Moscovitch and Nadel, 1998; Moscovitch et al., 2005; Nadel and Moscovitch, 1998; Nadel et al., 2000) but the results fit easily in an adaptation of the Burgess and colleagues' model.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank all participants, in particular Mr. M.R, for their time and effort. The authors would also like to thank Yaelle Spirli and Marine Rigal for their precious experimental and neuropsychological contribution to this project. We are very grateful to Dr. Olivier Moreaud for allowing access to the Neuropsychology Unit facilities at the University of Grenoble, to Dr. Christine Bastin for providing M.R.'s MRI scan. We thank Perrine Martinie for linguistic support. This work was partially funded by a French grant of the research and national education department.

REFERENCES

Aguirre GK, Zarahn E, D'Esposito M. 1998. Neural components of topographical representation. Proc Natl Acad Sci U S A 95(3):839-46.

Astur RS, Taylor LB, Mamelak AN, Philpott L, Sutherland RJ. 2002. Humans with hippocampus damage display severe spatial memory impairments in a virtual Morris water task. Behav Brain Res 132(1):77-84.

Bastin C, Linden M, Charnallet A, Denby C, Montaldi D, Roberts N, Andrew M. 2004. Dissociation between recall and recognition memory performance in an amnesic patient with hippocampal damage following carbon monoxide poisoning. Neurocase 10(4):330-44.

Bohbot VD, Allen JJ, Nadel L. 2000. Memory deficits characterized by patterns of lesions to the hippocampus and parahippocampal cortex. Ann N Y Acad Sci 911:355-68.

Bohbot VD, Corkin S. 2007. Posterior parahippocampal place learning in H.M. Hippocampus 17(9):863-72.

Bohbot VD, Kalina M, Stepankova K, Spackova N, Petrides M, Nadel L. 1998. Spatial memory deficits in patients with lesions to the right hippocampus and to the right parahippocampal cortex. Neuropsychologia 36(11):1217-38.

Bures J, Fenton AA, Kaminsky Y, Wesierska M, Zahalka A. 1998. Rodent navigation after dissociation of the allocentric and idiothetic representations of space. Neuropharmacology 37:689-699.

Burgess N. 2002. The hippocampus, space, and viewpoints in episodic memory. Quaterly Journal of Experimental Psychology 55(4):1057-80.

Burgess N, Becker S, King JA, O'Keefe J. 2001. Memory for events and their spatial context: models

and experiments. Philosophical Transcript of the Royal Society 356(1413):1493-503.

Burgess N, Maguire EA, O'Keefe J. 2002. The human hippocampus and spatial and episodic memory. Neuron 35(4):625-41.

Byrne P, Becker S. 2007. Remembering the past and imagining the future: a neural model of spatial memory and imagery. Psychological review 114(2):340.

Byrne P, Becker S, Burgess N. 2007. Remembering the past and imagining the future: a neural model of spatial memory and imagery. Psychological Review 114(2):340-75.

Caine D, Watson JDG. 2000. Neuropsychological and neuropathological sequelae of cerebral anoxia: a critical review. Journal of the International Neuropsychological Society 6(1):86-99.

Cho J, Sharp PE. 2001. Head direction, place, and movement correlates for cells in the rat retrosplenial cortex. Behavioral neuroscience 115(1):3.

Chokron S. 2003. Right parietal lesions, unilateral spatial neglect, and the egocentric frame of reference. Neuroimage 20 (1):75-81.

Ciaramelli E, Rosenbaum RS, Solcz S, Levine B, Moscovitch M. 2010. Mental space travel: damage to posterior parietal cortex prevents egocentric navigation and reexperiencing of remote spatial memories. J Exp Psychol Learn Mem Cogn 36(3):619-34.

Crawford JR, Garthwaite PH, Howell DC. 2009. On comparing a single case with a control sample: An alternative perspective. Neuropsychologia.

Crawford JR, Howell DC, Garthwaite PH. 1998. Payne and Jones revisited: estimating the abnormality of test score differences using a modified paired samples t test. J Clin Exp Neuropsychol 20(6):898-905.

Damasio AR. 1989. Time-locked multiregional retroactivation: a systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition. Cognition 33(1-2):25-62.

Epstein R, Harris A, Stanley D, Kanwisher N. 1999. The Parahippocampal Place Area:: Recognition, Navigation, or Encoding? Neuron 23(1):115-125.

Epstein RA, Parker WE, Feiler AM. 2007. Where am I now? Distinct roles for parahippocampal and retrosplenial cortices in place recognition. Journal of Neuroscience 27(23):6141-9.

Etienne AS, Jeffery KJ. 2004. Path integration in mammals. Hippocampus 14(2):180-92.

Farrell MJ, Robertson IH. 1998. Mental Rotation and the Automatic Updating of Body-centered Spatial Relationships. Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition 24(1):227-233.

Gomez A, Rousset S, Baciu M. 2009. Egocentric-updating during navigation facilitates episodic memory retrieval. Acta Psychologica (Amst) 132:221-227.

Gomez A, Rousset S, Cousin E, Pichat C, Guinet E, Baciu M. resubmitted. Remembering words learned during an egocentric-updating spatial task activates regions involved in self consciousness. An fMRI study. Neuropsychologia.

Goodrich-Hunsaker NJ, Livingstone SA, Skelton RW, Hopkins RO. 2010. Spatial deficits in a virtual water maze in amnesic participants with hippocampal damage. Hippocampus 20(4):481-91.

Grober E, Buschke H. 1986. Genuine memory deficits in dementia. Developpemental Neuropsychology 3:13-36.

Holdstock JS, Mayes AR, Cezayirli E, Isaac CL, Aggleton JP, Roberts N. 2000. A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in a patient with selective hippocampal damage. Neuropsychologia 38(4):410-25.

Janzen G, Van Turennout M. 2004. Selective neural representation of objects relevant for navigation. Nature neuroscience 7(6):673-677.

Kesner RP. 2009. The posterior parietal cortex and long-term memory representation of spatial information. Neurobiol Learn Mem 91(2):197-206.

King JA, Burgess N, Hartley T, Vargha-Khadem F, O'Keefe J. 2002. Human hippocampus and viewpoint dependence in spatial memory. Hippocampus 12(6):811-20.

King JA, Trinkler I, Hartley T, Vargha-Khadem F, Burgess N. 2004. The hippocampal role in spatial memory and the familiarity--recollection distinction: a case study. Neuropsychology 18(3):405-17.

Köhler S, Crane J, Milner B. 2002. Differential contributions of the parahippocampal place area and the anterior hippocampus to human memory for scenes. Hippocampus 12(6):718-723.

Lavenex PB, Lavenex P. 2010. Spatial relational learning and memory abilities do not differ between men and women in a real-world, open-field environment. Behavioural brain research 207(1):125-137.

Lavenex PB, Lecci S, Pretre V, Brandner C, Mazza C, Pasquier J, Lavenex P. 2011. As the world turns: Short-term human spatial memory in egocentric and allocentric coordinates. Behavioural Brain Research.

Lipton PA, Eichenbaum H. 2008. Complementary roles of hippocampus and medial entorhinal cortex in episodic memory. Neural Plast 2008:258467.

Livingstone SA, Skelton RW. 2007. Virtual environment navigation tasks and the assessment of cognitive deficits in individuals with brain injury. Behav Brain Res 185(1):21-31.

Maguire EA. 2001. The retrosplenial contribution to human navigation: a review of lesion and neuroimaging findings. Scandinavian Journal of Psychology 42(3):225-238.

Maguire EA, Burke T, Phillips J, Staunton H. 1996a. Topographical disorientation following unilateral temporal lobe lesions in humans. Neuropsychologia 34(10):993-1001.

Maguire EA, Frackowiak RS, Frith CD. 1996b. Learning to find your way: a role for the human hippocampal formation. Proceedings of Biological Science 263(1377):1745-50.

Maguire EA, Frith CD, Burgess N, Donnett JG, O'Keefe J. 1998. Knowing where things are: Parahippocampal involvement in encoding object locations in virtual large-scale space. Journal of Cognitive Neuroscience 10(1):61-76.

McNaughton BL, Battaglia FP, Jensen O, Moser EI, Moser MB. 2006. Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'. Nat Rev Neurosci 7(8):663-78.

McNaughton BL, Chen LL, Markus EJ. 1991. "Dead reckoning landmark learning, and the sense of direction: a neurophysiological and computational hypothesis. Journal of Cognitive Neuroscience 3:190-202.

Mellet E, Briscogne S, Tzourio-Mazoyer N, Ghaem O, Petit L, Zago L, Etard O, Berthoz A, Mazoyer B, Denis M. 2000. Neural correlates of topographic mental exploration: the impact of route versus survey perspective learning. Neuroimage 12(5):588-600.

Mendez MF, Cherrier MM. 2003. Agnosia for scenes in topographagnosia. Neuropsychologia 41:1387-1395.

Morris RGM, Garrud P, Rawlins JNP, O'Keefe J. 1982. Place navigation in rats with hippocampal lesions. Nature 297:681-683.

Moscovitch M, Nadel L. 1998. Consolidation and the hippocampal complex revisited: in defense of the multiple-trace model. Curr Opin Neurobiol 8(2):297-300.

Moscovitch M, Rosenbaum RS, Gilboa A, Addis DR, Westmacott R, Grady C, McAndrews MP, Levine B, Black S, Winocur G and others. 2005. Functional neuroanatomy of remote episodic, semantic and spatial memory: a unified account based on multiple trace theory. J Anat 207(1):35-66.

Nadel L, Moscovitch M. 1998. Hippocampal contributions to cortical plasticity. Neuropharmacology 37(4-5):431-9.

Nadel L, Samsonovich A, Ryan L, Moscovitch M. 2000. Multiple trace theory of human memory: computational, neuroimaging, and neuropsychological results. Hippocampus 10(4):352-68.

Nitz D. 2009. Parietal cortex, navigation, and the construction of arbitrary reference frames for spatial information. Neurobiol Learn Mem 91(2):179-85.

O'Keefe J, Dostrovsky J. 1971. The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. Brain Research 34(1):171-5.

O'Keefe J, Nadel L. 1978. The hippocampus as a cognitive map. London: Oxford University Press.

Philbeck JW, Behrmann M, Levy L, Potolicchio SJ, Caputy AJ. 2004. Path integration deficits during linear locomotion after human medial temporal lobectomy. Journal of Cognitive Neuroscience 16(4):510-20.

Redish AD, Touretzky DS. 1997. Cognitive maps beyond the hippocampus. Hippocampus 7(1):15-35.

Salat DH, van der Kouwe AJW, Tuch DS, Quinn BT, Fischl B, Dale AM, Corkin S. 2006. Neuroimaging HM: a 10-year follow-up examination. Hippocampus 16(11):936-945.

Scoville WB, Milner B. 1957. Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry 20:11-21.

Shepard RN, Metzler J. 1971. Mental rotation of three-dimensional objects. Science 171(972):701-3.

Skelton RW, Ross SP, Nerad L, Livingstone SA. 2006. Human spatial navigation deficits after traumatic brain injury shown in the arena maze, a virtual Morris water maze. Brain Inj 20(2):189-203.

Spiers HJ, Maguire EA, Burgess N. 2001. Hippocampal amnesia. Neurocase 7(5):357-82.

Squire LR, Zola-Morgan S. 1991. The medial temporal lobe memory system. Science 253:1380–1386.

Stroop JR. 1935. Studies of interference in serial verbal reactions. Journal of Experimental Psychology 6:661.

Teng E, Squire LR. 1999. Memory for places learned long ago is intact after hippocampal damage. Nature 400(6745):675-7.

Teyler TJ, DiScenna P. 1986. The hippocampal memory indexing theory. Behav Neurosci 100(2):147-54.

Teyler TJ, Rudy JW. 2007. The hippocampal indexing theory and episodic memory: updating the index. Hippocampus 17(12):1158-69.

Vann SD, Aggleton JP, Maguire EA. 2009. What does the retrosplenial cortex do? Nature Reviews Neuroscience.

Warrington EK, James M. 1991. Visual object and space perception battery. England: Thames Valley Test Company.

Whishaw IQ, Hines DJ, Wallace DG. 2001. Dead reckoning (path integration) requires the hippocampal formation: evidence from spontaneous exploration and spatial learning tasks in light (allothetic) and dark (idiothetic) tests. Behavioral Brain Research 127(1-2):49-69.

Wiener SI, Taube JS. 2005. Head direction cells and the neural mechanisms of spatial orientation: The MIT press.

Wishaw IQ, Cassel JC, Jarrard LE. 1995. Rats with fimbria-fornix lesions display a place response in a swimming pool: a dissociation between getting there and knowing where. Journal of Neuroscience 15:5779-5788.

Wolbers T, Wiener JM, Mallot HA, Buchel C. 2007. Differential recruitment of the hippocampus, medial prefrontal cortex, and the human motion complex during path integration in humans. Journal of Neuroscience 27(35):9408-16.

Worsley CL, Recce M, Spiers HJ, Marley J, Polkey CE, Morris RG. 2001. Path integration following temporal lobectomy in humans. Neuropsychologia 39(5):452-64.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Figure A: Schema of the experiment room. An example of the path is represented by a black line; an example of the path reproduction is represented by a dotted red line. On the left side of the room are depicted the observation area for the allothetic movement encoding condition and the drawing area of Experiment 2. The grid used by the assistant experimenter to depict the participant path is represented by grey lines.

Etude 5: Déficits du traitement égocentré mis à jour et de la mémoire contextuelle dans un cas d'amnésie développementale.

Article à soumettre

Deficits in egocentric-updating and context memory in a case of developmental amnesia.

Gomez, A. [1*], Rousset[1], S., Bonniot, C., Moreaud, O. [1,2], Charnallet, A. [1,2].

[1] Laboratoire de Psychologie et NeuroCognition, CNRS - UMR 5105,

Université Pierre Mendès-France, BP 47, 38040 Grenoble Cedex 09, France

[2] CMRR & Neuropsychologie. Pôle de psychiatrie et Neurologie

CHU de Grenoble, BP 217, 38043 Grenoble Cedex 09

ABSTRACT

Following bi-hippocampal damage patients usually suffer from both episodic and spatial memory deficits. However, the specific spatial deficits as well as their relationship to episodic memory following hippocampal dysfunction or damage remain underspecified. We report the case of a patient, DM, who presents developmental amnesia following perinatally acquired bilateral hippocampal pathology. We describe DM's performance relative to controls, on (a) several immediate spatial tasks designed to assess egocentric-updating and allocentric spatial abilities and on (b) a naturalistic and incidental episodic task. DM was severely impaired on three spatial tasks assessing her ability to process self-motion information (i.e., idiotethic) and to form an egocentric-updating representation, while her ability to process external stable landmarks (i.e., allotethic) in an allocentric representation was preserved. Furthermore, DM was severely and predictably impaired on both free and cued episodic recall tasks. Interestingly in the cued recall task she was more impaired at recalling spatial context than factual or temporal information. The results are of particular interest for theories linking spatial and episodic memory functions of the hippocampal formation.

KEYWORDS: Hippocampal, Spatial memory, Allocentric, Episodic memory.

INTRODUCTION

Episodic memory is defined as the memory of an event within its spatio-temporal context (Burgess, 2002; L. Davachi & Wagner, 2002; Moscovitch et al., 2005; Teyler & DiScenna, 1986). Such memories crucially encompass a phenomenological experience defined as a feeling of self-awareness, and a mental travel in space and time (Tulving, 2002, , 2005). Several studies suggest that episodic memory is impaired in the case of hippocampal damage or dysfunctions resulting in profound amnesia (Cermak, 1984; Guillery-Girard et al., 2006; Shayna Rosenbaum et al., 2005; Vargha-Khadem et al., 1997). One major source of evidence toward the involvement of the hippocampal formation in context-dependent memory comes from the study of several patients with developmental amnesia (Vargha-Khadem et al., 1997). Among them, Jon, who suffered hippocampal damage early in life performs poorly on tests of recall memory, due to impaired recollection processes, while other memory performance, such as item recognition memory are preserved (Baddeley et al., 2001).

Building on influential models of spatial functions (O'Keefe & Dostrovsky, 1971; O'Keefe & Nadel, 1978) several theories of episodic memory suggest that the hippocampal formation is particularly relevant to process the spatial context of events (Burgess et al., 2001; Burgess et al., 2001; Byrne et al., 2007; Kentros, 2006; Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998). This structure could bind the different elements of an event and thus insure a coherent reconstruction of the event at retrieval by providing a spatial scaffold (Burgess et al., 2001; Burgess, Maguire et al., 2001; Byrne et al., 2007; Moscovitch et al., 2005). Following early spatial memory theories (O'Keefe & Dostrovsky, 1971; O'Keefe & Nadel, 1978), the spatial context is proposed to be processed within an allocentric representation (i.e., coding for objet-to object relations and independently of the observer's position, Burgess, 2006, , 2008). We will refer to these models as the Allocentric hypothesis of episodic memory.

To test this hypothesis, King et al. (2004) previously assessed the context memory of Jon, a developmental amnesic patient, who presents deficits in recollection processes with preserved familiarity capacities and whose memory performance has been extensively studied (Baddeley et al., 2001; Düzel et al., 2001; Spiers, Burgess, Hartley, Vargha-Khadem et al., 2001; 1997). Following a relatively naturalistic (Virtual Reality) encoding phase of an event, they provided evidence that Jon was impaired in a forced-choice recognition test of object-location, but preserved in an object recognition task. In the forced recognition task, Jon presented equal deficits when choosing an object associated with a "person" (i.e., factual element, "what") or with a "place" (i.e., spatial element "where"). Jon's equal impairments in retrieving the spatial and non-spatial context of an event (e.g., the person who gave the object) question the hippocampal involvement in providing a spatial context of episodic memory for storage. In contrast, evidence from other studies revealed spatial impairments in Jon (King et al., 2002; King et al., 2004; Spiers, Burgess, Hartley, Vargha Khadem, & O'Keefe, 2001) and in other amnesic patients (Bird, Chan et al., 2011; Buckner et al., 2007; Holdstock, Mayes, Cezayirli, Aggleton, & Roberts, 1999) that have been proposed to reflect the link between episodic and spatial functions. In fact, these studies indicate that although pure visuo-spatial object-location matching tasks (i.e., iconic-egocentric tasks) are preserved in amnesia, spatial memory as assessed by object-location tasks with a perspective shift between encoding and test of spatial memory is impaired. These results have been taken as evidence of a functional relationship between episodic and spatial functions through their common reliance on allocentric coding (Burgess, Becker et al., 2001; Burgess, Maguire et al., 2001; Byrne et al., 2007; Moscovitch et al., 2005).

Recently, psychological theories have suggested that spatial context can be processed through egocentric-updating representation (i.e., based on self-motion information, Farrell & Robertson, 1998; Wang & Simons, 1999; Wang & Spelke, 2000). Egocentric-updating would rely on self-motion information often referred as idiotethic cues. Idiotethic information is particularly relevant when one tries to orient without visual or auditory cues. When vision or auditory cues are available, one can also locate oneself in space based on the location of external landmarks which are referred to as allotethic cues. Spatial theories have suggested that the hippocampal structure may be involved in self-motion processing (called idiotethic information, McNaughton et al., 2006; Redish & Touretzky, 1997;

Smith & Darlington, 2011; Terrazas et al., 2005; Whishaw et al., 1997). In humans, several evidence suggests that the human hippocampal formation is involved in self-motion processing, for example when one is asked to point toward the origin of a path in the dark (Philbeck et al., 2004; Wiener et al., 2011; Wolbers et al., 2007; Worsley et al., 2001). Given the characteristics of an egocentric-updating representation (i.e., self-centered, integration of self-movement over time), it has been suggested that these representations might be better suited than allocentric representations to underlie episodic memory (Gomez et al., 2009; Gomez et al., in press; Gomez et al., resubmitted). We will refer to this model as the egocentric-updating hypothesis of episodic memory.

The aim of the present investigation is to provide further evidence of the link between episodic and spatial functions by assessing spatial processing in DM, a patient who presents developmental amnesia resulting from a perinatally acquired bilateral hippocampal pathology. Crucially, we aimed to compare the egocentric-updating hypothesis of amnesia to the allocentric hypothesis. We used an object-location rotation task and a path reproduction task to assess DM's immediate spatial recall abilities. In accordance with the egocentric-updating hypothesis we predicted a selective deficit of egocentric-updating processing in tasks where processing is highly dependent on ideotethic information. Moreover, we predicted a preservation of allocentric processing when it operates from allothetic information only, in opposition with the prediction that can be drawn from theories supposing a dysfunction of the allocentric processing *per se*. To extend our understanding of the relationship between spatial and episodic memory processing, we also assessed DM's anterograde episodic memory through an ecological and controlled paradigm focusing on the "what", "where", "when" components of free and cued recall. We predicted that DM would present a severe deficit in recalling "where" elements. Our prediction was that if DM lacks egocentric-updating processing, she will be unable to form spatially contextualized memory.

Table 8: Neuropsychological evaluation of DM's memory functions. Norms, percentiles, or Z-score are provided in parentheses. Bold highlights DM deficits.

a. All belonging to the parallel version she was administered few months ago.

Neuropsychological examination of patient DM's memory function.		
WMS-R		
Delayed Verbal Memory	**69 (pc 2)**	(100 +/-15)
Delayed Visual Memory	**75 (pc 5)**	
General Memory	**67 (pc 1)**	
Immediate Memory	**73 (pc 4)**	
Working memory	91 (pc 27)	
Free recall and cued recall Grober and Buschke (1986) (Van der Linden, et al., 2004)		
First Trial:		
Free recall	**5/16 (-2.33)***	(8.48 +/-2.18)
Total free + cued recall	**8/16 (1 pc)**	
Second trial:		
Free recall	**3/16 (-3.88)*****	(9.90 +/-2.27)
Total free + cued recall	**9/16 (1 pc)**	
Third trial:		
Free recall	**6/16 (-3.18)****	(11.12 +/- 2.23)
Total free + cued recall	**10/16 (< 1 pc)**	
Recognition		
Hits	16/16	
False recognitions	**9**[a]	
Delayed free recall	**3/16 (-4.81)*****	(11.43 +/-2.2)
Total Delayed free + cued recall	**9/16 (pc 1)**	
Doors and People test (Baddeley, Emslie, & Nimmo-Smith, 1994)		
Doors sub-test		
Part A (max.12)	10/12 (pc 10-25)	
Part B	9/12 (pc 50-75)	
Total (max. 24)	19/24 (pc 50)	
DMS 48 (Barbeau, et al., 2004)		
Set 1	48/48	
Set 2	48/48	
Face naming test (Local test, Grenoble)	96.7% (+.04)	
Rivermaid Behavioural Memory Test (Wilson et al., 1985)	**3/12*****	
Mirror drawing		
First trial	57 cm (+ .4)	
Sixth trial	275 cm (+ .8)	
Seventh trial	206 cm (+.1)	
Digit span		
forward	**4***	(6.56 +/- 1.30)
backward	4	(5,02 +/- 1.44)
Block spatial span		
forward	6	5/19
backward	5	5/19

Autobiographical memory evaluation TEMPau			
	Overall Autobiographical Memory [AM] score	Strictly Episodic [SE] score	Spontaneity score
Remote period			
From 0 to 17 years old	**5/16*** ** (14.20 +/- 1.32)	**0/16*** (9.80 +/- 4.20)	13/16 (14.85 +/- 1.78)
From 18 to 25 years old	**5/16*** ** (13.39 +/- 1.88)	**0/16** ** (10.15 +/- 3.85)	**8/16** ** (14.61 +/- 2.10)
Last 5 years	**1/16*** ** (14.95 +/- 1.00)	**0/16*** ** (12.40 +/- 3.41)	**4/16*** ** (15.06 +/- 1.82)
Recent period			
Last months	**14/16*** (15.35 +/- .65)	12/16 (13.50 +/- 2.42)	16/16 (15.52 +/- .77)

Table 9: Autobiographical memory evaluation on the TEMPau according to period (Remote, Recent) and types of score. Overall autobiographical memory score (AM) provides a global recall score encompassing episodic recalls and semantic recalls. Strictly episodic memory score (EM) provides a recall score depending on the specificity of the recall, its temporal and spatial attributes. The spontaneity score measures how much help was provided by the neuropsychologist for the recall to be detailed, specific, and in a spatial and temporal context. Norms are provided in parentheses. Overall *is for p < .05, ** for p<.01, *** for p<.001. Bold highlights DM deficits.

MATERIALS AND METHODS

1 Case description

DM is a right-handed young woman, who was 31 years old at the time of testing (April 2010). After a normal birth, she presented on the fourth day and for several days, a partial status epilepticus with right-sided convulsions, requiring her stay in intensive care for 3 weeks. She never presented seizures again and has not been treated for epilepsy, nor has had any medical treatment. DM presented a small developmental delay, walking was acquired at 18 months (by 2 years of age she presented osteoarthritis of the hip), and spoken language at 2 years. No other neurological problems were evident until she reached age 5 when memory impairments were first noted on her entrance into a mainstream school. Her schooling was difficult, she needed a lot of effort and was very slow (many repetitions) to acquire new knowledge. After several years, she managed to obtain a vocational training certificate as a beautician. Since early childhood, DM has complained of memory disorders causing severe learning difficulties, several omissions especially in prospective memory. In addition, she has always struggled to find her way, to learn routes or itineraries. These impairments have severely handicapped her in her professional life.

2 Neuropsychological examination

DM's performance on psychometric tests assessing memory function is presented in Table 8 (and includes General memory, Recall and Delayed test, Recognition, Short-term and Procedural memory performance). On the Weschler Memory Scale-revised (WMS-R, Wechsler, 2001), DM was impaired especially on recall tests and on delayed memory. Verbal long-term memory was assessed by a selective reminding test with free and cued recall (Van der Linden et al., 2004). DM's free recall and cued recall were severely impaired both on immediate and delayed testing. She recognized fewer target words than normal participants and made many false recognition responses (Although they all belonged to a parallel version of the test that she was administered few months before). On the Rivermead Behavioral Memory Test (Wilson, Cockburn, & Baddeley, 1985), DM's deficits were also severe.

Visual recognition processes were spared as assessed by the sub-test face recognition of the WMS-R (Wechsler, 2001), the Doors and People Test

(Baddeley, Emslie, & Nimmo-Smith, 1994) and the Delayed-Matching-Sample (DMS) 48 (Barbeau et al., 2004).

DM did not present any degree of retrograde amnesia on semantic knowledge as assessed by the Autobiographical Memory Questionnaire (Kopelman, Wilson, & Baddeley, 1989). She knew perfectly the name and other elements of all her family, suggesting a possible preservation of semantic knowledge. However, she presented retrograde amnesia on episodic memories as assessed by the TEMPau (See Table 9, Piolino, 2003). She was able to recall the factual content of some events but was unable to detail the specific perceptual temporo-spatial information (i.e., severely impaired on Episodic Memory score, EM). Surprisingly, on the TEMPau the EM score on the very recent period (last few months) was preserved. On inquiry DM also appeared perfectly oriented in time and space. Both preservations appear to be at odds with what is generally observed in acquired amnesia following hippocampal lesions and were probably solved through compensatory strategies.

She was in the higher range on visuo-motor procedural memory (Mirror drawing test), and presented a normal short-term span and working memory (Wechsler, 2000, 2001)

DM presented normal visuo-spatial abilities as measured by visual-spatial skills testing (identification of degraded letters and location of degraded figures, Warrington & James, 1991b). The slight slowing in mental flexibility (Trail Making Test B) does not fit with a dysexecutive syndrome. Oral and written expression, as well as comprehension, was well preserved. She spoke fluently and presented no signs of anomia. (See Table 10)

Her overall intellectual efficiency is consistent with her education with a performance IQ estimated between 90 and 100 (Raven's Progressive Matrices, PM 38; Raven, 1989, see Table 10) and verbal IQ estimated between 90 and 100 (Mill Hill Test, Watts, Baddeley, & Williams, 1982). This IQ estimation compared to her WSM-R score resulted in a difference with a minimum of 23 and a maximum of 33. That discrepancy is characteristic of amnesia in adults as proposed by Weiskrantz (1985).

In summary, DM is severely amnesic. She presents severe deficits of remote autobiographical episodic memory. She is severely impaired on free and cued recall tests of anterograde memory.

3 Magnetic resonance imaging examination

A structural magnetic resonance scan performed in April 2009 at the Magnetic Resonance Imaging Unit of the University Hospital of Grenoble, France, revealed an asymmetrical bilateral atrophy of the hippocampal region (larger on the right-side), as well as a posterior parietal atrophy. See Figure 38.

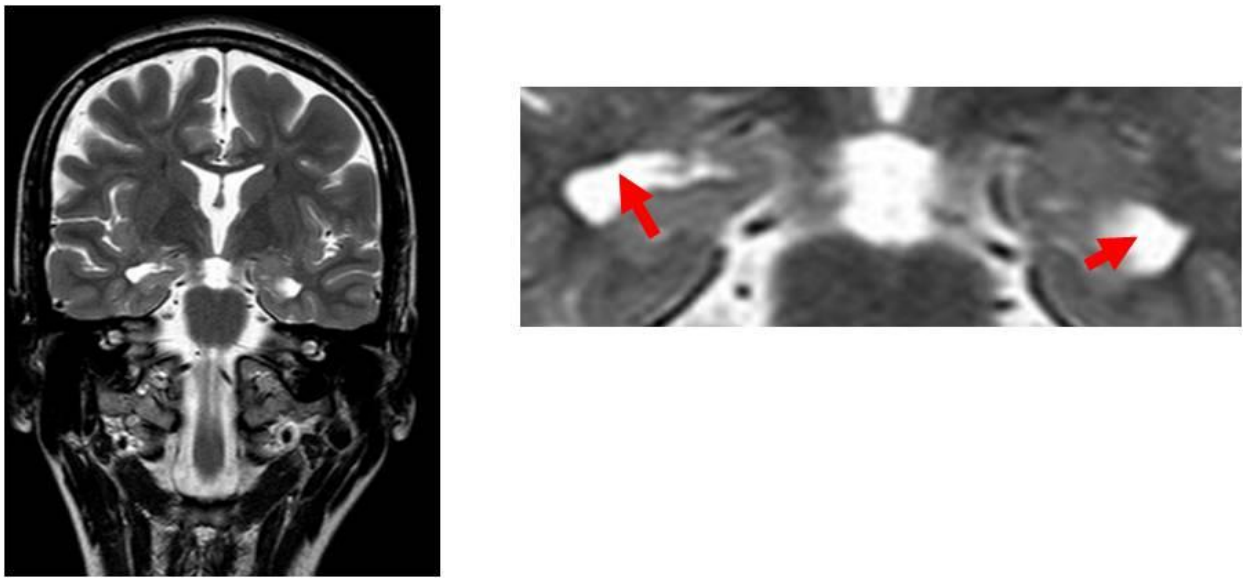


Figure 38: On the left, a coronal T1-weighted MRI section of DM's brain, reduced areas appear hypointense on image. On the right, arrows indicate areas reflecting bi-hippocampal reductions.

Neuropsychological examination of DM's intellectual abilities, language and visuo-spatial abilities	
Estimated Verbal Intelligence Quotient (VIQ) (Raven et al., 1989)	90-100
Estimated Performance Intelligence Quotient (PIQ) (Raven et al., 1989)	90-100
Trail Making Test	
Part A	34 s (-.37)
Part B	106 s (-1.79)
Stroop test (Stroop, 1935)	
Naming	62 s (0 error)
Reading	40 (0 error)
Interference Time	105 (0 error)
Verbal Fluency	
Phonemic (letter P)	15 (-.93)
Semantic (animals)	19 (-.98)
Identification of degraded letters	
Numbers localisation	20/20
(Visual object and space Perception Battery, Warrington & James, 1991)	20/20
WAIS-R sub-test (WAIS, Wechsler, 2000)	
Digit Span	6/19
Digit symbol	9/19
Arithmetic	4/6
Money Road Map Test of Direction Sense (Money, Alexander, & Walker, 1965)	
Without rotation	13/13
With rotation	13/13
Benton's Test of Left–Right Orientation (Benton, 1994)	
Part 1	12/12
Part 2	24/24
Computer adapted version of the Guilford-Zimmerman (GZ) Orientation Test (Guilford & Zimmerman, 1948)	47.06% (-1.1)

Table 10: Neuropsychological examination of Intellectual abilities, Languages and visuo-spatial. Norms, percentiles, or Z-score are provided in parentheses. Bold highlights DM deficits.

4 Experimental investigations

4.1 Immediate Spatial task

The following experiments were designed to investigate DM's ability to create an egocentric-updating representation on the basis of self-motion information, as well as her ability to form an allocentric representation on the basis of external stable stimuli. As such, DM will be compared to a matched control group on several immediate spatial tasks. In the following study, egocentric-updating ability was assessed using two main tasks, an object-location rotation task without visual or auditory cues and an immediate path reproduction task.

4.1.1 The object-location rotation task

The experiment took place in a four by four meters room with furniture (2 desks, 2 closets, 3 chairs) a window and a door. In each trial, participants, standing on a cross in the middle of the room, are instructed to memorize the location of three target objects in the room (the door, a window, and a closet), in order for them to point into the direction of a target when instructed to do so. Two conditions are interleaved: 1) a Rotation condition, and 2) a No rotation condition. In the Rotation condition, participants are asked to carry out a rotation at their own pace. When participants face the correct final direction, they are instructed to stop and are asked to point to a target object. In the No rotation condition, participants do not rotate before the pointing test. In-between each trial, the experimenter orients them to face a particular direction.

In each condition, during the encoding-test delay, participants had to count backwards out loud. To control for the encoding-test delay: a) a Rotation trial was always tested before a No Rotation trial, b) during each Rotation trial, the experimenter recorded the encoding-test delay, c) this delay was then replicated in the following No rotation trial. For each trial, an assistant experimenter registered the pointed direction on a large paperboard on the ground. Twelve trials were tested in each condition.

4.1.2 The path reproduction task

The procedure aimed to dissociate idiothetic (i.e., self-motion cues) and allothetic (i.e., sensorial information extracted from stable stimuli, also called allocentric, Bures et al., 1998) information available to form a path representation. Each trial was divided into two parts (See Fig. 39): a path encoding phase,

and immediately afterwards, a drawing of the path on a room map. Three encoding conditions were assessed: 1) Experimenter encoding; 2) Self-Vision encoding, 3) Self-No vision encoding.

In the experimenter encoding condition, participants watched the experimenter produce the path. They did not perform it and only saw the movements he carried out. Participants could only rely on allothetic information (external information) to form a representation of the path and to solve the test.

In the Self-Vision encoding condition, an experimenter guided the participants along the correct path. Participants performed a first-person movement with full vision and audition. This Self-vision condition provided participants with both idiothetic and allothetic information to form a representation. In this condition, contrary to what happens when the experimenter produces the path, participants must have a mental representation of the subsequent position that their body took during path production. To do so, external landmarks can help (e.g., to know that after the first segment they were facing the second window) but are surely not sufficient to form a coherent representation of their entire path. Thus, to solve this task they will mainly rely on idiothetic information.

In the Self–No vision encoding condition, an experimenter guided participants along the correct path. Participants performed a first-person movement but were blindfolded and wore headphones. Participants could only rely on idiothetic information to form a representation and solve the test, and thus they could only use an egocentric-updating representation (Burgess, 2008; Farrell & Robertson, 1998; Gomez et al., 2009; Wang & Simons, 1999; Wang & Spelke, 2000). In the map drawing test, participants can use an allocentric or an egocentric-updating representation but not an iconic egocentric representation as the perspective differs from the encoding one.

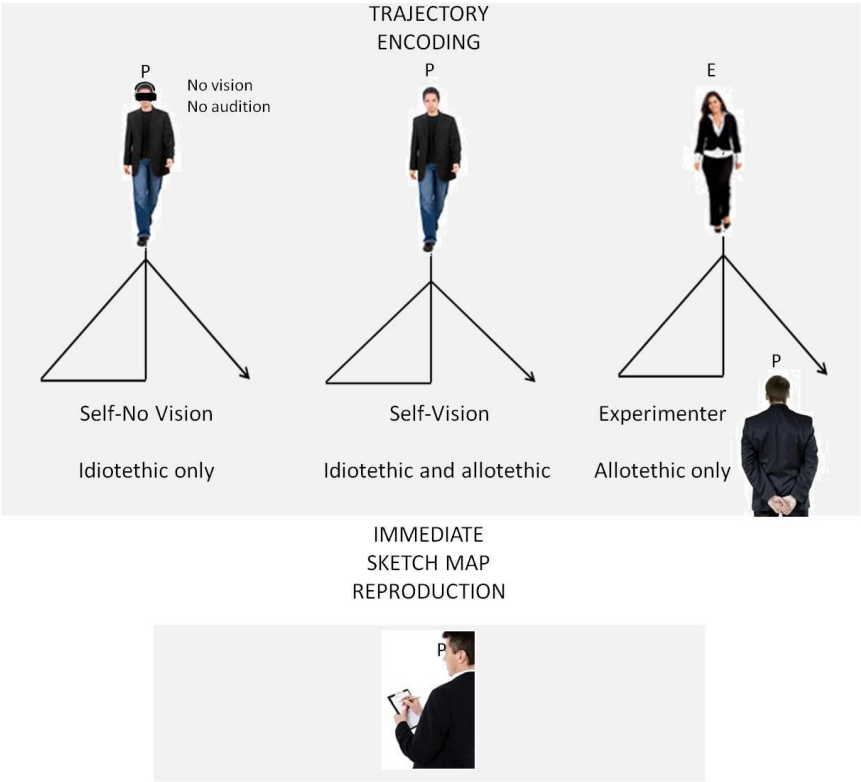


Figure 39 : Path Reproduction Task Procedure. (Top) Path encoding conditions : Left, Self-No vision; Middle, Self-Vision; Right, Experimenter. P is for participant and for patient; E is for Experimenter. In the Self-No vision conditions participants produce the path blindfolded and with a helmet. It provides only idiothetic information. In the Self-Vision condition participants simply produce the path. It provides both idiothetic and allothetic information. In the Experimenter condition, participants do not produce the path but watch the experimenter producing it. It provides only allothetic information. (Bottom) The path drawing reproduction task.

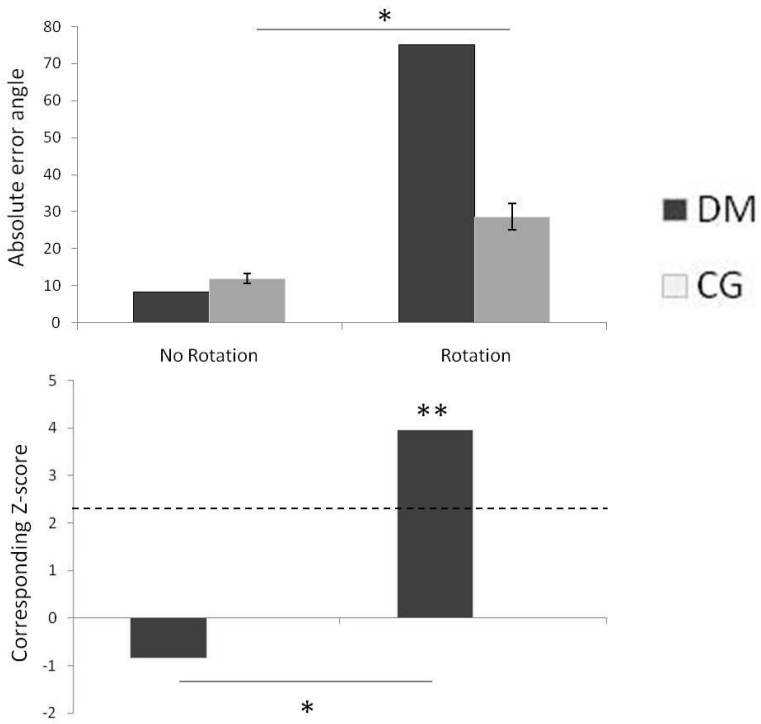


Figure 40 : Object-location Rotation Task Results. (Top) Overall error size in degrees for DM and the control group in each encoding condition (1-Self-No vision; 2-Self-Vision; 3-Experimenter) on a drawing reproduction task. For the control group, the mean score is shown by the bar, and error bars indicate the standard error. * indicates effect of encoding in the control group. (Bottom) Corresponding Z-scores derived by comparing DM to the control group. The dashed line shows T=2.26, * over bars indicate significant deficits, *over between bars indicate statistically significant dissociation between conditions. Overall *is for p < .05, ** for p<.01, *** for p<.001.

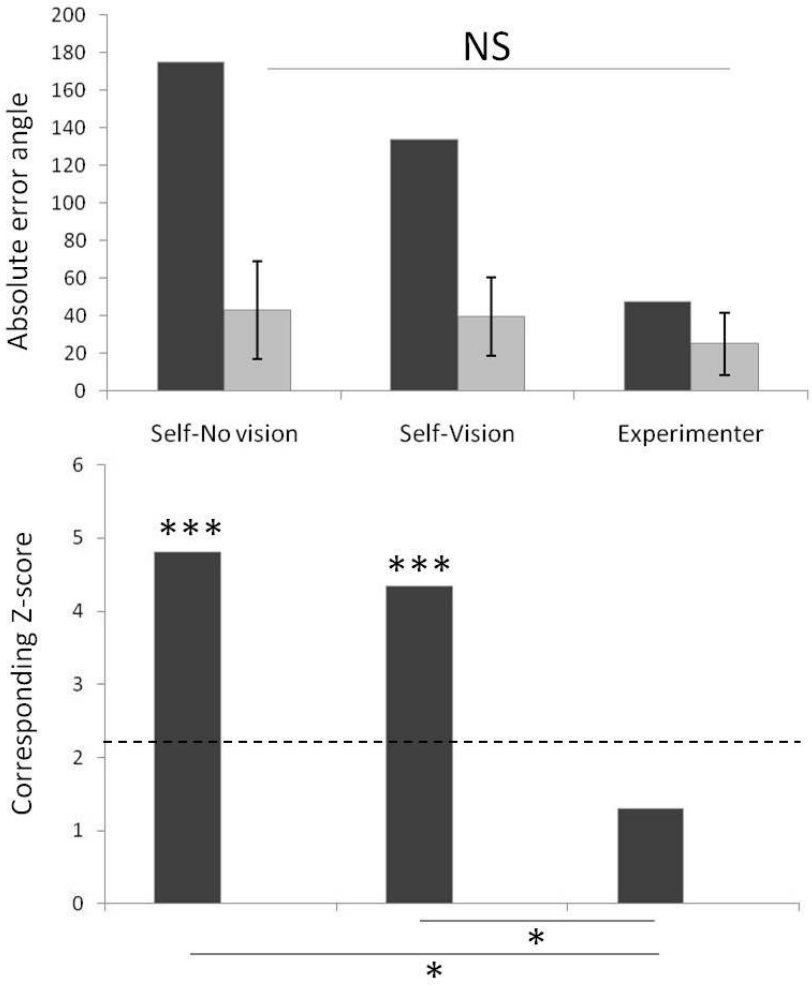


Figure 41 : Trajectory Reproduction Task angle error Results (Top) Overall error size in degrees for DM and the control group in each encoding condition (1-Self-No vision; 2-Self-Vision; 3-Experimenter) on a drawing reproduction task. For the control group, the mean score is shown by the bar, and error bars indicate the standard error. * indicates effect of encoding in the control group. (Bottom) Corresponding Z-scores derived by comparing DM to the control group. The dashed line shows T=2.26, * over bars indicate significant deficits, *over between bars indicate statistically significant dissociation between conditions. Overall *is for p < .05, ** for p<.01, *** for p<.001.

The experiment took place in an indoor area of approximately 4m by 6m with 2 doors on one side, 4 windows on another side, and a blackboard on a third side of the room (See Figure A). No visual features were present on the floor. In each condition, participants encoded 5 different paths with three to four turns (ranging from 90 to 135°, mean angle 114.23°, SD 22.65°) and two to three segments. Each path was 16 meters long. Trials of the encoding condition were presented in block and in a fixed order (i.e., Self-Vision, Self-No vision, Experimenter), to ensure that possible tiredness or practice effects were constant across participants. The segments' distance, amplitudes and number of turns were counterbalanced across conditions. For each trial, encoding was timed to last 30s. Reproduction drawing was immediate and lasted no more than 1 minute. Before the evaluation, participants practiced with three trials of each condition.

4.1 Immediate Spatial Tasks Results

4.1.1 Data analysis

DM's performance was compared to a control group's (ten women matched on age, M = 26.4, SD = 4.5, education level and on estimated performance IQ, Raven matrix, M = 100, SD = 10.4).

In the object-localization rotation task, on each trial, the experimenter marked the pointed direction on a paper laid on the ground while participants were blindfolded. From this record, both agular and metric error were computed. The unsigned (absolute value) angle error size was calculated between the expected direction and the observed direction and is expressed in degrees. The unsigned (absolute value) distance error was calculated between the expected distance of a path section and the produced distance and is expressed in meters.

In the path spatial task, for each angle, the unsigned (absolute value) angle error size was calculated between the expected angle and the produced angle. Angle error size is expressed in degrees. For each condition or sub-test, modified t-tests (Crawford & Howell, 1998) were carried out to compare DM's performance with that of the CG.

When a classical functional dissociation was assessed between conditions, a modified Z-score was calculated following Crawford, Garthwaite and Gray's recommendations (Crawford et al., 2009). This score respect the three following criterion for two tasks X and Y, as described by Crawford et al. (2009):

Criterion 1 - Patient's score on Task X is significantly lower than controls using Crawford and Howell's (1998) modified t-test method.

Criterion 2 -Patient's score on Task Y is not significantly lower than in the control group (i.e., score fails to meet threshold for a deficit and is therefore considered to be within normal limits).

Criterion 3 - Patient's score on Task X is significantly lower than patient's score on Task Y using Crawford, Howell and Garthwaite's (1998) test.

4.1.2 Control group

In the object-localization rotation task, a Friedman test was conducted on the angle error size with delay conditions (1, Rotation; 2, No rotation) as a within-participant factor. Mean and standard errors are plotted in Figure 40. The analysis did reveal an advantage of the No rotation (M=12.16, SD=4.19) delay condition over the Rotation (M=27.75, SD=11.51) condition, χ^2 (1, 10) = 9.0, p<.05.

In the path reproduction task, for the control group, a Friedman test was conducted on the angle error size with encoding conditions (1, Self-No vision; 2, Self-Vision; 3, Experimenter) as a within-participant factor. Mean and standard errors are plotted in Figure 41 and Table 11. The analysis did not reveal any difference between encoding conditions [χ^2 (2, 10) = 1.4, p=.49]. A Friedman test was conducted on distance error size with encoding conditions (1, Self-No vision; 2, Self-Vision; 3, Experimenter) as a within-participant factor. Mean and standard deviation are displayed in Figure 4. The analysis did not reveal any difference between encoding conditions, χ^2 (2, 10) = 2.6, p=.27.

4.1.1 Case DM

In the object-localization rotation task, mean scores of DM and corresponding Z-score are displayed in Figure 41 and Table 11. Results indicate that DM is impaired only in the condition with a rotation and is preserved when she does not have to rotate during the same delay (p>.5). Her performance dissociate (p <.05) over the conditions suggesting that she has trouble updating the position relative to her orientation but no deficits in maintaining the relative position of different objects during this short period of time.

Reproduction distance absolute error in meters		
	DM	CG
Self-vision	3.44 ***	1.95 +/-.38
Self-No vision	3.85 ***	2.09 +/-.48
Experimenter	2.24	2.07 +/-.49

Table 11: Path reproduction task results. Mean absolute distance error in meters for DM and the Control Group (CG, standard error in parentheses) according to the encoding condition: 1) Self path production with Vision, 2) Self path production without vision, 3) Experimenter production of the path.. *** indicates p<.001 significant deficits.

In the path reproduction task, mean scores of DM and corresponding Z-score are displayed in Figure 41. Results indicate that DM is impaired in the Self-No vision encoding and in the Self-Vision conditions compared to the CG (*ps* < .05), but is unimpaired in the Experimenter encoding condition. Moreover, results indicate a dissociation between these tasks both on angular and distance errors (*ps* <.05).

4.2 Immediate Spatial Tasks Discussion

The immediate spatial tasks results provide evidence of a particular impairment of DM in processing self-motion information.

In the object-localization rotation task, DM is severely impaired when she needs to update her spatial representation on idiotethic information alone (based only on vestibular and proprioceptive information, no visual or auditory information is available). But DM does not have any difficulty memorizing the position of several objects in the room over a similar delay, if she does not need to update her body-orientation. Additionally, DM presents a normal spatial block span; each trial delay was very short (less than 20s.) and only three target objects were memorized. Hence, the functional dissociation between the Rotation and No rotation conditions suggests that DM's deficit arises from an inability to update her self-motion orientation in space, rather than to code for object-locations over short-delays. To our knowledge, this is the first evidence of a deficit in processing angular self-motion information in a case of developmental amnesia due to bilateral hippocampal atrophy.

In the path reproduction test, DM is impaired whenever she needs to track her body position in the environment (i.e., on the basis of ideotethic information), but not when she can encode the path on the basis of the external information (i.e., on the sole basis of allotethic information). This result is in line with previous data suggesting path integration deficits in patients with acquired hippocampal amnesia (Gomez et al., in press; Philbeck et al., 2004; Worsley et al., 2001) and extends it to a case of developmental amnesia. Crucially, it shows a striking preservation of allocentric spatial processing following hippocampal amnesia. In fact, DM's performance is preserved in allocentric processing when spatial information is collected on the sole basis of allotethic information suggesting that previous observations of allocentric deficits in patients with hippocampal lesions might result from deficits in processing self-motion information, as acknowledged by some authors (Holdstock et al., 2000; King et al., 2002; King et al., 2004).

4.3 Subsidiary Spatial tasks

The following tasks were included in order to control for the possibility that factors other than the processing of idiothetic information (such as mental rotation or left–right orientation) could explain group differences on the experimental tasks. The subsidiary tasks were given before the experimental tasks, in a fixed order as follows: Benton's Test of Left–Right Orientation, and Money's Road Map Test. DM presents perfect performance in both tests (See bottom part of Table 10)

Benton's Test of Left–Right Orientation Normal (Benton, 1994).

This test assesses left–right orientation and mental rotation. The subject was asked to sit facing the experimenter, and they were then asked a series of questions, such as 'show me your right eye', 'touch your right ear with your left hand', 'point to my left leg' and 'put your left hand on my right shoulder'. If people have difficulty in identifying their own left or right body parts, this may indicate a general left–right orientation deficit. If they had difficulty in identifying the experimenter's left or right body parts, this could be caused by a difficulty in mentally rotating their body image to match the experimenter's direction (or equally in rotating the experimenter's body to match their own).

Money Standardized Road Map Test (Money, Alexander, & Walker, 1965)

This task also tests mental rotation (of the image of the subject's own body) together with left–right orientation. The subject was shown a road map with a route marked on it and had to tell the experimenter which direction (left or right) they would have to turn at each bend in the route if they were to navigate the route correctly.

4.4 Episodic Memory task

DMs' relative preservation of very recent autobiographical episodic memory appears discordant with her episodic memory preservation for recent period in the TEMPau test. To further assess her episodic memory, we designed a new episodic memory task. Using Session 1 as an ecological reference event, we assessed on Session 2 participant's free and cued recall of this event. A controlled and incidental learning of an autobiographical event will allow a clarification of this apparent discrepancy.

This procedure provides an experimental naturalistic and incidental episodic memory tests. Although difficult to apply in real neuropsychological evaluation, this task presents three advantages compared to other episodic memory tests: 1) it is an ecological episodic autobiographical memory test, as a real event is being tested; 2) it is an experimentally controlled task, as the experimenter controls what is learned; 3) it assesses incidental learning, as the participant is not informed that the event will have to be recalled.

4.4.1 Encoding phase

On a prior appointment, participants performed different tests (Digit span, Money standardized Road map test, Left-Right orientation test enhanced with figurines, Guilford-Zimmerman test, Rotation test, 3D Joystick-computer test, Track test...).

4.4.2 Test Phase

Participants' memory of this appointment was tested by means of a free and a cued recall task. Testing occurred after two weeks (+/- 2 days) in a different room to prevent recognition of elements or familiarity to provide additional help. The evaluation is divided into a free recall of the event, and a cued recall test.

Free recall instructions were built on the basis of TEMPau recall instructions (Piolino, 2003; Piolino et al., 2000). Participants were instructed to recall the last appointment at the hospital. They were asked to describe the events as accurately as possible and to locate them in space and time. To conduct the recall of the event, they were asked to describe: 1) The circumstances and events; 2) What they did, or was done, what they felt; 3) Who was present; 4) Where what they describe took place; 5) When it happened. Each recall was taped and then transcribed in text. Then, two experimenters quoted the transcription. The quotation reported the occurrence of the three following categories: "what", "where", and "when" elements. Given the recall of participants, two additional categories were created; 1) "Inner thoughts, feelings" which do not benefit from the experimental manipulation as their veracity cannot be controlled; and 2) Intrusions.

Cued recall questions are reported on the supplementary Figure B. This methodology has been previously used to assess episodic memory in semantic dementia (Adlam, Patterson, & Hodges, 2009). Participants had to answer specific questions about the event: 14 questions in each category ("What", Where" and "When").

4.1 Episodic Memory Results and Discussion

4.1.1 Control group Results

In the free recall task, a Friedman test (as responses did not follow a Gaussian curve) was conducted on the number of elements reported according to three categories of interest ("what", "where", "when") as described in the Material and Methods section. The analysis revealed an effect of category

[χ^2 (2, 10) = 15.84, *p*<.001]. More factual elements ("what", M= 23.1, SD= 5.15) were spontaneously recalled than spatial ("Where", M=11.6, SD= 5.13) or temporal ones ("When", M= 10.1, SD= 2.33, [χ^2 (1, 10) = 10.00, *p*<.001]).

In the cued recall task, a Friedman test was conducted on the number of elements correctly recalled when cued according to three categories of interest ("what", "where", "when"). Mean and standard error are illustrated in Figure 42. The analysis revealed an effect of the category [χ^2 (2, 10) = 7.94, p<.01] with fewer temporal elements retrieved than factual ones, and fewer factual elements retrieved than spatial ones when cued. This suggests that the previous advantage of "What" elements reflects a tendency to spontaneously recall factual elements rather than spatial and temporal ones.

4.1.1 DM Results

In the free recall task, DM is severely impaired compared to the CG (*p<.05*) on free recall of the previous meeting, she can only report 19 relevant elements (all categories pooled, including inner thoughts and details). She also pathologically reports 9 events or elements that did not occur (*p<.001).* More specifically, she presents pathological results in the "What" (9 elements) and "Inner thoughts and feeling" (1 element) components (*ps<.05),* and borderline results on the "where" (2 elements, T=-1.68), and "When" (6 elements, T=-1.60) components. Performance in the different categories of interest does not dissociate.

In the cued recall task (Figure 42), when cued for factual, temporal or spatial elements, DM was severely impaired on spatial ("Where", p<.001), and factual ("What", p<.001) elements. On cued recall of temporal elements, effect was marginal ("when", T= 2.16) due to low level performance. Interestingly, in this task, a functional dissociation appeared between her ability to recall cued spatial elements compared to cued factual elements (p<.001). She was also more impaired in cued recall of factual than temporal elements (p<.05).

4.1.1 Episodic Memory task Discussion

The episodic memory recall test confirmed the presence of severe deficits as previously observed in the classical neuropsychological examination (e.g., selective reminding test with free and cued recall or TEMPau test). Contrary to what was suggested by her performance on very recent period of the TEMPau, her episodic memory of recent events (which occurred two weeks before) was impaired. The presence of a severe deficit both in free and cued recall of this episodic memory task suggests that in the TEMPau, DM was able to use compensatory strategies for the recent period. We suggest that she uses rehearsal strategies (probably helped by her entourage and relatives) on significant events of her recent life, which would explain why her performance seems preserved on relevant recent episodes of her life in the TEMPau, and impaired on information learned incidentally, and irrelevant to her autobiography.

Furthermore, DM presents a functional dissociation between her recall of spatial elements and her recall of factual ones: she truly lacks the ability to mentally project herself back in space. She does not picture herself in space when recalling events. This dissociation is not present in free recall but control participants greatly vary on their spontaneous recall of spatial elements (as a reminder, M= 11.6 and SD=5.15). DM would thus present a deficit in this task only if she had not recalled a single spatial element. It is to note that she only reported two spatial elements of the event that might moreover be reported using the previously mentioned compensatory strategies ("one of the rooms was slightly bigger", "I was standing"). The cued recall test is thus very interesting as it does not allow her to use compensatory strategies and it reduces the variance in the control group. In such conditions, control participants easily and steadily report many aspects such as their body position and spatial elements whereas DM cannot. This result is in line with previous reports of amnesic patients' inability to remember events in their spatial context. However, this is the first evidence to our knowledge of the presence of a dissociation between spatial and temporal or factual elements of an event in a developmental case.

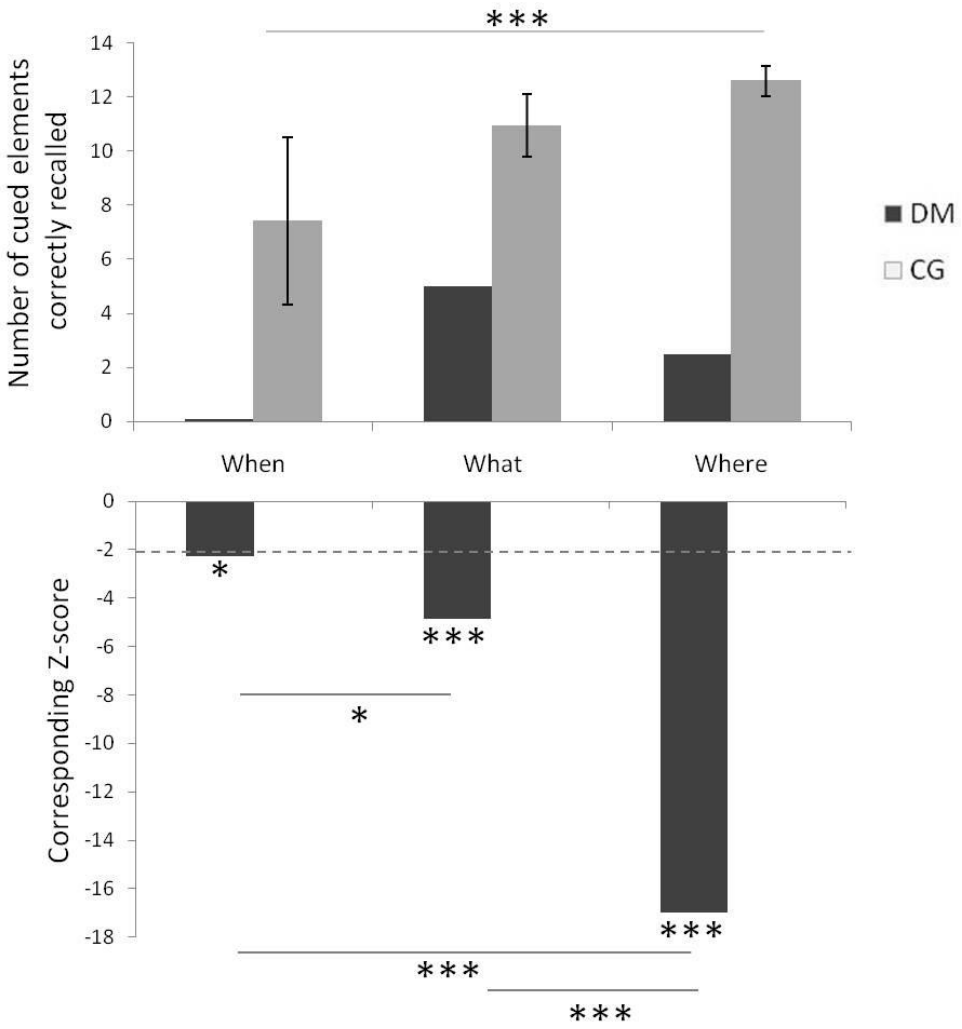


Figure 41: Episodic memory task results: On the left, is plotted performance on free recall and on the right, performance on cued recall. (Top) Average number of elements freely recalled, or correctly recalled when cued respectively, for DM and the control group according to the components: 1) Temporal, When; 2) Factual, What; 3) Spatial, Where. For the control group, the mean score is shown by the bar, and error bars indicate the standard deviation. * indicates effect of the component in the control group. (Bottom) Corresponding Z-scores derived by comparing DM to the control group. The dashed line shows T=2.26, * over bars indicate significant deficits, * between bars indicate statistically significant dissociation between conditions. Overall *is for $p < .05$, ** for p<.01, *** for p<.001.

GENERAL DISCUSSION

This study presents the case of patient DM, who is severely amnesic following perinatally acquired bilateral damage to the hippocampal formation associated with posterior parietal atrophy. The purpose of the present study was a) to link her amnesia to her performance on egocentric-updating spatial tasks and b) to explore on a naturalistic, incidental episodic task her ability to recall “what”,”where” and “when” elements of an event.

DMs’ immediate spatial abilities revealed a severe deficit in immediate spatial recall. Such a deficit is congruent with previous reports of immediate spatial memory deficits in patients with bi-hippocampal amnesia (Buckner et al., 2007; Holdstock et al., 2000; King et al., 2002; King et al., 2004). Such deficits have previously supported theories suggesting a specific role of the hippocampal formation in providing the spatial context of episodic memory (Bird & Burgess, 2008; Burgess et al., 2001; Byrne et

al., 2007; Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998). These studies reported deficits in spatial object-localization when tests occurred from a shifted-point of view rather than from an identical point of view. In line with early theories of spatial hippocampal functions (O'Keefe & Nadel, 1978), the shifted view condition was thought to reflect allocentric representations of space, while the same-view condition was thought to reflect an iconic-egocentric representation (i.e., retinotopic self-to object location). However, in the shifted-view condition, participants can rely on self-motion information (i.e., idiotethic cues) and on external landmarks (i.e., allotethic cues) to solve the task. Thus, the patients' deficit might arise from self-motion processing, from external landmark processing or from both.

DM was impaired in a rotation task without vision (i.e., idiotethic only) and a path encoding without vision (i.e., idiotethic only). In line with recent studies suggesting path integration deficits following hippocampal amnesia in humans (Philbeck et al., 2004; Worsley et al., 2001), we present the first case of impairment in self-motion processing following perinatally acquired bi-hippocampal lesions. Noticeably, we used an original procedure which enabled us to disentangle between the two sources of information (i.e., allotethic and idiotethic). Crucially, the path reproduction task indicates that when an allocentric representation is based on external landmarks alone, DM is unimpaired. These results suggest that the deficit observed in previous patients with bi-hippocampal damage such as DM might be due to a deficit in self-motion information processing rather than a deficit in external landmark information processing. We thus suggest that patients with bi-hippocampal amnesia could be impaired in processing egocentric-updating representations rather than allocentric representations.

Unsurprisingly, DM is severely impaired on the experimental episodic recall task as previously reported in developmental or acquired amnesia (Baddeley et al., 2001; Düzel et al., 2001; Spiers et al., 1997; 2001). Additionally, this case study suggests that DM is more impaired in the recall of spatial context elements than factual or temporal elements. This result is in disagreement with Jon's performance as assessed by King et al. (2004), as in Jon's case no dissociation was observed between factual elements and spatial context elements. We suggest that contamination by familiarity processes could account for the King et al. results obtained in their forced-choice recognition task. In fact, familiarity processes can intervene even when solving an inter-item associative recognition, as these items can be unitized during encoding (Jäger & Mecklinger, 2009; Piekema, Rijpkema, Fernández, Kessels, & Aleman, 2010). The degree of unitization on intra-item (i.e., object recognition task) is stronger than on inter-item (i.e., object-place, object-person associative recognition task). So, as less familiarity is engaged on the associative recognition test, this could explain why Jon is more impaired than on the item recognition test. Nevertheless, familiarity issued from inter-item unitization could determine forced-choice recognition performance. This involvement of familiarity would contribute to the equivalence between performance on spatial and non-spatial contextual elements. Instead, our procedure is meant to assess pure recollection process with no contamination by familiarity processes. Using a cued recall procedure, we provide evidence that patients with perinatally acquired lesions to the hippocampi fail to retain an episode and crucially fail to a greater extent to retain its spatial context. This evidence is congruent with many theories of episodic memory suggesting a specific role of the hippocampal formation in providing spatial context to an episode (Bird & Burgess, 2008; Burgess et al., 2001; Byrne et al., 2007; Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998).

We hypothesized that amnesia might be related to a deficit in processing egocentric-updating information. To test this hypothesis we have assessed spatial processing preservation in a severe case of amnesia. Our results further suggest that the link between episodic memory and spatial context might rely on egocentric-updating (Gomez et al., 2009) rather than allocentric processing (Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank all participants, in particular Ms. DM, for their time and effort. The authors would also like to thank Elise Antoine, Mélanie Cerles and Sophie Lemmonier for their precious experimental contribution. This work was partially funded by a

French grant of the research and national education department.

REFERENCES

Adlam, A. L. R., Patterson, K., & Hodges, J. R. (2009). "I remember it as if it were yesterday": Memory for recent events in patients with semantic dementia. *Neuropsychologia, 47*(5), 1344-1351.

Baddeley, A., Emslie, H., & Nimmo-Smith, I. (1994). The doors and people test. *Bury St. Edmunds, UK: Thames Valley Test Company*.

Baddeley, A., Vargha-Khadem, F., & Mishkin, M. (2001). Preserved Recognition in a Case of Developmental Amnesia: Implications for the Acaquisition of Semantic Memory? *Journal of Cognitive Neuroscience, 13*(3), 357-369.

Barbeau, E., Didic, M., Tramoni, E., Felician, O., Joubert, S., Sontheimer, A., et al. (2004). Evaluation of visual recognition memory in MCI patients. *Neurology, 62*(8), 1317.

Benton, A. L. (1994). Contributions to neuropsychological assessment: a clinical manual: Oxford University Press, USA.

Bird, C. M., & Burgess, N. (2008). The hippocampus and memory: insights from spatial processing. *Nature Reviews Neuroscience, 9*(3), 182-194.

Bird, C. M., Chan, D., Hartley, T., Pijnenburg, Y. A., Rossor, M. N., & Burgess, N. (2011). Topographical short term memory differentiates Alzheimer's disease from frontotemporal lobar degeneration. *Hippocampus, 20*(10), 1154-1169.

Buckner, R. L., Hartley, T., Bird, C. M., Chan, D., Cipolotti, L., Husain, M., et al. (2007). The hippocampus is required for short-term topographical memory in humans. *Hippocampus, 17*(1), 34-48.

Bures, J., Fenton, A. A., Kaminsky, Y., Wesierska, M., & Zahalka, A. (1998). Rodent navigation after dissociation of the allocentric and idiothetic representations of space. *Neuropharmacology, 37*, 689-699.

Burgess, N. (2002). The hippocampus, space, and viewpoints in episodic memory. *Quaterly Journal of Experimental Psychology, 55*(4), 1057-1080.

Burgess, N. (2006). Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Trends in Cognitive Sciences, 10*(12), 551-557.

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 Transcript of the Royal Society 356*(1413), 1493-1503.

Burgess, N., Maguire, E. A., Spiers, H. J., & O'Keefe, J. (2001). A temporoparietal and prefrontal network for retrieving the spatial context of lifelike events. *Neuroimage, 14*(2), 439-453.

Byrne, P., Becker, S., & Burgess, N. (2007). Remembering the past and imagining the future: a neural model of spatial memory and imagery. *Psychological review, 114*(2), 340.

Cermak, L. S. (1984). The episodic-semantic distinction in amnesia. *Neuropsychology of memory*, 55–62.

Crawford, J. R., Garthwaite, P. H., & Howell, D. C. (2009). On comparing a single case with a control sample: An alternative perspective. *Neuropsychologia*.

Crawford, J. R., Howell, D. C., & Garthwaite, P. H. (1998). Payne and Jones revisited: estimating the abnormality of test score differences using a modified paired samples t test. *J Clin Exp Neuropsychol, 20*(6), 898-905.

Davachi, L., & Wagner, A. D. (2002). Hippocampal contributions to episodic encoding: insights from relational and item-based learning. *Journal of Neurophysiology, 88*(2), 982.

Düzel, E., Vargha-Khadem, F., Heinze, H. J., & Mishkin, M. (2001). Brain activity evidence for recognition without recollection after early hippocampal damage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 98*(14), 8101.

Farrell, M. J., & Robertson, I. H. (1998). Mental Rotation and the Automatic Updating of Body-centered Spatial Relationships. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 24*(1), 227-233.

Gomez, A., Rousset, S., & Baciu, M. (2009). Egocentric-updating during navigation facilitates episodic memory retrieval. *Acta Psychologica (Amst), 132*, 221-227.

Gomez, A., Rousset, S., & Charnallet, A. (2011). Spatial Deficits in an Amnesic patient with Hippocampal Damage: Questioning the Multiple Trace Theory. *Hippocampus.*

Grober, E., & Buschke, H. (1987). Genuine memory deficits in dementia. *Developmental Neuropsychology*.

Guillery-Girard, B., Quinette, P., Desgranges, B., Piolino, P., Viader, F., de la Sayette, V., et al. (2006). Long-term memory following transient global amnesia: an investigation of episodic and semantic memory. *Acta Neurol Scand, 114*(5), 329-333.

Holdstock, J. S., Mayes, A. R., Cezayirli, E., Aggleton, J. P., & Roberts, J. N. (1999). A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in medial temporal lobe and Korsakoff amnesics. *Cortex, 35*(4), 479-502.

Holdstock, J. S., Mayes, A. R., Cezayirli, E., Isaac, C. L., Aggleton, J. P., & Roberts, N. (2000). A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in a patient with selective hippocampal damage. *Neuropsychologia, 38*(4), 410-425.

Jäger, T., & Mecklinger, A. (2009). Familiarity supports associative recognition memory for face stimuli that can be unitised: Evidence from receiver operating characteristics. *European Journal of Cognitive Psychology, 21*(1), 35-60.

Kentros, C. (2006). Hippocampal place cells: the "where" of episodic memory? *Hippocampus, 16*(9), 743-754.

King, J. A., Burgess, N., Hartley, T., Vargha Khadem, F., & O'Keefe, J. (2002). Human hippocampus and viewpoint dependence in spatial memory. *Hippocampus, 12*(6), 811-820.

King, J. A., Trinkler, I., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & Burgess, N. (2004). The hippocampal role in spatial memory and the familiarity--recollection distinction: a case study. *Neuropsychology, 18*(3), 405-417.

Kopelman, M. D., Wilson, B. A., & Baddeley, A. D. (1989). The autobiographical memory interview: A new assessment of autobiographical and personal semantic memory in amnesic patients. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*.

McNaughton, B. L., Battaglia, F. P., Jensen, O., Moser, E. I., & Moser, M. B. (2006). Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'. *Nat Rev Neurosci, 7*(8), 663-678.

Money, J. W., Alexander, D., & Walker, H. T. (1965). A Standardized Road-map Test of Direction Sense/by John Money and by Duane Alexander and HT Walker, Jr: Johns Hopkins Press.

Moscovitch, M., Rosenbaum, R. S., Gilboa, A., Addis, D. R., Westmacott, R., Grady, C., et al. (2005). Functional neuroanatomy of remote episodic, semantic and spatial memory: a unified account based on multiple trace theory. *J Anat, 207*(1), 35-66.

Nadel, L., & Moscovitch, M. (1998). Hippocampal contributions to cortical plasticity. *Neuropharmacology, 37*(4-5), 431-439.

O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research, 34*(1), 171-175.

O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. London: Oxford University Press.

Philbeck, J. W., Behrmann, M., Levy, L., Potolicchio, S. J., & Caputy, A. J. (2004). Path integration deficits during linear locomotion after human medial temporal lobectomy. *Journal of Cognitive Neuroscience, 16*(4), 510-520.

Piekema, C., Rijpkema, M., Fernández, G., Kessels, R. P. C., & Aleman, A. (2010). Dissociating the neural correlates of intra-item and inter-item working-memory binding. *PloS one, 5*(4), e10214.

Piolino, P. (2003). Mémoire autobiographique: modèles et évaluations. *Évaluation et prise en charge des troubles mnésiques*, 195-221.

Piolino, P., Desgranges, B., & Eustache, F. (2000). *La mémoire autobiographique: théorie et pratique*. Marseille: Solal.

Raven, J. (1989). The Raven Progressive Matrices: A review of national norming studies and ethnic and socioeconomic variation within the United States. *Journal of Educational Measurement, 26*(1), 1-16.

Redish, A. D., & Touretzky, D. S. (1997). Cognitive maps beyond the hippocampus. *Hippocampus, 7*(1), 15-35.

Rosenbaum, R. S., Köhler, S., Schacter, D. L., Moscovitch, M., Westmacott, R., Black, S. E., et al. (2005). The case of K.C.: contributions of a memory-impaired person to memory theory. *Neuropsychologia, 43*(7), 989-1021.

Smith, P. F., & Darlington, C. (2011). Move it or lose it—Is stimulation of the vestibular system necessary for normal spatial memory? *Hippocampus, 20*(1), 36-43.

Spiers, H. J., Burgess, N., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & O'Keefe, J. (2001). Bilateral hippocampal pathology impairs topographical and episodic memory but not visual pattern matching. *Hippocampus, 11*(6), 715-725.

Spiers, H. J., Burgess, N., Hartley, T., Vargha Khadem, F., & O'Keefe, J. (2001). Bilateral hippocampal pathology impairs topographical and episodic memory but not visual pattern matching. *Hippocampus, 11*(6), 715-725.

Terrazas, A., Krause, M., Lipa, P., Gothard, K. M., Barnes, C. A., & McNaughton, B. L. (2005). Self-motion and the hippocampal spatial metric. *Journal of Neuroscience, 25*(35), 8085.

Teyler, T. J., & DiScenna, P. (1986). The hippocampal memory indexing theory. *Behav Neurosci, 100*(2), 147-154.

Tulving, E. (2002). Episodic memory: from mind to brain. *Annual Review of Psychology, 53*, 1-25.

Tulving, E. (2005). Episodic memory and autonoesis: Uniquely human. *The missing link in cognition: Origins of self-reflective consciousness*, 3–56.

Van der Linden, M., Coyette, F., Poitrenaud, J., Kalafat, M., Calicis, F., Wyns, C., et al. (2004). L'épreuve de rappel libre/rappel indicé à 16 items (RL/RI-16). *L'évaluation des troubles de la mémoire: présentation de quatre tests de mémoire épisodique avec leur étalonnage*.

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.

Wang, R. F., & Simons, D. J. (1999). Active and passive scene recognition across views. *Cognition, 70*(2), 191-210.

Wang, R. F., & Spelke, E. S. (2000). Updating egocentric representations in human navigation. *Cognition, 77*(3), 215-250.

Warrington, E. K., & James, M. (1991). The visual object and space perception battery.

Watts, K., Baddeley, A., & Williams, M. (1982). Automated tailored testing using Raven's Matrices and the Mill Hill Vocabulary Tests: a comparison with manual administration. *International Journal of Man-Machine Studies, 17*(3), 331-344.

Wechsler, D. (2000). WAIS-III: échelle D'intelligence de Wechsler Pour Adultes.

Wechsler, D. (2001). Echelle de mémoire de Wechsler MEM III. *Les éditions du Centre de Psychologie appliquée, Paris*.

Weiskrantz, L. (1985). On issues and theories of the human amnesic syndrome. *Memory systems of the brain*, 380-415.

Whishaw, I. Q., McKenna, J. E., & Maaswinkel, H. (1997). Hippocampal lesions and path integration. *Current Opinion in Neurobiology, 7*(2), 228-234.

Wiener, J. M., Berthoz, A., & Wolbers, T. (2011). Dissociable cognitive mechanisms underlying human path integration. *Experimental brain research, 208*(1), 61-71.

Wilson, B., Cockburn, J., & Baddeley, A. (1985). The Rivermead Behavioural Memory Test, Bury St. *Edmunds: Thames Valley Test Company*.

Wolbers, T., Wiener, J. M., Mallot, H. A., & Buchel, C. (2007). Differential recruitment of the hippocampus, medial prefrontal cortex, and the human motion complex during path integration in humans. *Journal of Neuroscience, 27*(35), 9408-9416.

Worsley, C. L., Recce, M., Spiers, H. J., Marley, J., Polkey, C. E., & Morris, R. G. (2001). Path integration following temporal lobectomy in humans. *Neuropsychologia, 39*(5), 452-464.

.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

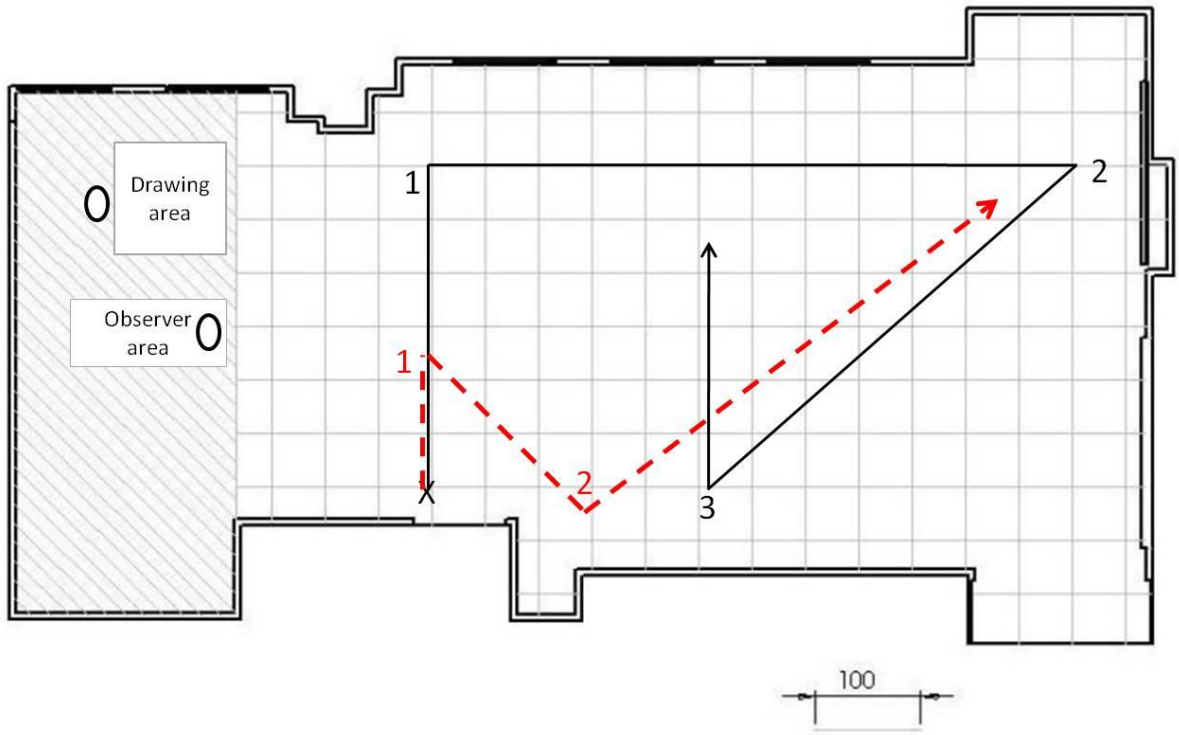


Figure A: Schema of the experiment room. An example of the path is represented by a black line; an example of the path reproduction is represented by a dotted red line. On the left side of the room are depicted the observation area for the allothetic movement encoding condition and the drawing area of Experiment 2. The grid used by the assistant experimenter to depict the participant path is represented by grey lines.

Figure B: Cued recall test questions. The experimenter asked questions in the numbered order.

What questions ? /14:

1) Who was the person who welcomed you ? /1
   The experimenter.
2) Was there someone else? /1
   An assistant experimenter.
3) What were you told about that person? /1
   An assistant that will help with the quotations.
4) She was wearing something peculiar, what was it? /1
   A colored necklace with feathers.
5) How many different tasks were you administered? /1
   6
11) How many tasks did you perform in the first room? /1
   5
12) There was a "Figurine test", describe the task and material? /1
   Any correct description of the tasks or material.
13) There was a "Map test", describe the task and material? /1
   Any correct description of the tasks or material.
16) There was a "Boat test", describe the task and material? /1
   Any correct description of the tasks or material.
19) There was a "Rotation test", describe the task and material? /1
   Any correct description of the tasks or material.
21) There was a "Computer and joystick test", describe the task and material? /1
   Any correct description of the tasks or material.
24) Did you take a break? /1
   Yes
29) How many tasks did you perform in the second room? /1
   1
30) There was a "Trajectory test", describe the task and material? /1
   Any correct description of the tasks or material.

Where questions? /14

6) Where the tasks all administered in the same place? /1
   No, 2 different rooms
7) Where did it happen (Name the rooms, or relevant features to distinguish them)? /1
   Experimenter office, Seminar room (any correct description is sufficient).
8) Describe the first room, size and shape:/1
9) Describe the first room, elements and furniture's, layout of these elements…/1
10) Describe how to get from the entrance of the hospital to the first room. /1
   Enter the hospital; take the long corridor in front, walk about 15m; enter left room. (Similar descriptions)
14) For the "Figurine test", where were you in the room? /1
   In front of the main desk, facing the windows, back to the door… or else..
15) For the "Map test", where were you in the room? /1
   Same answer as for the Figurine test.
18) For the "Boat test", where were you in the room? /1
   On the side part of the other desk, with the windows on my left, and the door on my right…
20) For the "Rotation test", where were you in the room? /1
   Standing in the middle of the room, between the main desk and the windows…
22) For the "Computer and joystick test", where were you in the room? /1
   Same answer as for the boat test.
26) Describe the second room, size and shape) /1
27) Describe the second room, elements and furniture's, layout of these elements…) /1
28) Describe how to get from the entrance of the hospital to the second room. /1
   Enter the hospital, take the long corridor in front, walk 5-7 m; enter right room. (or similar descriptions).
31) For the "Trajectory test", where were you in the room? /1
   In the center of the room I learned the trajectory, we used a large space of the room, an area near the windows was used for the drawing reproduction.

When questions? /14

17) For the "Boat test", how much time was allotted to perform the task? /1

10 minutes

23) How long did it take to perform the tasks from the first room? /1

About an 1h30_ (according to real time, wrong if estimation > 1 hour)

25) How long was the break you had? /1

10 minutes

32) Which task followed the Figurine test? /1

"Boat test",

33) Which task followed the Boat test? /1

"Map test",

34) Which task followed the Map test? /1

"Computer and joystick test",

35) Which task followed the Computer and joystick test? /1

"Rotation test",

36) Which task followed the Rotation test? /1

"Trajectory test".

37) Which task was performed 1st? /1

"Figurine test",

38) Which task was performed 2nd? /1

"Boat test",

39) Which task was performed 3rd? /1

"Map test",

40) Which task was performed 4th? /1

"Computer and joystick test",

41) Which task was performed 5th? /1

"Rotation test",

42) Which task was performed 6th? /1

"Trajectory test".

Chapitre 7.

Conséquences cérébrales en récupération épisodique.

Etude 6: Spécificité cérébrale d'une récupération épisodique induite par la mise à jour égocentré.

Article en ressoumission dans ***Neuropsychologia***

Remembering words learned during an egocentric-updated spatial task enhances parieto-temporal activation. An fMRI study.

Gomez, A.[1*], Rousset, S.[1], Cousin, E.[1, 2], Pichat, C.[1], Guinet, E[1], Le Bas, J. F.[2], and Baciu, M. [1]

ABSTRACT

Deficits in amnesic patients suggest that spatial cognition and episodic memory are intimately related. Among the different types of spatial processing, the allocentric (A) and the egocentric-updated (EU) have been considered to underlie the episodic memory mechanisms. This fMRI study aims at comparing the cerebral correlates underlying the episodic retrieval of words which were previously learned while maximizing either allocentric (A) or egocentric-updated (EU) spatial processing. Six hours after the word learning phase in A or EU contexts, participants underwent an fMRI scan during an episodic recognition task. Our results showed large fronto-temporal network activation for *Hit versus Correct rejections* and BOLD response in several regions of this network correlated with performance: compared to low, the high performers showed stronger activation of left precuneus and right hippocampus, angular gyrus, and pons. The main analysis indicated that the correct recognition of words learned in EU condition induced supplementary activation of medial and lateral parietal as well as of temporal cortices. No additional regions were activated in the present study by retrieving words learned in A condition. We suggest that the neural circuitry observed in the EU condition is devoted to the functional link between episodic memory and spatial processing. In particular, the parietal areas overlap with regions correlated with good memory retrieval, and are known to play a key role in self consciousness.

Keywords: Allocentric, Navigation, Episodic memory, Spatial, Autonoetic (self) consciousness.

INTRODUCTION

Episodic memory has been originally described as the ability to recollect specific events and includes spatial and temporal information of the individual's life (Tulving, 1972). Based on this original definition and on neuropsychological findings in amnesic patients, it is generally agreed that spatial cognition and episodic memory are intimately linked (Holdstock et al., 2000; King et al., 2002; O'Keefe and Dostrovsky, 1971; O'Keefe and Nadel, 1978; Spiers et al., 2001).

Several findings suggest that the spatial relationships used during on-line tasks (e.g., sensory perception and motor action) and long-term memory tasks (e.g., delayed recall of object locations) might be processed through different types of mental representations (Avraamides and Kelly, 2008). Here, we distinguish three types of spatial representations: iconic-egocentric (static self-to-object relationship, moving with the body as it moves through the environment like retinotopic snapshots), allocentric (static object-to-object relationship, fixed to the environment) and egocentric-updated with self-motion (dynamic self-to-object relationship, mediated by extracting clues from interaction with environment through self-motion; Burgess, 2008). With regards to the temporal dimension, each type could be linked to memory in a specific and different way (for recent reviews see Burgess, 2008; Postma et al., 2008): iconic-egocentric representations are classically supposed to support on-line tasks (e.g., reaching for a visual target) whereas allocentric or egocentric-updating could support short and long-term memory tasks (e.g., delayed recall of object locations). Classical views, thus, postulate that the iconic-egocentric representations (or retinotopic snapshots) are inefficient for long-term memory storage of an episode, due to permanent changes in the subject's localization and orientation (King et al., 2002; Burgess et al., 2002). In contrast, allocentric representations, independent of subject movement, are considered more stable and improve long-term memory storage (Burgess et al., 2001). Consequently, both allocentric and egocentric-updated processes have been suggested to underlie the spatial processes of episodic memory.

On the one hand, the Multiple Trace Theory (MTT, Nadel and Moscovitch, 1998), evolved out of the well know Cognitive Map theory (CMT, for an extensive view of the cognitive map model, the reader may refer to Nadel and Moscovitch, 1998; O'Keefe and Nadel, 1978) initially proposed a functional link between two forms of memory under the control of the human hippocampal formation: episodic memory and spatial processing. One of the main standing ideas of this theory is that an allocentric spatial map (i.e., a representation encoding relations between objects, independent of the observer's position) is stored in the hippocampus. In the MTT, Nadel and Moscovitch (1998) extended this idea to episodic memory. They argued that memory for an event requires access to a hippocampally based "contextual" trace. More precisely, this theory states that the hippocampus provides a spatial scaffold for the episode, binding all the neocortical representations related to an episode. This spatial scaffold is supposed to arise from an allocentric spatial encoding of an event.

On the other hand, it has also been proposed that egocentric-updated processing during navigation might be more important than the sole use of allocentric representations for episodic memory performance and the access to the autonoetic (self) consciousness (Gomez et al., 2009). Centered on the observer, egocentric-updated processes dynamically codes for self-to-environment relations during navigation, using vestibular, proprioceptive, and visual continuous inputs. This spatial representation might reflect or enhance self-perception in time, which is a manifestation of the autonoetic consciousness. It is now undeniably accepted that episodic memory preferentially refers to this state of self consciousness, which allows individuals to grasp their subjective experiences throughout time (Wheeler et al., 1997, Tulving, 2002). Moreover, several recent studies focusing on the concept of self are expanding this definition of episodic memory (Addis and Tippett, 2004; Addis et al., 2007; Buckner and Carroll, 2007; Conway, 2001; Lou et al., 2004; Piolino et al., 2006; Sajonz et al., 2010). Previous fMRI studies suggested that within the episodic memory network, self consciousness could be reflected by frontal activations (Wheeler et al., 1997) and more broadly by the Default Mode Network (e.g., Sajonz et al. 2010, Cavanna and Trimble, 2006). Within the Default Mode Network (DMN), the parietal involvement in episodic retrieval, and especially the medial and left lateral parietal areas have been suggested to reflect key components of

recollective processes (Cavanna and Trimble, 2006, Hutchinson et al., 2009; Uncapher and Wagner, 2009).

Overall, the main objective of this fMRI study was to obtain supplementary information about the relationship between spatial processing and episodic memory. The study of the neural substrates of the retrieval process, while manipulating the contextual spatial processes during learning -either allocentric (A) or egocentric-updated (EU) - might provide new insights on the link between episodic memory and spatial information processing. Specifically, we explored the possibility that the type of spatial processing associated with learning of words modulates the cerebral substrate of the subsequent retrieval (i.e., reflected by comparing correctly recognized words to correctly rejected words). We expected that this modulation occurs in regions involved in the functional link between spatial cognition and episodic memory, and thus to provide neurofunctional data for memory models (i.e., MTT Theory or Egocentric-updated hypothesis) suggesting a functional role of spatial information in episodic retrieval. We will see that the retrieval activity is modulated only by the egocentric-updated learning condition, and that this greater activity occurs within the DMN.

MATERIAL AND METHODS

1 Participants

Twenty adults (age range 17-30, mean age 23.5 SD 2.5, 13 males) took part to the experiment. All participants were right-handed according to Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971), they had normal or corrected-to-normal vision and no history of neurological or psychiatric disorders. They gave their informed written consent for the experiment and the study was approved by the local ethic committee (CPP n°08-CHUG-10, 20/05/2008).

2 Experimental Procedure

The experimental procedure consists of three phases: 1. *Spatial tasks training*; 2. *Spatial tasks with word learning* and 3. *Word recognition.* Phases 1 and 2 were performed outside the magnet while phase 3 was performed inside the magnet. During training phase, participants were instructed to perform the spatial tasks and were extensively trained with 10 trials of each condition. During the second phase of spatial tasks with word learning, the participants had to perform the spatial tasks learnt previously while words were presented. Although the participants were told that words have distracting role, they were required to keep in mind the word for the short duration of a spatial trial. In this way, the word maintenance (learning) into short-term memory was strongly associated with spatial processing. The third phase of episodic word recognition was performed six-hours later inside the magnet, during the fMRI experiment. Phase 1 and Phase 2 were identical for the spatial tasks.

2.1 Spatial tasks training

The first phase of the experiment was performed outside the magnet and was intended to train the participants to perform the spatial tasks. Each spatial task was composed of two phases, encoding and test.

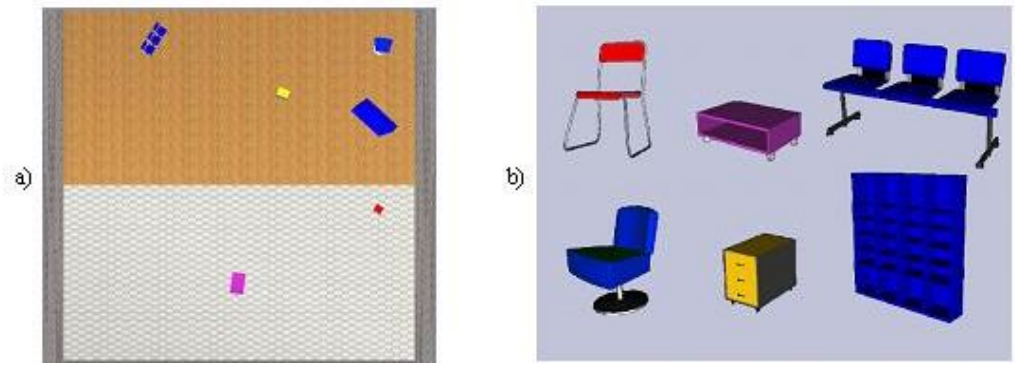


Figure 42: a) Map-view of the 9x9 m room (stone walls, tile and wooden flooring), with a particular spatial configuration of 6 objects presented during the learning phase b) side-view of six objects used to compose the spatial environment for all contextual spatial tasks. Each object picture was used separately to create the target pictures used during the contextual spatial tasks.

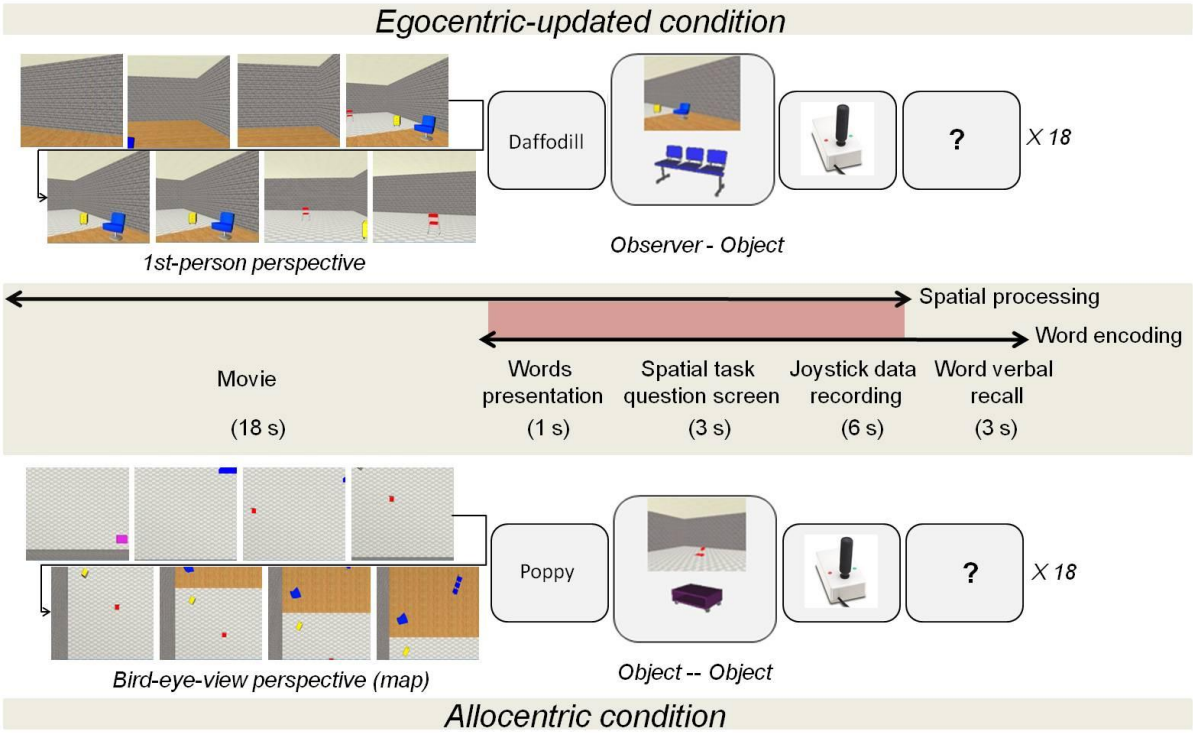


Figure 43: Learning phase procedure according to the type of spatial context, egocentric-updated or allocentric. The participants performed the following successive operations: (a) watched first a movie, (b) learned a word (e.g., daffodill), (c) saw the screen with the spatial task question, (d) answered the question by using a joystick and (e) pronounce overtly the last seen word.

The encoding phase consisted of a movie presentation (either EU or A) and the participants were asked to encode the position of the objects from this movie. For this phase, two types of movies were created, Egocentric-updated (EU) and Allocentric (A). For EU movies, a ground-level 1-st person-perspective (i.e., looking straight from the perspective of a 1m80 tall observer) was adopted; camera movement was therefore used to simulate the view of an observer walking through the environment (see Video 1). For A movies, a survey perspective (i.e., a bird's eye view perspective, looking straight down, with 15% of the environment visible at any moment) was adopted; in this latter case, the camera scanned the map of the environment with a fixed orientation (see Video 2). This height was selected to allow the average amount of environment visible at any given point to be equivalent to the ground-level condition. In addition, pilot studies indicated that this elevation induced participants to spontaneously perceive this as "the map" condition. Each one of the eighteen spatial layouts hence resulted in two spatial movies of 18 s. The camera movement simulated a path of about 10 m with one or two direction changes. Given that self-motion perception in virtual environments is most accurate when displacement velocity resembles natural locomotion, we adopted a speed of a moderately paced walk (1.5 m/s). The path and speed for the aerial movie and ground movies were the same. The layout configuration presented in each movie was always different and contained an average of 5 objects (Fig. 43).

During the test phase, participants were instructed to locate and point in the direction of a presented object with a joystick. The test aimed to maximize the use of a spatial referencing: an egocentric referencing in condition EU and an allocentric referencing in condition A. In both conditions, a question was presented with: 1) the origin of the spatial referencing and 2) the object-to-be-pointed on a black background during 9 s. The origin of the spatial referencing was presented by a 1-st person point of view of the environment in the egocentric referencing. The participant could thus simulate its position in the environment from the perspective seen (the point of view was extracted from the previous

movie). In the allocentric referencing, the point of view was replaced by the presentation of a second object, with added contextual information to equalize the visual information between conditions (this constraint is critical for the subsequent word learning phase).

Moreover, the egocentric referencing was maximized by asking participants to point the direction of an object relative to their position (i.e., self-to-object pointing). Whereas, the allocentric referencing was maximized by asking participants to point the direction of an object relative to another object in the fixed referencing of the environment (i.e., object-to-object pointing relative to the fixed orientation of the map). In this condition, participants were instructed to imagine that they were sketching the direction on the map of the environment.

The origin and the object-to-be pointed were selected from the first and second half of the movie respectively, and spaced by a minimum of 9 s in the movie presentation. They were presented centered on a black background, with the origin at the top (896 × 670 pixels picture), and the object-to-be-pointed at the bottom (512 × 410 pixels picture). A centered joystick picture (320 × 256 pixels) presented during 10 s on a black screen, served to prompt participants' response and to collect the behavioral performance. A pre-test experiment allowed us to control that both tasks were equivalent in terms of complexity. Participants performed with an average absolute error-angle size of 35.5° (SD: 13.5). No absolute error-angle size difference [F<1] was observed between both spatial task conditions (A and EU).

In order to emphasize training of participants to perform the spatial tasks, each trial of Phase 1 was followed by a visual feedback on the pointing response (from online data recording).

2.2 Spatial tasks and word learning

During this phase, participants had to carry out two tasks concomitantly (See Fig. 44): word learning and spatial task (either EU or A). Participants had to focus on the spatial tasks and word learning was therefore only incidental. Importantly, words were not embedded within the spatial environment to avoid pure visual contextual effects during word encoding. As mentioned previously, the spatial tasks were identical to those trained and described at Phase 1. Each task consisted of spatial encoding and spatial test phases.

The presentation of stimuli and tasks in each trial in Phase 2 (See Fig. 44) was structured as follows: (a) spatial encoding phase with movie presentation (18 s); (b) word presentation (1 s); (c) spatial test phase with the spatial task question and the joystick response (9 s); (d) short-term word recall with question mark screen (3 s). This succession ensured that participants processed the word in the context of the mental spatial processing (spatial processing was performed from a to c and word maintenance from b to d).

With respect to word learning task, the participants were instructed to retain the word which was presented at the end of the movie and recall it verbally at the end of each trial. To insure that words were embedded in the spatial processing event, participants were involved in different cognitive processes (i.e., different spatial referencing: egocentric or allocentric) during the maintenance of these words in memory. In fact, during the word short-term memory maintenance, participants had to solve the spatial task (i.e., after the presentation of the spatial question and before the effective joystick response).

The trials were displayed on a computer monitor using E-prime software (E-prime Psychology Software Tools Inc., Pittsburgh, USA). Thirty-six trials were presented (half in each condition, 18 words in condition A and 18 words in condition EU). Each word-to-be-learned was selected from the plant category, along with 36 additional words subsequently used as fillers in the episodic recognition phase. This homogeneous semantic category was selected in order to reduce memorization strategies. Overall, these words had a lexical frequency use of 2.62 occurrences per a million (SD: 2.69) according to the book frequency use of the Lexique 3.55 database (New et al., 2001, New et al., 2004, http://www.lexique.org). Words were written in white Arial (24) font and centered on a black screen. Both lists were counterbalanced across spatial conditions.

2.3 Word recognition

Six hours after the learning phase, participants carried out an episodic recognition task within an event-related fMRI paradigm. Before entering into the

magnet, the participants underwent a training session with verbal stimuli which were different from those presented during the fMRI examination.

Each participant performed the episodic word recognition task during one scan (run) with 72 stimuli of two types, learned words (36) and filler words (36), displayed on a computer monitor using E-prime software (E-prime Psychology Software Tools Inc., Pittsburgh, USA). Participants had to decide whether the word had been learned in the previous phase. Each trial displayed a word (1 s), an ellipsis dots (3 s) and a response key pictures (4 s) to allow participants' response. They were instructed to press one of four response keys on a manual system: key 1 "I do not recognize the word", key 2 "I am not sure if I have seen it or not", key 3 "I do recognize the word"; key 4 "I recognize the word and I remember when I learnt it, I remember some aspects and details of this episode" (Gardiner, 2001, Gardiner et al., 1998). This procedure was adopted to focus participants on recollection of the event. The 72 words (from the plant category) were written in white Arial 24 font, with half of them being previously presented during the learning phase and half being new fillers.

Words were defined by several factors, the spatial learning status (A vs. EU, only for old words), word status (old vs. new) and *a posteriori*, participants response (recognized vs. rejected). This resulted in 6 experimental conditions declared as separate factors in the fMRI analysis: A words correctly recognized (A hits), EU words correctly recognized (EU hits), A words rejected (A misses), EU words rejected (EU misses), new words recognized (false alarms) and new words rejected (correct rejections). This resulted in an average of 13.7 events (SD 2.2) in the A hits and EU hits condition and an average of 24.35 events (SD 5.7) in the correct rejections condition. For this functional scan, 200 functional volumes were acquired with an averaged inter-stimulus interval of 8 s. The duration of the functional scan was 10 minutes.

2.4 MR scanning acquisition during Word recognition

Magnetic resonance scanning was carried out on a 3T MRI Scanner (Bruker MedSpec S300) with a standard head coil. We acquired 39 axial slices (slice thickness, 3.5 mm) using a gradient-echo/T2* weighted EPI method (matrix, 72 × 72; field of view, 216 × 216 mm). The main sequence parameters were: TR=3 s, TE=30 ms, flip angle=77°. An LCD projector back-projected the virtual environment on a screen positioned behind the head coil. Participants lay on their backs in the bore of the magnet and viewed the stimuli binocularly via a 45° mirror that reflected the images displayed on the screen. To minimize head movement, participants were stabilized with tightly packed foam padding surrounding the head.

2.5 Data processing

Image processing and statistical analysis of fMRI data were carried out using SPM5 (Welcome Department of Imaging Neuroscience, London, UK, www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm). All volumes were realigned to the reference volume, spatially normalized to T1-weighted anatomical volume in a standard coordinate system and finally smoothed using a 8-mm full-width at half-maximum isotropic Gaussian kernel. Time series for each voxel were high-pass filtered (1/128 Hz cutoff) to remove low frequency noise and signal drift. After spatial pre-processing steps, the statistical analysis was performed first separately, on the functional images acquired for each task. The conditions of interest (A recognized, EU recognized, new rejected) were modelled as 3 regressors convolved with a canonical hemodynamic response function (HRF). The movement parameters derived from the realignment corrections (3 translations and 3 rotations) were also entered in the design matrix as additional factors. The general linear model was then used to generate the parameter estimates of the activity for each voxel, each condition and each participant. Statistical parametric maps were generated from linear contrasts between the HRF parameter estimates for the different experimental conditions. Approximate AR (1) autocorrelation model estimated at omnibus *F*-significant voxels ($p < .001$), was used globally over the whole brain. The threshold follows prior convention for analyses (Epstein et al., 2007; Johnson et al., 2007; Yi et al., 2008).

Specific effects were tested with appropriate linear contrasts of the parameter estimates, and the corresponding contrast images were subsequently entered into a random effects analysis or a multiple regression analysis (for correlation between BOLD response and correct detection scores).

Before examining the contrasts specific to each spatial learning process, we first identified the neural substrate activated by word retrieval during episodic recognition task. These regions have been revealed by the following ways:

a) Word recognition regions for [Hits vs. Correct rejections] and provided by the random-effect group analysis. These recognition regions were obtained in two manners: for EU hits and A hits considered separately versus correct rejections; for all words retrieved (i.e.EU hits and A hits collapsed vs. correct rejections).

b. Word recognition regions commonly activated for EU hits and for A hits, as provided by a conjunction analysis

c. Word recognition regions as provided by a multiple regression/correlation analysis between BOLD response and memory performance (correct detection score). Our main goal was to identify the cerebral regions whose activity was driven by the type of spatial learning during correct word recognition (Hits) by contrasting EU hits with A hits and vice versa. This was provided by a random-effect group analysis. For further details, see the supplementary material attached to this manuscript.

RESULTS

1 Behavioral Results

The behavioral responses obtained during the fMRI experiments were correct on most trials (M=71.9%, SD=8.4%, including hits and correct rejection) and above chance level (T=11.6, p<.001). More responses, F (1, 19)= 28.63, MSE= 24.934, p <.001, were associated to a high remembering (M= 19.7, SD= 5.9) than to a simple episodic recognition (M= 7.75, SD= 4.7). The ANOVA conducted on the number of hits did not show any significant effect [F<1] of the type of contextual spatial learning condition (egocentric-updated, M= 13.45, SD= 2.6, allocentric, M= 14, SD= 1.9).

2 Functional MRI Results

In the following section, we will present in detail all regions activated by the aforementioned analyses.

2.1 Word recognition regions for [Hits vs. Correct rejection] and provided by the random-effect group analysis. (See Figure 45)

2.1.1 EU hits and A hits considered separately

Regions for recognition of words learnt during A condition activated the bilateral precuneus (>400 voxels, BA 7, 31, Table 12 a) extended to the left parahippocampal and hippocampal region (22 voxels, BA 27, 30) and the left pre- and post-central gyrus (18 voxels, BA 4, 3).

Regions for recognition of words learnt during EU condition composed a large network with the largest cluster located again in the bilateral precuneus (BA 7, 31, Table 12 b). This cluster centered on the precuneus extended over 1000 voxels. The right parahippocampal gyrus (14 voxels, centered on the hippocampus), the bilateral inferior parietal lobule (35 voxels, BA 7, 40) and the right thalamus (14 voxels) were also activated. Other activation encompasses the middle (100 voxels, BA 6, 8, 9), the medial (12 voxels, BA 9) and the pre and post-central gyrus (20 and 74 voxels, BA 3, 4 respectively).

2.1.2 EU hits and A hits collapsed

Hits versus correct rejections with EU and A collapsed (Friston et al., 2005; Nichols et al., 2005) revealed the words recognition regions belonging to a large fronto-temporo-parietal network identified previously by other studies of memory recognition.

The largest cluster of activation was centered on the bilateral precuneus (BA 7, Table 12 c), and extended over 800 voxels. Other area of activation included the bilateral hippocampal and parahippocampal region and was composed of 44 voxels in the left and 26 voxels in the right hemisphere. Other activated regions were the left middle frontal gyrus (74 voxels, BA 8) and the right pre-central gyrus (56 voxels, BA 4).

2.2 Word recognition regions commonly activated for EU hits and for A hits, as provided by the conjunction analysis

To confirm the large fronto-temporo-parietal network revealed previoulsy, a conjunction null analysis has been performed with the two contrasts *[A Hits vs. correct rejections]* and *[EU Hits vs. correct rejections]*. This analysis revealed similar fronto-temporo-parietal network (Table 1d), commonly activated for the recognition of words learnt in EU and in A spatial environments. In the parietal area, the largest cluster extended on 372 voxels with a peak on the precuneus (BA 7), with a smaller cluster over the left cingulate gyrus (13 voxels, BA 23). In the temporal area, the left hippocampus was significantly activated but the cluster only extends over 7 voxels. The frontal area was activated in the pre-central gyrus over 5 voxels only (BA 5).

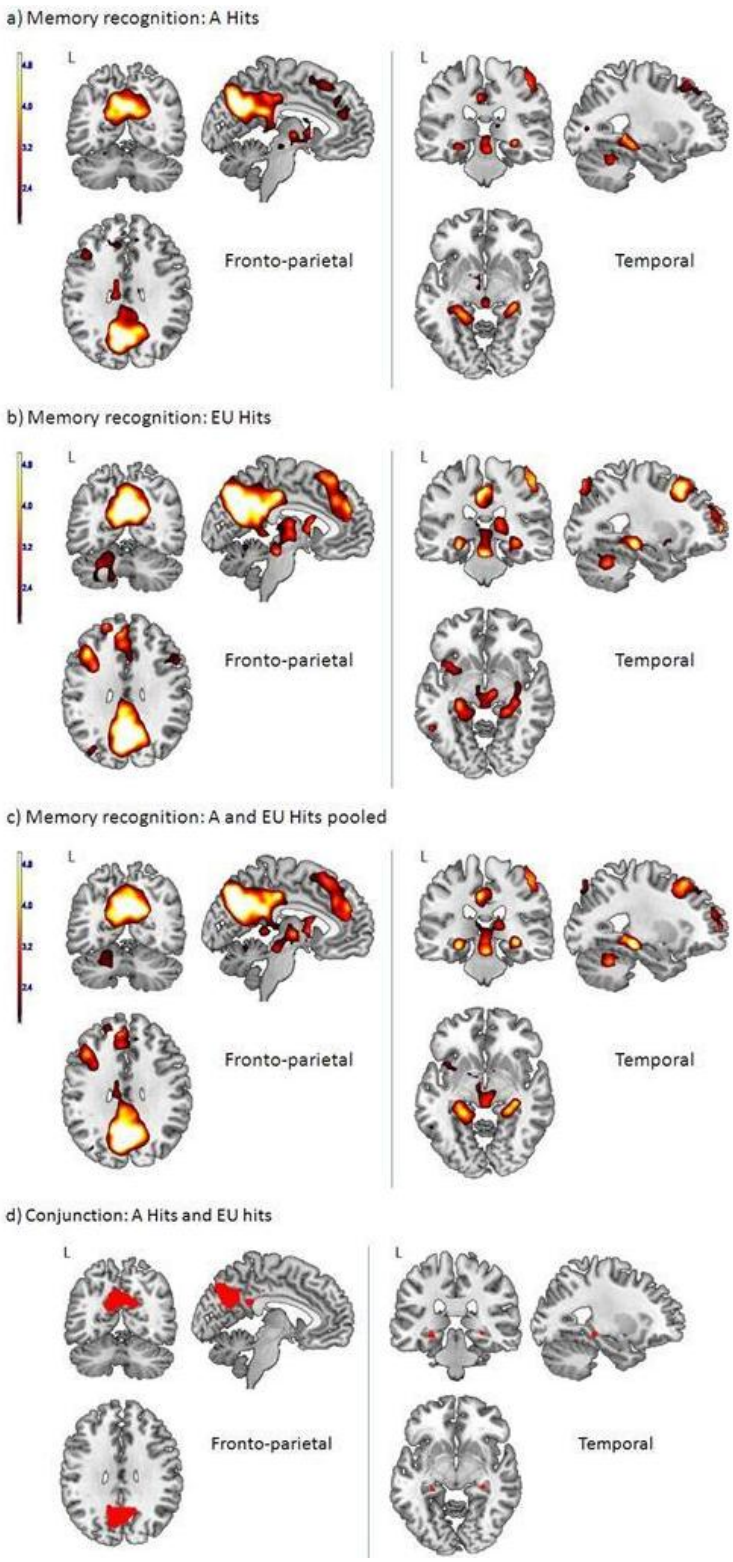


Figure 44: (a-d) presents activations summarized in Table 12 a-d. For a-c, the colour scale represents the *t* value of activation. Activations are projected onto 2D anatomical slices represented in the neurological convention (Left is left); They are plotted on an underlying T1-template image, using a statistical significance threshold set for individual voxels at uncorrected $p < .001$ (random-effect analysis) with a cluster extent of $k \geq 10$ voxels.

Table 12 a-d:

Contrasts	Area	Side	BA	k	X coor	Y coor	Z coor	T
Memory recognition after Allocentric processing								
[A Rec. > New Rej.]	Precuneus	L	7	432	-9	-62	35	6.77
	Parahippocampal Gyrus	L	HC, 30	22	-24	-38	2	5.41
	Pre-Central Gyrus	R	3,4	18	39	-14	65	3.95

(a) Activated regions for word recognition after Allocentric spatial learning, assessed with the contrast Allocentric Hits versus Correct rejections.

Contrasts	Area	Side	BA	k	X coor	Y coor	Z coor	T
Memory recognition processing								
[A Rec., EU Rec. > New Rej.]	Precuneus	L	7	852	-6	-68	39	9.4
	Parahippocampal Gyrus	L	HC, 27	44	-27	-30	-7	6.09
	Parahippocampal Gyrus	R	HC,27	26	24	-35	-1	5.24
	Middle Frontal Gyrus	L	8	74	-36	22	41	4.49
	Post-Central Gyrus	R	3,4	56	48	-15	56	4.24

(b) Activated regions for word recognition after Egocentric-updated spatial learning, assessed with the contrast Egocentric-updated Hits versus Correct rejections.

Contrasts	Area	Side	BA	k	X coor	Y coor	Z coor	T
Memory recognition after Egocentric-updated processing								
[EU Rec. > New Rej.]	Precuneus	L	7	1003	-6	-68	39	9.6
	Parahippocampal Gyrus	R	27,30	14	21	-35	2	5.81
	Middle Frontal Gyrus	L	8	70	-27	23	44	5.33
	Middle Frontal Gyrus	L	6	17	-48	5	48	5.14
	Inferior Parietal Lobule	L	7	35	-39	-70	49	5.06
	Middle Frontal Gyrus	L	9	13	-39	25	28	4.78
	Post-Central Gyrus	R	3	74	50	-18	56	4.72
	Thalamus	R	Cm, NDm, Nlv	14	9	-14	4	4.71
	Inferior Parietal Lobule	R	40	11	48	-50	57	4.61
	Medial Frontal Gyrus	L	9	12	-6	45	24	4.36
	Superior Frontal Gyrus	L	6	20	-9	23	54	4.35

(c) Activated regions for word recognition after spatial (Allocentric and Egocentric-updated collapsed) learning, assessed with the contrast Hits versus Correct rejections.

(d) Activated regions for word recognition commonly activated for Allocentric and for Egocentric-updated spatial learning, assessed with conjunction analysis and using the following contrast with inclusive masking: [(Allocentric Hits vs. Correct rejections)] vs. [(Egocentric-updated Hits vs. Correct rejections)].

Conjunction	Area	Side	BA	k	X coor	Y coor	Z coor	T
	Precuneus	L	BA 7	372	-6	-68	39	6.35
	Cingulate Gyrus, Posterior Cingulate	L	BA 23, 29, 31	13	-6	-40	25	4.58
	Parahippocampal Gyrus, Caudate	L	NC, HC., BA 27, 35, 36	7 *	-27	-30	-7	4.48
	Postcentral Gyrus, Precentral Gyrus	R	BA 3, 4	5 *	48	-15	52	3.38

The statistical significance threshold for individual voxels was set at uncorrected $p < .001$ (random-effect analysis and conjunction analysis) with a cluster extent of $k \geq 10$ voxels. * For the conjunction analysis, clusters between 5-10 voxels are listed with an asterix. The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned.

Table 13: Activated regions for word recognition after spatial training, which are modulated by the retrieval performance. They were provided by a multiple regression (correlation) analysis with cross-subject correct detection score serving as predictor variable. The statistical significance threshold for individual voxels was set at uncorrected $p < .005$ with a cluster extent of $k \geq 10$ voxels. The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned.

Multiple Regression		Area	Side	BA	k	X coor	Y coor	Z coor	T
Cross-subject correlation between BOLD signal and memory performance	Parietal	Precuneus	L	BA 23, 31	15	-9	-66	19	2,95
	Temporal	Lingual, Fusiform Gyrus	L	BA 19, 37	59	-30	-64	0	3,9
		Parahippocampal Gyrus	R	Hippocampus	50	27	-10	-17	2,99
	Brainstem	Pons	L	Pons	16	-3	-18	-17	4,27

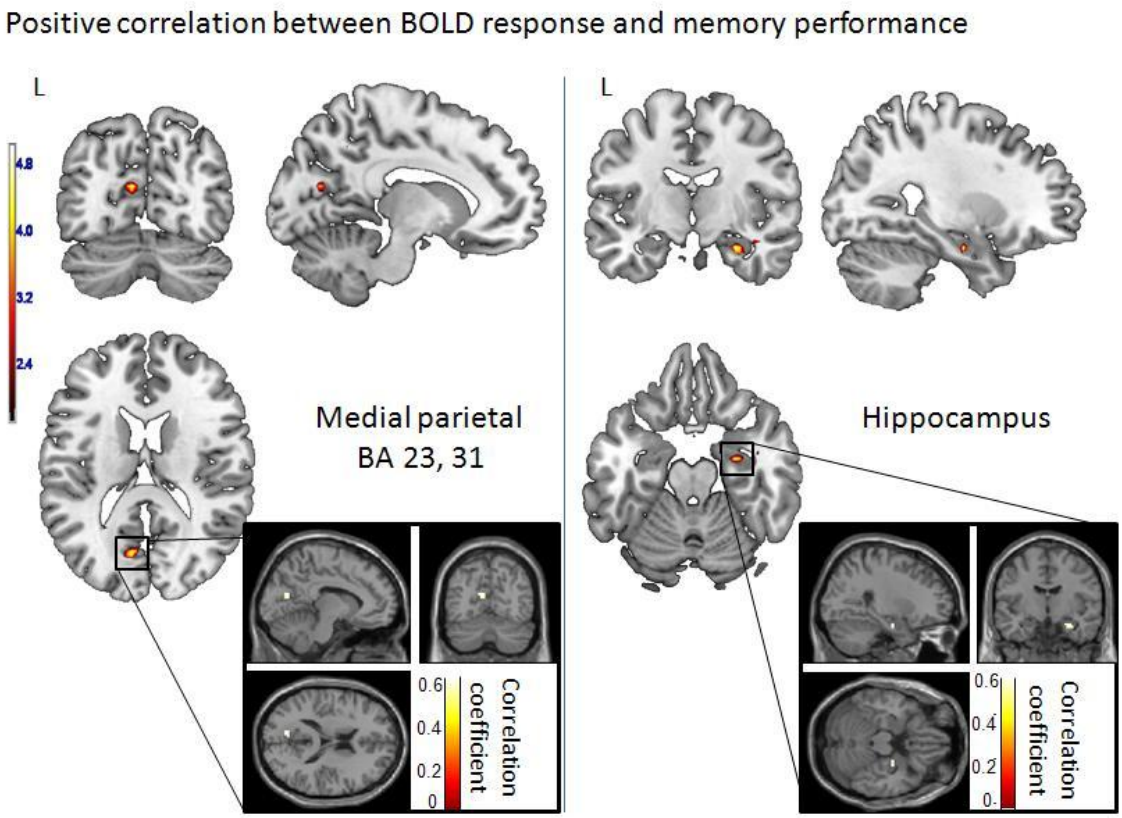


Figure 45: Activated regions for word recognition after spatial training, which are modulated by the retrieval performance. They were provided by a multiple regression (correlation) analysis with cross-subject correct detection score serving as predictor variable, and are represented by: the left precuneus and posterior cingulate cortex (BA 23,31) and the hippocampus. The statistical significance threshold for individual voxels was set empirically at uncorrected p< .005. The activation was projected onto 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention (Left, L is Left). Colouring indicates, for each voxel, on the upper image, the *t* value and, on the lower image, the correlation coefficent value.

2.3 Word recognition regions modulated by memory performance (hits) as provided by the multiple regression/correlation analysis

The multiple regression analysis which included for each participant the correct word detection score and the BOLD value (MR signal intensity variation) allowed to identify the recognition regions modulated by the performance and to distinguish regions activated by good memory performers. Based on the measured correct detection scores, our subjects were lower or higher performers. The correlation analysis revealed five regions showing positive correlation between performance and BOLD response in temporo-parietal areas (with all correlation coefficients greater than .5, see Figure 46). In temporal areas, they were the right hippocampus (50 voxels), the left lingual and left fusiform gyri (BA 19, 37, 59 voxels). In the parietal areas, the left precuneus was activated over 15 voxels with a peak located at (-9, -69, 18) in Talairach space (BA 23, 31).

The brainstem was also activated in the pons over 16 voxels (Table 13 and Figure 46). Compared to lower, the higher performers showed significantly greater magnitude of the activation of these regions. We consider here that higher performers for memory retrieval are those who elicited activity in areas related to good memory retrieval. Furthermore, retrieval areas specifically activated by each type of spatial learning will reflect areas linking spatial processes and episodic retrieval. If these areas overlap with areas related to good memory retrieval (i.e.observed in the multiple regression analysis), then we may also ask if one of the spatial processes, EU or A, facilitates episodic memory processes.

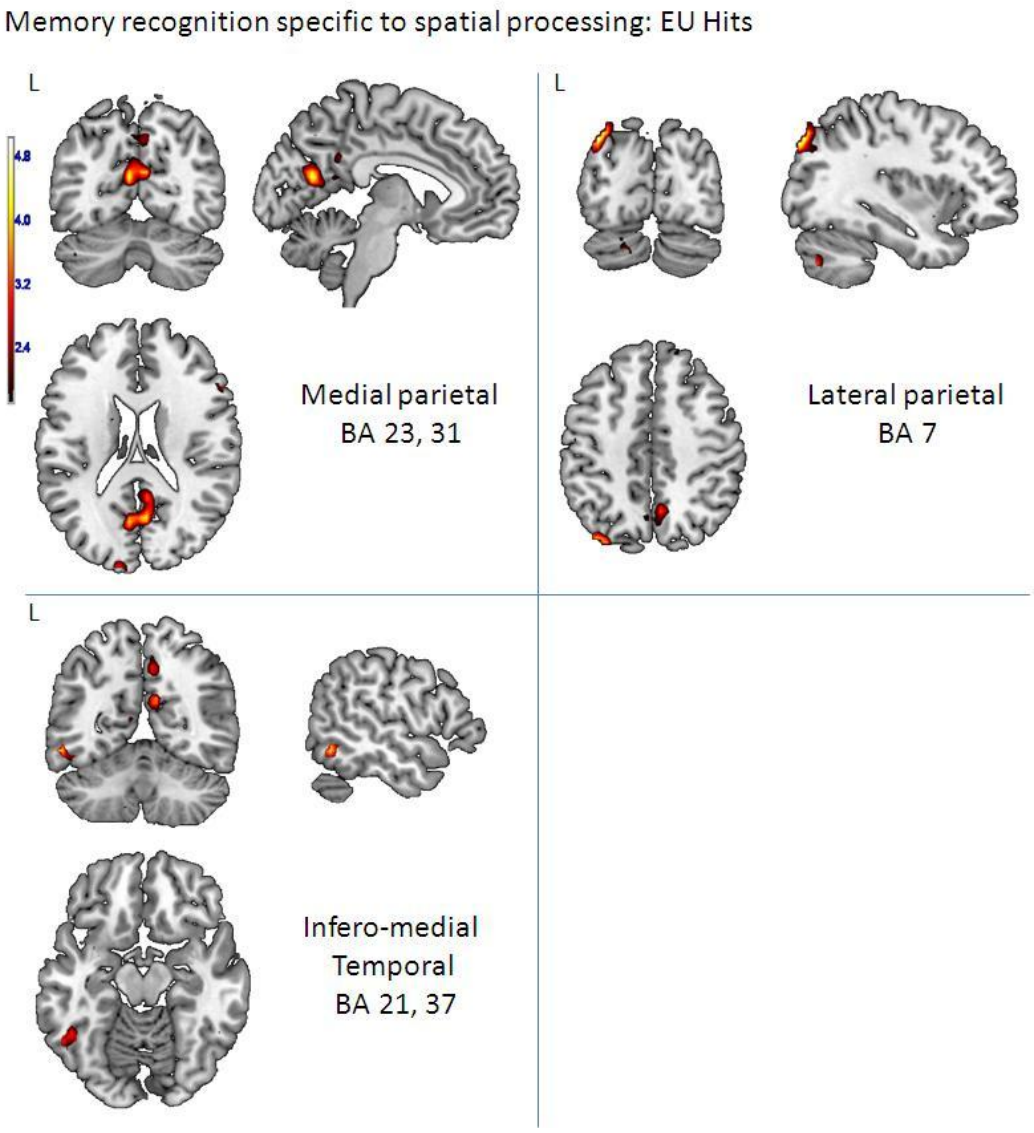


Figure 46: Activated regions for word recognition which are driven by the *Egocentric-updated* spatial learning. They were provided by a random effect analysis and contrasting *Egocentric-updated Hits versus Allocentric Hits* and are represented by: the left precuneus and superior parietal (BA 7), and the bilateral precuneus and posterior cingulate cortex (BA 23,31) and also the left inferior and middle temporal gyri (BA 21, 37). The activation was projected onto 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention (Left, L is Left). The colour scale represents the *t* value of activation. The statistical significance threshold set for individual voxels at uncorrected p< .001 (random-effect analysis).

2.4 During word recognition, regions driven by spatial context of learning

We aimed to identify the cerebral regions modulated by the type of spatial contextual processing at learning during correct word retrieval (Hits). The contrast *[A Hits vs. EU Hits]* did not reveal significant activation but *[A Hits vs. EU Hits]* induced activation of a left temporo-parietal network. These regions are illustrated in Table 14 and Figure 47. They were the followings, (a) the medial parietal area including the precuneus and the posterior cingulate (BA 23, 31) gyrus, with an activation peak at (-6, -63, 19) in the Talairach coordinate and extending over 53 voxels (b) the left postero-lateral parietal area including the superior parietal lobule (BA 7), with an activation peak at (-36, -77, 43) and extending over 21 voxels. This activation was rather posterior (Figure 5) and according to the functional parcellation defined by Nelson et al. (2010).

Table 14: Activated regions for word recognition which are driven by the *Egocentric-updated* spatial learning. They were provided by the contrast *Egocentric-updated Hits vs. Allocentric Hits*: the left precuneus and superior parietal, and the bilateral precuneus and posterior cingulate cortex and also the left inferior and middle temporal gyri. The statistical significance threshold for individual voxels was set at uncorrected p< .001 (random-effect analysis) with a cluster extent of k≥10 voxels. The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned.

Contrasts	Area	Side	BA	k	X coor	Y coor	Z coor	T
Egocentric-updated specific processing								
[EU Rec. > A Rec.]	Precuneus, Superior Parietal Lobule	L	7,19	21	-36	-77	43	5.23
	Inferior Temporal Gyrus, Middle Temporal Gyrus	L	21,37	14	-56	-56	-6	4.74
	Precuneus, Posterior Cingulate	L	23,31	53	-6	-63	19	4.72

it may rather corresponds to the inferior parietal lobule; (3) the left temporal area including the inferior and the middle temporal gyri (BA 37, 21) with an activation peak at (-56, -56, -6)] and an extent of 14 voxels. These clusters were resistant to non-stationarity corrections (Hayasaka, 2004) illustrating their statistical robustness.

2.5 Synthesis of fMRI results

The recognition of words learnt in association with spatial tasks: It activated a large fronto-temporo-parietal network which was majoritary common to EU and to A spatial learning contexts.

The regions of word recognition modulated by retrieval performance (i.e.presenting correlation between performance and BOLD response: These regions may be considered memory-performance-driven regions and they were represented by the left precuneus, the right hippocampus and left lingual fusiform gyri, and pons.

The regions of word recognition driven by spatial learning type: These regions may be considered as reflecting regions linking spatial processes and episodic retrieval. Our results revealed that only recognition of words learnt in EU spatial condition induced greater recruitment of several left temporo-parieto-limbic regions. These regions, and in particular the parietal regions (BA 7, 23, 31), are not only modulated by the EU spatial learning but they also belong to the conjunction analysis of both retrieval conditions (i.e.BA 7, 23) and their activity is related to good memory retrieval (i.e.modulated by retrieval performance, BA 23, 31) (See activity in parietal regions in Figures 45d, 46 and 47).

DISCUSSION

The theoretical framework of this fMRI study was the link between episodic processes and spatial cognition (Postma et al., 2008). We evaluated the cerebral representation of the recognition of words learnt within two types of spatial learning contexts, A or EU, by comparing A hits and EU hits and vice-versa. According to MTT Theory, the maximization of allocentric processing during learning would play a major role in a subsequent recognition by strengthening the hippocampal spatial scaffold. This structure binds all the neocortical representations related to an episode during learning. At retrieval, the hippocampus would help to index neocortical information with this allocentric spatial scaffold (Nadel and Moscovitch, 1998). According to the egocentric-updated hypothesis, the maximization of egocentric-updated processing would play a major role on episodic learning if the dynamic of self-referencing is memorized (Gomez et al., 2009). At retrieval, activity in cerebral structures associated with self-consciousness state (such as the DMN) would be enhanced in an episodic task as a consequence of the spatial process at learning. This activity would be related to the importance of autonoetic consciousness state in characterizing episodic memory (Tulving, 2002).

In order to answer these questions, we followed several steps. First of all, we assessed the cerebral substrate for recognition (retrieval) of words learned in spatial environments. The wide recognition regions have been revealed by a random effect analysis with both spatial learning conditions collapsed, and matches the classical episodic recognition network. A conjunction analysis allowed restricting the word recognition network to areas significantly activated in

each spatial learning condition. Among these regions, some of them were also modulated by the level of memory performance, as showed by the between-subject correlation analysis. Finally, we evaluated how the type of spatial learning modulates the activity of word recognition network. We determined that only learning in EU context modulates the activity of temporo-parietal regions. Given that the activity in parietal areas overlap both with activity observed in the conjunction analysis and with activity from the correlation to memory performance analysis, the results also suggests that EU spatial processes facilitates episodic memory processes.

1 Regions activated for recognition of words learnt in spatial contexts

Word recognition network (spatial learning types were either collapsed or considered separately) activated a large fronto-temporo-parietal network most extended with the within-subject and confirmed with the conjunction analysis. Several regions of this network were modulated by the level of retrieval performance. In the following section we discuss the possible role of regions which composes this network.

1.1 Hippocampal and Parahippocampal activation

The hippocampal and parahippocampal activation obtained in this study is in agreement with previous studies on memory retrieval (Brown and Aggleton, 2001; Buckner et al., 1998; Buckner et al., 1996; Burgess et al., 2002; Burgess et al., 2001; Konishi et al., 2000; Nyberg, 1998; Nyberg et al., 2000; Wais, 2008). Additionally and in agreement with other studies, the right hippocampal activity covaried with the level of memory performance (Eichenbaum et al., 2007; Gabrieli et al., 1997).

1.2 Frontal activation

The left frontal cortex was also activated. Previous studies have reported such activations during episodic retrieval and this activity has been proposed to reflect attentional processes and autonoetic consciousness (e.g., Wheeler et al., 1997; Buckner et al., 1998; Buckner et al., 1996). The lateralization does not necessarily contradict the right frontal cortex dominance during memory retrieval proposed by the hemispheric encoding/retrieval asymmetry (HERA) model (Habib, Nyberg, and Tulving, 2003), as the model states that the right retrieval lateralization is observed when comparing retrieval activity to encoding (here retrieval hits where contrasted with correct rejections). Previous studies have also reported bilateral or predominantly left activation when hits are compared to correct rejections during memory retrieval (Grasby et al., 1993; Tulving et al., 1996; Uecker et al., 1997).

1.3 Parietal activation

Although incompletely understood yet (Daselaar et al., 2004; Wagner et al., 2005; Cabeza, 2008; Cabeza et al., 2008; Hutchinson et al., 2009; Uncapher and Wagner, 2009; Uncapher et al., 2010), the parietal activation including the lateral posterior and the precuneus with extension toward the posterior cingulate and retrosplenial cortices, would play a key role in episodic memory (Rugg et al., 2002; Shannon and Buckner, 2004). The large debate about the role of parietal cortices has generated a new anatomical parcellation of this region (Nelson et al., 2010). The initial coarse-grained functional parcellation has been refined according to task-induced response profiles and resting-state functional connectivity (Nelson et al., 2010).

Overall, the recognition network after spatial learning and identified in this study, largely overlaps the regions which compose the Default Mode Network (DMN) (Buckner et al., 2008; Spreng et al., 2009; Spreng and Grady, 2010) and particularly the medial frontal cortex, hippocampus, medial and lateral parietal regions as well as the posterior cingulate gyrus. The DMN network is highly activated during conscious resting state and is deactivated during cognitive tasks (Shulman et al., 1997; Mazoyer et al., 2001; Raichle et al., 2001; Buckner et al., 2008; Spreng et al., 2009; Spreng and Grady, 2010). The co-activation of these regions in a wide variety of processes such as retrieval of autobiographical memory, prospection, spatial navigation and theory of mind, led the researchers to believe that these structures belong to a *"core network"* (Spreng et al., 2009; Spreng and Grady, 2010). The *"core network"* would support the common aspects of many cognitive behaviors and mechanisms and would reflect the simulation of internalized experience, as well as self -projection (Buckner and Carroll, 2007; Tsakiris et al., 2010). In this framework, the activation of DNM-like regions in the recognition task after spatial learning may reflect the participants' experience of remembering.

2 Regions activated for recognition of words learnt in spatial contexts and modulated by the type of spatial learning.

The next step of this study was to understand how the spatial processing as a contextual component affects episodic memory retrieval at a cerebral level. This question is of major interest for the models of episodic memory hypothesizing that spatial processing has a determinant role for episodic memory retrieval. Thus, to provide further data and reinforce the model based on the link between episodic memory and spatial cognition, it is crucial to compare the *word recognition after EU learning versus word recognition after A learning* and evaluate the effect of each type of spatial learning, on the memory processing. Our results revealed that only EU spatial learning modulates the activity of several recognition network regions, although the behavioral responses were not significantly different between EU and A conditions. This result suggests that only EU spatial learning modulates the retrieval activity and supports the neurofunctional link between episodic memory and egocentric-updated processing. Recognition regions modulated by the EU may be grouped in three categories: medial parietal (precuneus and posterior cingulate), lateral parietal and infero-medial temporal. They are discussed in the following section.

2.1 Medial parietal regions

As mentioned previously, the precuneus extending to posterior cingulate and retrosplenial cortices should play a key role in episodic memory function (Rugg et al., 2002; Daselaar et al., 2004; Shannon and Buckner, 2004; Naghavi and Nyberg, 2005; Wagner et al., 2005; Cabeza, 2008; Cabeza et al., 2008; Hutchinson et al., 2009; Uncapher and Wagner, 2009; Uncapher et al., 2010). Also, the correlation analysis of this study indicated that the precuneus activity was particularly enhanced in higher retrieval performers. Moreover, both precuneus and posterior cingulate regions belong to DMN (Buckner et al., 2008; Cavanna and Trimble, 2006; Fransson and Marrelec, 2008) and among the DMN regions, the precuneus shows the highest resting metabolic rate (Gusnard et al., 2001). Although little is known about the significance of the spontaneous mental processing occurring during rest, the precuneus and the posterior cingulate regions would be engaged in the continuous information gathering and representation of the self (Gusnard, and Raichle, 2001).

The precuneus has been involved in numerous studies of episodic memory retrieval (Addis, et al;, 2004; Gilboa et al., 2004; Lundstrom et al., 2005; Lundstrom et al., 2003, Viard et al., 2010, 2011), self-processing (Kircher et al., 2002; Kircher et al., 2000; Lou et al., 2004; Ruby and Decety, 2001; Vogeley et al., 2001) and visuo-spatial imagery such as mental navigation, mental rotation and motor imagery (Ghaem et al., 1997; Malouin, et al, 2003).

The precuneus and the posterior cingulate cortex received higher attention (Lou et al., 2004; 2005; Sajonz et al., 2010) as reflecting the link between episodic recollection and self referential processing within DMN. Among other regions, the posterior cingulate gyrus has been related to self relevant judgments (Kelley et al., 2002) and in this context this region may be related to early search about the relationship between self referential processing and episodic memory retrieval. In fact, the information processed in a self-referential manner is known to demonstrate an advantage for memory encoding (Rogers et al., 1977).

Moreover, the precuneus and the posterior cingulate gyrus activation, was revealed by several autobiographical retrieval studies (Addis et al., 2007; Buckner et al., 2008; Buckner and Carroll, 2007, Daselaar et al., 2009, Eich et al., 2009). Their activation was related to the introspection of the one's own past, or when the projection into a different perspective, in time or in space, is required. The presence of such activation may reflect recollection of specific details from the encoding event eliciting a greater sense that the item is "from their past" (Buckner et al., 2008; Spreng et al., 2009; Spreng and Grady, 2010).

Since medial parietal regions seem to be particularly involved in self consciousness, their activation in our study may reflect self/autonoetic- consciousness during episodic retrieval. Given that the precuneus and the posterior parietal cortex showed also greater activity in the egocentric-updated retrieval, this spatial process may be a key component of the episodic memory. This spatial process influences the cerebral activity during the subsequent retrieval of the encoded events. It could be particularly necessary to provide a self-referential system across time, self consciousness.

2.2 Lateral parietal regions

The activity of the posterior part of the left lateral parietal lobule was enhanced when retrieval concerned the items learnt under egocentric-updated condition. This activity has been previously correlated to recollection effects such as the perceived oldness effect, the recollection versus familiarity distinction and the retrieval orientation effect (i.e., Source-Item). Wagner (2005) considered three alternative hypotheses to account for these effects: a) the mnemonic accumulator hypothesis, b) the output buffer hypothesis, c) the attention to internal representation hypothesis and d) the subjective memory hypothesis.

a) *The mnemonic accumulator hypothesis* proposes that parietal regions temporally integrate a memory-strength signal, thus contributing with a decision criteria to the eventual decision. This hypothesis is consistent with models proposing that recognition is based on a signal detection process. In this view, the activity of the left lateral parietal areas in the egocentric updated condition would reflect a memory strength signal difference.

b) *The output buffer hypothesis* posits, consistently with the Baddeley's working memory buffers, that parietal regions "hold" retrieved information in a form, accessible to decision-making processes. A reinstantiation phenomenon would occur in which, at least part of the retrieved information would be represented in corresponding modality-specific sensory areas (Wheeler et al., 2000). In this view, the activity observed in the spatial processing contrast of our study would reflect the reinstantiation of more visuo-spatial sensory-information, or more imagery.

c) *The attention to internal representation hypothesis* proposes that the posterior parietal cortex might contribute to shift attention to or maintain attention on, internally generated mnemonic representations – perhaps those dependent on the medial-temporal lobe. A recent derivative of this hypothesis, *the dual attentional processes hypothesis* (also called the *attention to memory model*, Cabeza, 2008; Cabeza et al., 2008; Cabeza et al., 2003), extends the top-down and bottom-up distinction of attention to the episodic-memory domain. The Dorsal Posterior Parietal Cortex (PPC) activity during retrieval may reflect the recruitment of goal-directed attention in service of performing retrieval tasks. On the opposite, the ventral PPC engagement during retrieval may mark the reflexive capture of attention by mnemonic representations. However, recent reviews (Hutchinson et al., 2009; Uncapher et al., 2010) and connectivity results (Nelson et al., 2010; Uncapher et al., 2010) seem to challenge this view, indicating that the correspondence between attention and episodic retrieval effects in PPC seems more apparent than real. In fact, they found the dorsal and ventral parietal regions which demonstrate retrieval effects, to at least partially dissociate from the dorsal-ventral parietal regions implicated in "top-down" and "bottom-up" attention (Hutchinson et al., 2009; Uncapher et al., 2010). Given the activation peak of our data, in the *dual attentional hypothesis*, this activity would not reflect effortful memory decision but rather reflect exogenous attention due to stimulus-driven saliency effects.

d) *The subjective memory hypothesis* proposes that the parietal lobe is responsible for the subjective experience of confidence and vividness in one's retrieved memories, the access to subjective states of awareness (Ally et al., 2008). More specifically, the parietal lobe is related to cognitive functions engaging the individual in a higher degree of self-relevant information processing (e.g., meditational state, out-of-body-experience, Blanke and Metzinger, 2009; Blanke et al., 2008; Kjaer et al., 2002; Lou et al., 1999; Lou et al., 2005). Recently, it has been revealed that this region would be crucial for episodic memory encoding, and could impact subjective recollective experience, throughout mental imagery (i.e., autonoetic consciousness, Ally et al., 2008; Berryhill et al., 2007; Olson and Berryhill, 2009; Simons et al., 2009; Vilberg and Rugg, 2008; Wagner et al., 2005). These findings were first unexpected, given the weak neuropsychological evidence. At the time, the neuropsychological literature of memory suggested rather that the parietal lobule was related to spatial, attentional and mental imagery processes. However, recent evidence in neuroimaging (Chua et al., 2006; Duarte et al., 2008), as well as in parietal patients statements (Ally et al., 2008; Davidson et al., 2008) or neuropsychological evaluation showing decreased in levels of memory vividness or confidence (Berryhill et al., 2007; Berryhill et al., 2007; Drowos et al., 2010; Simons et al., 2008; Simons et al., 2009) support this hypothesis. This last view appears coherent with the interpretation of the medial parietal activation suggesting that egocentric

updating is a key component of the episodic memory as it can influence the activation of the (self) autonoetic consciousness network, probably by providing a self-referential system across time.

In summary, the exact signification of the modulation by the spatial learning condition of the left lateral parietal region remains unsolved as its activity in the EU retrieval could reflect 1) greater memory strength signal, 2) the reinstantiation of more visuo-spatial sensory-information 3) exogenous attentional difference, due to a stimulus-driven saliency, or lastly, and more likely 4) enhancement of self-referential processing across time. However, the implication of the left lateral parietal region function, along with the medial parietal modulation, supports the hypothesis that processing egocentric-updated during item encoding might influence its subsequent neuronal retrieval: by modulating areas known to support recollection, and involved in better performance in the cross-subject correlation analysis.

2.3 Infero-medial temporal regions

The inferior and middle temporal activation could be related to top-down visual working memory which directs the mind's eye (Ranganath, 2006; Ranganath et al., 2005; Ranganath et al., 2004; Ranganath and D'Esposito, 2005). In line with the literature on working memory for visual objects, we suggest that this activation might reflect the manipulation of visual images through top-down processes. These regions are implicated in the ability to recall, maintain and manipulate visual images in the absence of external stimulation. We propose that item recollection learned in egocentric-updated condition might have allowed participants to mentally relive the whole event through mental imagery and thus reinforce recollection.

3 Conclusion

In the present fMRI study, an original experimental procedure (Gomez et al., 2009) assessed the effect of two types of contextual spatial learning on the subsequent retrieval of an event (represented by a central element: a word). The experimental procedure was designed to evaluate the effect of maximizing an egocentric-updated spatial processing and an allocentric spatial processing, upon retrieval. Our results suggested first that word retrieval process after spatial learning activates a large fronto-temporo-parietal network. Moreover, higher memory performers showed supplementary activation of the left precuneus and the right hippocampus, lingual and fusiform gyrus and the pons. Within this network the effect of the type of spatial processing maximized during learning are clearly different. On the one hand, with regards to the MTT theory (Nadel and Moscovitch, 1998), no additional regions were activated following enhancement of allocentric processing during learning. On the other hand, this study shows that enhancing egocentric-updated processing during learning, increases the activation of medial and lateral parietal as well as of temporal regions. Given the large amount of interpretative hypotheses on the involvement of the left lateral parietal areas in episodic retrieval, the exact signification of its modulation by EU spatial learning condition remains open. However, the medial parietal region is clearly related to participants' recollective processes, as supported by prior studies and by the enhancement of medial parietal areas in good memory performers. Given the link between medial parietal regions activation and self consciousness, their activation may reflect here autonoetic consciousness during episodic retrieval. These results hence argue in favor of the egocentric-updated hypothesis on the link between spatial cognition and episodic memory.

ACKNOWLEDGMENTS

Authors thank Laurent Lamalle and Irène Troprès for their help during MR acquisitions, and Muriel Lobier and Marie Lallier for linguistic support. This work was financed by the French research and national education department.

REFERENCES

Addis, D. R., McIntosh, A. R., Moscovitch, M., Crawley, A. P., and Mc Andrews, M. P. (2004) Characterizing spatial and temporal features of autobiographical memory retrieval networks: A partial least squares approach. *Neuroimage*, 23, 1460-1471.

Addis, D. R., & Tippett, L. J. (2004) Memory of myself: Autobiographical memory and identity in alzheimer's disease. *Memory*, 12, 56-74.

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, 1363-77.

Ally, B. A., Simons J. S., McKeever, J. D., Peers, P. V., & Budson, A. E. (2008) Parietal contributions to recollection: Electrophysiological evidence from aging and patients with parietal lesions. *Neuropsychologia,* 46, 1800-12.

Avraamides, M. N., & Kelly J. W. (2008) Multiple systems of spatial memory and action. *Cognitive Process,* 9, 93-106, 2008.

Berryhill, M. E., Phuong, L., Picasso, L., Cabeza, R., & Olson, I. R. (2007) Parietal lobe and episodic memory: Bilateral damage causes impaired free recall of autobiographical memory. *J Cogn Neurosci,* 27, 14415-23.

Berryhill, M. E., Picasso, L., Arnold, R., Drowos, D., & Olson, I. R. (2010) Similarities and differences between parietal and frontal patients in autobiographical and constructed experience tasks. *Neuropsychologia,* 48: 1385-93.

Blanke, O. & Metzinger, T. (2009) Full-body illusions and minimal phenomenal selfhood. *Trends Cogn Sci,* 13, 7-13.

Blanke, O., Morgenthaler, F. D., Brugger, P., & Overney, L. S. (2008) Preliminary evidence for a fronto-parietal dysfunction in able-bodied participants with a desire for limb amputation. *J Neuropsychol*.

Brown, M. W. & Aggleton, J. P. (2001) Recognition memory: What are the roles of the perirhinal cortex and hippocampus? *Nat Rev Neurosci,* 2, 51-61.

Buckner, R. L., Andrews-Hanna, J. R., & Schacter, D. L. (2008) The brain's default network: Anatomy, function, and relevance to disease. *Ann N Y Acad Sci,* 1124, 1-38.

Buckner, R. L. & Carroll, D. C. (2007) Self-projection and the brain. *Trends Cogn Sci,* 11, 49-57.

Buckner, R. L., Koutstaal, W., Schacter, D. L., Wagner, A. D., & Rosen, B. R. Functional-anatomic study of episodic retrieval using fMRI. I. Retrieval effort versus retrieval success. *Neuroimage,* 7, 151-62, 1998.

Buckner, R. L., Raichle, M. E., Miezin, F. M., & Petersen, S. E. (1996) Functional anatomic studies of memory retrieval for auditory words and visual pictures. *J Neurosci,* 16, 6219-35.

Burgess, N., Becker, S., King, J. A., & O'Keefe, J. (2001) Memory for events and their spatial context: Models and experiments. *Philosophical Transcript of the Royal Society* 356, 1493-503.

Burgess, N., Maguire, E. A., & O'Keefe, J. (2002) The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron,* 35, 625-41.

Burgess, N., Maguire, E. A., Spiers, H. J., & O'Keefe, J. (2001) A temporoparietal and prefrontal network for retrieving the spatial context of lifelike events. *Neuroimage,* 14, 439-53.

Cabeza, R. (2008) Role of parietal regions in episodic memory retrieval: The dual attentional processes hypothesis. *Neuropsychologia,* 46, 1813-27.

Cabeza, R., Ciaramelli, E., Olson, I. R., & Moscovitch, M. (2008) The parietal cortex and episodic memory: An attentional account. *Nature Reviews Neuroscience,* 9, 613-25.

Cabeza, R., Daselaar, S. M., Dolcos, F., Prince, S. E., Budde, M., & Nyberg, L. (2004) Task-independent and task-specific age effects on brain activity during working memory, visual attention and episodic retrieval. *Cerebral Cortex,* 14, 364-75.

Cabeza, R., Dolcos, F., Prince, S. E., Rice, H. J., Weissman, D. H., & Nyberg, L. (2003) Attention-related activity during episodic memory retrieval: A cross-function fmri study. *Neuropsychologia,* 41, 390-9.

Cavanna, A. E. & Trimble, M. R. (2006) The precuneus: A review of its functional anatomy and behavioural correlates. *Brain,* 129, 564-83.

Chua, E. F., Schacter, D. L., Rand-Giovannetti, E., & Sperling, R. A. (2006) Understanding metamemory: Neural correlates of the cognitive process and subjective level of confidence in recognition memory. *Neuroimage,* 29, 1150-60.

Conway, M. A. (2001) Sensory-perceptual episodic memory and its context: Autobiographical memory. *Philosophical Transcript of the Royal Society,* 356, 1375-84.

Daselaar, S. M., Prince, S. E., & Cabeza, R. (2004) When less means more: Deactivations during encoding that predict subsequent memory. *Neuroimage,* 23, 921-7.

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.*

Davidson, P. S., Anaki, D., Ciaramelli, E., Cohn, M., Kim, A. S., Murphy, K. J., Troyer, A. K., Moscovitch, M., & Levine, B. (2008) Does lateral parietal cortex support episodic memory? Evidence from focal lesion patients. *Neuropsychologia,* 46, 1743-55.

Drowos, D. B., Berryhill, M., Andre, J. M., & Olson, I. R. (2010) True memory, false memory, and subjective recollection deficits after focal parietal lobe lesions. *Neuropsychology,* 24, 465-75.

Duarte, A., Henson, R. N., & Graham, K. S. (2008) The effects of aging on the neural correlates of subjective and objective recollection. *Cerebral Cortex,* 18, 2169-80.

Eich, E., Nelson, A. L., Leghari, M. A., & Handy, T. C. (2009) Neural systems mediating field and observer memories. *Neuropsychologia,* 47, 2239-51.

Eichenbaum, H., Yonelinas, A. P., & Ranganath, C. (2007) The medial temporal lobe and recognition memory. *Annual Review of Neuroscience,* 30, 123-152.

Epstein, R. A., Parker, W. E., & Feiler, A. M. (2007) Where am i now? Distinct roles for parahippocampal and retrosplenial cortices in place recognition. *J Neurosci,* 27, 6141-9.

Farrell, M. J., & Robertson,, I. H. (1998) Mental rotation and the automatic updating of body-centered spatial relationships. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition,* 24, 227-233.

Fransson, P. & Marrelec, G. (2008) The precuneus/posterior cingulate cortex plays a pivotal role in the default mode network: Evidence from a partial correlation network analysis. *Neuroimage,* 42, 1178-84.

Gabrieli, J. D. E., Brewer, J. B., Desmond, J. E., & Glover, G. H. (1997) Separate neural bases of two fundamental memory processes in the human medial temporal lobe. *Science,* 276, 264.

Gardiner, J. M. (2001) Episodic memory and autonoetic consciousness: A first-person approach. *Philosophical Transcript of the Royal Society,* 356, 1351-61.

Gardiner, J. M., Ramponi, C., & Richardson-Klavehn, A. (1998) Experiences of remembering, knowing, and guessing. *Conscious Cognition,* 7, 1-26.

Ghaem, O., Mellet, E., Crivello, F., Tzourio, N., Mazoyer, B., Berthoz, A., & Denis, M. (1997) Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus, and insula. *Neuroreport,* 8, 739-44.

Gilboa, A., Winocur, G., Grady, C. L., Hevenor, S. J., & Moscovitch, M. (2004) Remembering our past: Functional neuroanatomy of recollection of recent and very remote personal events. *Cereb Cortex,* 14, 1214-25.

Gomez, A., Rousset, S., & Baciu, M. (2009) Egocentric-updating during navigation facilitates episodic memory retrieval. *Acta Psychologica (Amst),* 132, 221-227.

Grasby, P. M., Frith, C. D., Friston, K. J., Bench, C., Frackowiak, R. S., & Dolan, R. J. (1993) Functional mapping of brain areas implicated in auditory--verbal memory function. *Brain,* 116 (Pt 1), 1-20.

Gusnard, D. A., Raichle, M. E., & Raichle, M. E. (2001) Searching for a baseline: Functional imaging and the resting human brain. *Nat Rev Neurosci,* 2, 685-94.

Habib, R., Nyberg, L., & Tulving, E. (2003) Hemispheric asymmetries of memory: The HERA model revisited. *Trends in Cognitive Science,* 7, 241-245.

Hayasaka, S., Luan Phan, K., Liberzon, I., Worsley, K. J., & Nichols, T. E.(2004) Nonstationary cluster-size inference with random field and permutation methods. *Neuroimage,* 22, 676-687.

Holdstock, J. S., Mayes, A. R., Cezayirli, E., Isaac, C. L., Aggleton, J. P., & Roberts, N. (2000) A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in a patient with selective hippocampal damage. *Neuropsychologia,* 38, 410-25.

Husain, M. & Nachev, P. (2007) Space and the parietal cortex. *Trends Cogn Sci,* 11, 30-6.

Hutchinson, J. B., Uncapher, M. R., & Wagner, A. D. (2009) Posterior parietal cortex and episodic retrieval: Convergent and divergent effects of attention and memory. *Learning and memory,* 16, 343-56.

Johnson, M. R., Mitchell, K. J., Raye, C. L., D'Esposito, M., & Johnson, M. K. (2007) A brief thought can modulate activity in extrastriate visual areas: Top-down effects of refreshing just-seen visual stimuli. *Neuroimage,* 37, 290-9.

Kelley, W. M., Macrae, C. N., Wyland, C. L., Caglar, S., Inati, S., & Heatherton, T. F. (2002) Finding the self? An event-related fMRI study. *J Cogn Neurosci,* 14, 785-94.

King, J. A., Burgess, N., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & O'Keefe, J. (2002) Human hippocampus and viewpoint dependence in spatial memory. *Hippocampus,* 12, 811-20.

Kircher, T. T., Brammer, M., Bullmore, E., Simmons, A., Bartels, M., & David, A. S. (2002) The neural correlates of intentional and incidental self processing. *Neuropsychologia,* 40, 683-92.

Kircher, T. T., Senior, C., Phillips, M. L., Benson, P. J., Bullmore, E. T., Brammer, M., Simmons, A., Williams, S. C., Bartels, M., & David, A. S. (2000) Towards a functional neuroanatomy of self processing: Effects of faces and words. *Brain Res Cogn Brain Res,* 10, 133-44.

Kjaer, T. W., Nowak, M., & Lou, H. C. (2002) Reflective self-awareness and conscious states: Pet evidence for a common midline parietofrontal core. *Neuroimage,* 17, 1080-6.

Konishi, S., Wheeler, M. E., Donaldson, D. I., & Buckner, R. L. (2000) Neural correlates of episodic retrieval success. *Neuroimage,* 12, 276-86.

Lancaster, J. L., Woldorff, M. G., Parsons, L. M., Liotti, M., Freitas, C. S., Rainey, L., Kochunov, P. V., Nickerson, D., Mikiten, S. A., & Fox, P. T. (2000) Automated talairach atlas labels for functional brain mapping. *Hum Brain Mapp,* 10, 120-131.

Lou, H. C., Kjaer, T. W., Friberg, L., Wildschiodtz, G., Holm, S., & Nowak, M. (1999) A 15o-h2o pet study of meditation and the resting state of normal consciousness. *Hum Brain Mapp,* 7, 98-105.

Lou, H. C., Luber, B., Crupain, M., Keenan, J. P., Nowak, M., Kjaer, T. W., Sackeim, H. A., & Lisanby, S. H. Parietal cortex and representation of the mental self. (2004) *Proc Natl Acad Sci U S A,* 101, 6827-32.

Lou, H. C., Nowak, M., & Kjaer, T. W. (2005) The mental self. *Prog Brain Res,* 150, 197-204.

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, 824-34.

Lundstrom, B. N., Petersson, K. M., Andersson, J., Johansson, M., Fransson, P., & Ingvar, M. (2003) Isolating the retrieval of imagined pictures during episodic memory: Activation of the left precuneus and left prefrontal cortex. *Neuroimage,* 20, 1934-43.

Malmberg, K. J. (2008) Recognition memory: A review of the critical findings and an integrated theory for relating them. *Cogn Psychol,* 57, 335-84.

Malouin, F., Richards, C. L., Jackson, P. L., Dumas, F., & Doyon, J. (2003) Brain activations during motor imagery of locomotor-related tasks: A pet study. *Hum Brain Mapp,* 19, 47-62.

Mandler, G. & Boeck, W. J. (1974) Retrieval processes in recognition. *Memory and Cognition,* 2, 613-5.

Mazoyer, B., Zago, L., Mellet, E., Bricogne, S., Etard, O., Houde, O., Crivello, F., Joliot, M., Petit, L., & Tzourio-Mazoyer, N. (2001) Cortical networks for working memory and executive functions sustain the conscious resting state in man. *Brain Res Bull,* 54, 287-98.

Nadel, L. & Moscovitch, M. (1998) Hippocampal contributions to cortical plasticity. *Neuropharmacology,* 37, 431-9.

Naghavi, H. R. & Nyberg, L. (2005) Common fronto-parietal activity in attention, memory, and consciousness: Shared demands on integration? *Consciousness and Cognition,* 14, 390-425.

Nelson, S. M., Cohen, A. L., Power, J. D., Wig, G. S., Miezin, F. M., Wheeler, M. E., Velanova, K., Donaldson, D. I., Phillips, J. S., Schlaggar, B. L., & Petersen, S. E. (2010) A parcellation scheme for human left lateral parietal cortex. *Neuron,* 67, 156-70.

New, B., Pallier, C., Brysbaert, M., & Ferrand, L. (2004) Lexique 2, A new french lexical database. *Behavior research Methods, Instruments, and Computers,* 36, 516.

New, B., Pallier, C., Ferrand, L., & Matos, R. (2001) Une base de données lexicales du français contemporain sur internet: Lexique™//a lexical database for contemporary french: Lexique™. *L'année psychologique,* 101, 447-462.

Nichols, T., Brett, M., Andersson, J., Wager, T., & Poline, J. B. (2005) Valid conjunction inference with the minimum statistic. *Neuroimage,* 25, 653-60.

Nyberg, L. Mapping episodic memory. (1998) *Behav Brain Res,* 90, 107-14.

Nyberg, L., Persson., J, Hab, R., Tulving, E., McIntosh, A. R., Cabeza, R., & Houle, S. (2000) Large scale neurocognitive networks underlying episodic memory. *J Cogn Neurosci,* 12, 163-73.

O'Keefe, J. & Dostrovsky, J. (1971) The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain research,* 34, 171-5.

O'Keefe, J. & Nadel, L. *The hippocampus as a cognitive map*. London: Oxford University Press, 1978.

Oldfield, R. C. (1971) The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia,* 9, 97-113.

Olson, I. R. & Berryhill, M. (2009) Some surprising findings on the involvement of the parietal lobe in human memory. *Neurobiol Learn Mem,* 91, 155-65.

Piolino, P., Desgranges, B., Clarys, D., Guillery-Girard, B., Taconnat, L., Isingrini, M., & Eustache, F. (2006) Autobiographical memory, autonoetic consciousness, and self-perspective in aging. *Psychol Aging,* 21, 510-25.

Postma, A., Kessels, R. P., & van Asselen, M. (2008) How the brain remembers and forgets where things are: The neurocognition of object-location memory. *Neurosci Biobehav Rev,* 32, 1339-45.

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 of the United States of America,* 98, 676.

Ranganath, C. (2006) Working memory for visual objects: Complementary roles of inferior temporal, medial temporal, and prefrontal cortex. *Neuroscience,* 139, 277-89.

Ranganath, C., Cohen, M. X., & Brozinsky, C. J. (2005) Working memory maintenance contributes to long-term memory formation: Neural and behavioral evidence. *J Cogn Neurosci,* 17, 994-1010.

Ranganath, C., Cohen, M. X., Dam, C., & D'Esposito, M. (2004) Inferior temporal, prefrontal, and hippocampal contributions to visual working memory maintenance and associative memory retrieval. *J Neurosci,* 24, 3917-25.

Ranganath, C. & D'Esposito, M. (2005) Directing the mind's eye: Prefrontal, inferior and medial temporal mechanisms for visual working memory. *Curr Opin Neurobiol,* 15, 175-82.

Rogers, T. B., Kuiper, N. A., & Kirker, W. S. (1977) Self-reference and the encoding of personal information. *Journal of Personality and Social Psychology,* 35, 677-88.

Ruby, P. & Decety, J. (2001) Effect of subjective perspective taking during simulation of action: A pet investigation of agency. *Nat Neurosci,* 4, 546-50.

Rugg, M. D., Otten, L. J., & Henson R. N. (2002) The neural basis of episodic memory: Evidence from functional neuroimaging. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science,* 357, 1097-110.

Sajonz, B., Kahnt, T., Margulies, D. S., Park, S. Q., Wittmann, A., Stoy, M., Ströhle, A., Heinz, A., Northoff, G., & Bermpohl, F. (2010) Delineating self-referential processing from episodic memory retrieval: Common and dissociable networks. *Neuroimage,* 50, 1606-1617.

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. *J Cogn Neurosci,* 24, 10084-92.

Shimada, S., Hiraki, K., & Oda, I. (2005) The parietal role in the sense of self-ownership with temporal discrepancy between visual and proprioceptive feedbacks. *Neuroimage,* 24, 1225-32.

Shulman, G. L., Fiez, J. A., Corbetta, M., Buckner, R. L., Miezin, F. M., Raichle, M. E., & Petersen, S. E. (1997) Common blood flow changes across visual tasks: I. Increases in subcortical structures and cerebellum but not in nonvisual cortex. *J Cogn Neurosci,* 9, 624-647.

Simons, J. S., Peers, P. V., Hwang, D. Y., Ally, B. A., Fletcher, P. C., & Budson, A. E. (2008) Is the parietal lobe necessary for recollection in humans? *Neuropsychologia,* 46, 1185-91.

Simons, J. S., Peers, P. V., Mazuz, Y. S., Berryhill, M. E., & Olson, I. R. (2009) Dissociation between memory accuracy and memory confidence following bilateral parietal lesions. *Cerebral Cortex.*

Spiers, H. J., Burgess, N., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & O'Keefe, J. (2001a) Bilateral hippocampal pathology impairs topographical and episodic memory but not visual pattern matching. *Hippocampus,* 11, 715-25.

Spiers, H. J., Burgess, N., Maguire, E. A., Baxendale, S. A., Hartley, T., Thompson, P. J., & O'Keefe, J. (2001b) Unilateral temporal lobectomy patients show lateralized topographical and episodic memory deficits in a virtual town. *Brain,* 124, 2476-89.

Spreng, R. N. & Grady, C. L. (2009) Patterns of brain activity supporting autobiographical memory, prospection, and theory of mind, and their relationship to the default mode network. *Journal of Cognitive Neuroscience,* 22, 1112-23.

Talairach, J. & Tournoux, P. (1988) Co-planar stereotaxic atlas of the human brain. 3-dimensional proportional system: An approach to cerebral imaging. New York, 1988.

Tsakiris, M., Longo, M. R., & Haggard, P. (2010) Having a body versus moving your body: Neural

signatures of agency and body-ownership. *Neuropsychologia,* 48, 2740-9, 2010.

Tulving, E. *Episodic and semantic memory*. New York, USA: Academic Press, 1972.

Tulving, E. (2002) Episodic memory: From mind to brain. *Annual Review of Psychology,* 53, 1-25.

Tulving, E, Markowitsch, H. J., Craik, F. E., Habib, R., & Houle, S. (1996) Novelty and familiarity activations in pet studies of memory encoding and retrieval. *Cereb Cortex,* 6, 71-9.

Uecker, A., Reiman, E. M., Schacter, D. L., Polster, M. R., Cooper, L. A., Yun, L. S., & Chen, K. (1997) Neuroanatomical correlates of implicit and explicit memory for structurally possible and impossible visual objects. *Learn Mem,* 4, 337-55.

Uncapher, M. R., Hutchinson, J. B., & Wagner, A. D. (2010) A roadmap to brain mapping: Toward a functional map of human parietal cortex. *Neuron,* 67, 5-8.

Uncapher, M. R. & Wagner, A. D. (2009)Posterior parietal cortex and episodic encoding: Insights from fMRI subsequent memory effects and dual-attention theory. *Neurobiology of Learning and Memory,* 91, 139-54.

van Asselen, M., Van der Lubbe, R. H., & Postma, A. (2006) Are space and time automatically integrated in episodic memory? *Memory,* 14, 232-40.

Viard, A., Lebreton, K., Chételat, G., Desgranges, B., Landeau, B., Young, A., De La Sayette, V., Eustache, F. and Piolino, P. (2010), Patterns of hippocampal–neocortical interactions in the retrieval of episodic autobiographical memories across the entire life-span of aged adults. Hippocampus, 20, 153–165.

Viard, A., Chételat, G., Lebreton, K., Desgranges, B., Landeau, B., de La Sayette, V., et al. (2011) Mental time travel into the past and the future in healthy aged adults: An fMRI study. Brain and Cognition, 75(1), 1-9.

Vilberg, K. L. & Rugg, M. D. (2008) Memory retrieval and the parietal cortex: A review of evidence from a dual-process perspective. *Neuropsychologia,* 46, 1787-99.

Vogeley, K., Bussfeld, P., Newen, A., Herrmann, S., Happe, F., Falkai, P., Maier, W., Shah, N. J., Fink, G. R., & Zilles, K. (2001) Mind reading: Neural mechanisms of theory of mind and self-perspective. *Neuroimage,* 14, 170-81.

Wagner, A. D., Shannon, B. J., Kahn, I., & Buckner, R. L. (2005) Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval. *Trends in Cognitive Science,* 9, 445-53.

Wais, P. E. (2008) fMRI signals associated with memory strength in the medial temporal lobes: A meta-analysis. *Neuropsychologia,* 46, 3185-96.

Waller, D., Lippa, Y., & Richardson, A. (2008) Isolating observer-based reference directions in human spatial memory: Head, body, and the self-to-array axis. *Cognition,* 106, 157-83.

Wheeler, M. A., Stuss, D. T., & Tulving, E. (1997) Toward a theory of episodic memory: The frontal lobes and autonoetic consciousness. *Psychological Bulletin,* 121, 331-54.

Wheeler, M. E., Petersen, S. E., & Buckner, R. L. (2000) Memory's echo: Vivid remembering reactivates sensory-specific cortex. *Proceedings of the National Academy of Science U S A,* 97, 11125-9.

Wolbers, T., Wiener, J. M., Mallot, H. A., & Buchel, C. (2007) Differential recruitment of the hippocampus, medial prefrontal cortex, and the human motion complex during path integration in humans. *J Neurosci,* 27, 9408-16.

Wolpert, D. M., Goodbody, S. J., & Husain, M. (1998) Maintaining internal representations: The role of the human superior parietal lobe. *Nat Neurosci,* 1, 529-33.

Yi, D. J., Turk-Browne, N. B., Flombaum, J. I., Kim, M. S., Scholl, B. J., & Chun, M. M. (2008) Spatiotemporal object continuity in human ventral visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A,* 105, 8840-5.

Discussion générale.

Chapitre 8.
Discussion générale, perspectives et conclusions.

L'objectif principal de ce travail doctoral était d'évaluer l'hypothèse d'un lien entre les fonctions spatiales et la mémoire épisodique, en confrontant deux types de modèles qui postulent chacun que le fonctionnement de la mémoire épisodique reposerait sur des processus spatiaux. Ce travail de thèse s'inscrit donc dans une problématique centrée sur le fonctionnement de la mémoire épisodique et les processus spatiaux sont évalués en tant que support des mécanismes mnésiques.

Le modèle BBB (Bird & Burgess, 2008; Burgess et al., 2001) postule que le lobe temporal médian permettrait de lier des composantes non-spatiales, provenant du néocortex, à une information spatiale conservée au niveau de la structure hippocampique, pour un maintien à long terme de l'information. Non seulement le contexte spatial servirait d'index pour retrouver les composantes non-spatiales de l'épisode mais surtout il permettrait de maintenir une cohérence entre ces différentes composantes lors de la récupération. Du point de vue spatial, lors de la récupération d'un épisode particulier, l'information ainsi assemblée serait transposée dans une représentation égocentrée au niveau du cortex pariétal. Ce modèle *allocentré,* dans la lignée du modèle MTT (Moscovitch et al., 2005; Nadel & Moscovitch, 1998), suppose que l'information spatiale allocentrée soit déterminante dans le maintien à long terme d'une information épisodique spatialisée.

Notre proposition met en avant le rôle fondamental de la mise à jour égocentrée dans la mémoire épisodique (Gomez et al., 2009). Nous nous accordons avec le modèle précédant sur le fait que le contexte spatial maintiendrait une cohérence dans un épisode en liant les éléments d'informations provenant du néocortex. Néanmoins, nous suggèrons que l'épisodicité du souvenir proviendrait plus particulièrement de la fluence avec laquelle l'information allocentrée serait transformée en information égocentrée lors de la

récupération. L'information est initialement perçue depuis une perspective égocentrée particulière. Lors de l'encodage, le traitement permettant la transformation de l'information égocentrée en une information allocentrée serait mémorisé, ce qui donnerait lieu à une plus grande rapidité de traitement, lors de la récupération. Au moment de la récupération, le système détecterait une relative facilité dans la recréation d'une perspective égocentrée particulière. Cette fluence permettrait notamment à l'individu de distinguer un souvenir épisodique d'une évocation imaginaire dans un lieu connu. La fluence de traitement, acquise lors de la perception initiale d'un épisode, déterminerait ainsi l'attribution ultérieure par l'individu d'un sentiment de conscience autonoétique. De par la nature des processus sous-tendant l'instanciation d'une perspective particulière, cette fluence serait sous la dépendance de traitements spatiaux de type mis à jour égocentrés. L'objectif principal de cette thèse était d'apporter des arguments permettant de comparer le rôle de la mise à jour égocentrée et de la représentation allocentrée dans la mémoire épisodique.

Ainsi, différents axes ont orienté nos recherches : 1) apporter des arguments comportementaux sur l'existence d'un lien causal entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique, 2) apporter des arguments focalisés sur le fonctionnement de la mise à jour égocentrée, tels que sa spécificité cérébrale, ou l'interférence de la perception égocentrée sur les connaissances allocentrées, 3) apporter des arguments neuropsychologiques appuyant l'hypothèse d'un lien entre déficits mnésiques et spatiaux. En particulier, comparer, chez les patients amnésiques, l'hypothèse d'un traitement égocentré mis à jour déficitaire, à celle d'un traitement allocentré déficitaire, 4) apporter des arguments sur les conséquences cérébrales de la mise à jour égocentrée dans la récupération épisodique. Dans une première partie, pour chacun de ces quatre axes, nous présenterons les principaux résultats obtenus et les discuterons. Dans le Tableau 15 sont résumées les questions posées par chaque étude, la méthode, les résultats principaux ainsi que les conclusions et interprétations. Dans la première partie de ce chapitre seront présentés et discutés plus particulièrement les principaux résultats obtenus pour chacun de ces quatres axes. Dans une seconde partie, nous présenterons et discuterons de

l'implication des résultats de cette thèse, à la fois pour les modèles de la mémoire épisodique et sur les conceptions du traitement spatial. Enfin, nous discuterons les perspectives de recherche ouvertes par ce travail.

1. Principaux résultats.

1.1. Etablir un lien causal entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique.

Dans **l'étude 1,** nous avons proposé à des participants sains de réaliser un encodage de mots dans des contextes maximisant des processus mentaux de type égocentré mis à jour ou allocentré. Un mot et son image étaient appris de manière incidente pendant la réalisation de la tâche spatiale. A chaque essai *égocentré mis à jour*, le participant voyait un film présentant un déplacement dans une pièce. Puis, il devait simuler son déplacement dans l'environnement pour accéder à un objet qui était associé à l'image et au mot cible. Dans la condition *allocentrée*, le participant voyait l'environnement sous diverses perspectives et devait construire une représentation indépendante de sa position. Puis, il devait indiquer la position relative d'un objet associé à l'image et au mot cible par rapport à un autre objet de l'environnement. Après un délai de plusieurs heures, la récupération épisodique des mots était évaluée. Ces résultats révèlent de meilleures performances de rappel et de reconnaissance dans la condition de mise à jour égocentrée par rapport à la condition *allocentrée*. Cet effet serait plus particulièrement spécifique à la mémoire épisodique. Cet avantage de la condition *égocentrée mise à jour*, dans l'épisodicité, est mis en évidence par la capacité du participant : 1) à davantage rappeler de manière correcte la source d'un mot dans cette condition, 2) à attribuer plus fréquemment à la récupération de ces mots un état de conscience autonoétique. Ces résultats comportementaux constituent l'argument déterminant en faveur d'un lien causal entre le traitement égocentré mis à jour (par rapport à un traitement spatial allocentré) et l'épisodicité d'un souvenir.

Tableau 15 : Résumé des questions posées, méthodes utilisées, principaux résultats obtenus, aux différentes études réalisées ainsi que leur conclusions et interpretations.

Etude	Question posée	Méthode	Résultats principaux	Conclusions/Interprétations	
1	Les performances de mémoire épisodique (ME) sont-elles améliorées par la maximisation d'un traitement spatial égocentré mis à jour ou allocentré durant la phase d'encodage?	Encodage de mots dans deux contextes maximisant chacun un type de traitement spatial: 1) allocentré (A); 2) égocentré mis à jour (EMJ). Rappel + Reconnaissance des mots avec RKG + Reconnaissance de la source (Tâche spatiale)	Augmentation du nombre total de mots correctement rappelés et reconnus dans la condition EMJ par rapport à la condition A. Augmentation du niveau d'épisodicité dans la récupération de la condition EMJ, et davantage de mots associés à un état autonoétique et un rappel de la source dans cette condition.	Il existerait un lien causal entre le traitement spatial EMJ et les performances de ME.	Chapitre 4
2	L'existence d'un référentiel EMJ est sous-tendue par des preuves comportementales, mais existe-t-il un substrat neuronal spécifique de l'EMJ?	Enregistrement de l'activité cérébrale durant un encodage visuo-spatial maximisant: 1) un traitement A, 2) un traitement égocentré avec une rotation de la tête, 3) un traitement EMJ. Test de mémoire spatiale: pointage de la direction d'un objet allocentré ou égocentré.	L'activation de l'hippocampe est plus importante dans l'encodage type EMJ que dans l'encodage A ou égocentré avec rotation de la tête. Cette activité hippocampique est corrélée positivement à la précision du pointage égocentré. Le cortex rétrosplénial est davantage activé dans l'encodage spatial égocentré avec une rotation de la tête que dans l'encodage A ou EMJ.	La structure hippocampique semble être davantage impliquée dans un traitement EMJ que A. Cette structure est par ailleurs connues pour son rôle dans le fonctionnement de la mémoire épisodique.	Chapitre 5
3	Le référentiel égocentré serait traité de manière continue par notre système, dans ce cadre une information spatiale égocentrée peut-elle interférer avec des informations mnésiques allocentrées?	Réalisation d'une tâche spatiale allocentrée: 1) Encodage d'une configuration d'objet par un survol de carte et 2) Jugement de mémoire de la direction relative entre deux de ces objets: un référent et un objet cible. 3 conditions de présentation de l'objet référent: 1) sans contexte; 2) dans un contexte visuel non-pertinent; 3) dans un contexte spatial impliquant une interférence égocentrée avec le pointage allocentré.	Expérience 1: Seules les femmes ont des performances sensibles à l'interférence égocentrée et présentent des performances inférieures dans la condition 3. Expérience 2: Après avoir reduit l'intervention de stratégies, tous les participants présentent des performances inférieures dans le pointage allocentré avec interférence égocentrée.	La perception involontaire d'une information égocentrée pourrait interférer avec l'utilisation d'une connaissance allocentrée. L'information égocentrée pourrait être traitée de manière continue par notre système ce qui la rendrait susceptible de sous-tendre des phénomènes de mémoire épisodique.	
4	Les fonctions spatiales participeraient au fonctionnement de la ME. Chez un patient amnésique, observe-t-on des déficits de la mémoire spatiale immédiate A ou EMJ?	Comparaison des performances de MR, amnésique bihippocampique, à celles de 10 contrôles (GC) appariés sur une tâche de reproduction de trajectoire. Différentes conditions expérimentales manipulent la source d'information utile pour résoudre la tâche. Par exemple, dans l'expérience 2, les participants : 1) effectuent le trajet sans vision ni audition (EMJ) 2) observent l'expériementateur produire le trajet (A). L'erreur angulaire produite dans la reproduction sous forme de dessin est mesurée.	MR présente des erreurs angulaires de reproductions déficitaires par rapport au GC dans les conditions EMJ mais il présente des performances normales dans les conditions A.	La prédiction d'une co-occurrence de déficits spatiaux et mnésiques confirmées par les résultats chez un patient appuie les modèles proposant un lien fonctionel entre ME et traitement spatial. Ces résultats appuient le modèle en faveur du rôle de EMJ et contredisent les modèles supposant un rôle du traitement A.	Chapitre 6
5	Une patiente atteinte d'une amnésie développementale présente-t-elle également des déficits de la mémoire spatiale immédiate de l'EMJ?	Comparaison des performances de DM, amnésique bihippocampique, à celles de 10 contrôles appariés. A/ Evaluation sur une tâche de localisation d'objets: 1) après une rotation sur soi sans vision ni audition, et 2) sans rotation. B/ Evaluation sur la tâche de reproduction de trajectoire décrite dans l'étude 4 expérience 2. C/ Evaluation sur la session 2 (15+/-2 jours après) des souvenirs épisodiques de la session 1. Dissociation des composantes temporelles, spatiales et factuelles en rappel libre et indicé. Tâche écologique, incidente et contrôlée.	A/ DM présente des résultats de pointages déficitaires dans le pointage d'objets uniquement après une rotation sur soi sans vision, ni audition. B/ En production de dessin, elle présente des erreurs angulaires déficitaires dans la condition EMJ mais est préservée dans la condition A. C/ DM est déficitaire en rappel libre et indicé, et en particulier sur le contexte spatial par comparaison au contexte factuel.	Les résultats des tests spatiaux et de l'évaluation de la ME sur la composante spatiale appuient les modèles liant le fonctionnement spatial à celui de la ME. En particulier, ils renforcent le rôle de EMJ et ne supportent pas les prédictions des modèles en faveur d'un rôle de l'allocentré dans la ME. Pour la ME, l'évaluation présente une tâche écologique, incidente et contrôlée.	
6	Si le référentiel EMJ améliore l'épisodicité du souvenir, qu'est-ce qui d'un point de vue cérébral est spécifique au cours d'une récupération épisodique ayant maximisé un traitement EMJ par rapport à un traitement A?	Encodage de mots dans deux contextes maximisant chacun un type de traitement spatial: 1) allocentré (A); 2) égocentré mis à jour (EMJ). Enregistrement de l'activité cérébrale durant la reconnaissance des mots. Provenant de chacune des conditions d'apprentissage.	L'activité dans le cortex médial pariétal et l'hippocampe est corrélée positivement aux performances de mémoire épisodique. La récupération EMJ présente une activité cérébrale spécifique par rapport à la récupération A. Cette activité recouvre notamment l'activation médiale pariétale corrélée aux performances de ME, et s'étend aux structures latérales pariétales et temporales. Au contraire, la récupération A n'induit pas d'activité spécifique.	Ces résultats apportent des indications cérébrales sur la spécificité du traitement EMJ pour la récupération en ME. Ce traitement induirait lors de la récupération un état cérébral correspondant à un état de conscience autonoétique (de conscience de soi).	Chapitre 7

1.2. Spécificité de la mise à jour égocentrée.

Notre proposition repose de manière cruciale sur le traitement égocentré mis à jour, ce qui nécessite de s'interroger sur ses spécificités vis à vis d'autres traitements spatiaux. En effet, il a été proposé que le traitement spatial égocentré mis à jour jouerait un rôle spécifique dans la mémoire spatiale chez le participant sain (Burgess et al., 2004; D. J. Simons & Wang, 1998; Wang & Simons, 1999). De plus, il serait automatique (Farrell & Robertson, 1998, 2000).

Cependant, d'un point de vue cérébral aucune étude ne s'est intéressée à démontrer l'existence d'un substrat cérébral spécifique. Dans **l'étude 2**, l'activité cérébrale des participants était enregistrée tandis qu'ils devaient mémoriser, dans un film 3D, la localisation spatiale de différents meubles dans une pièce. Ils effectuaient par la suite un test de pointage de la direction d'un des objets à l'aide d'un joystick. La perspective visuelle durant l'encodage et la phase test était manipulée afin de maximiser trois types d'encodage spatiaux : 1) allocentré, 2) égocentré avec rotation de la tête, 3) égocentré avec mise à jour par un déplacement du participant. Les résultats indiquent qu'un encodage spatial maximisant une mise à jour égocentrée activerait davantage l'hippocampe que la condition allocentrée ou égocentrée avec rotation de la tête. De plus, un encodage spatial maximisant un traitement égocentré avec rotation de la tête activerait davantage le cortex rétrosplénial que la condition allocentrée ou égocentrée avec mise à jour. Ces résultats suggèrent que le traitement de sa position dans l'espace durant la mémorisation d'une configuration spatiale activerait particulièrement l'hippocampe. Ce résultat est cohérent avec l'observation des cellules de lieu hippocampiques répondant à la localisation de l'individu dans l'environnement (Ekstrom et al., 2003). Il existerait une influence directe de l'intégration de sa position dans l'espace sur l'activité hippocampique durant l'encodage d'une information spatiale. L'influence de la rotation de la tête sur l'activité du cortex rétrosplénial suggère que chez l'homme cette structure pourrait également contenir des cellules dites de rotation de la tête. Ce résultat est donc cohérent avec l'hypothèse (Bird & Burgess, 2008; Burgess et al., 2001) d'un processus de transformation égocentrée-allocentrée dans cette région.

Afin d'apporter des arguments comportementaux en faveur du modèle BBB du traitement spatial, nous avons évalué dans **l'étude 3** si une information perceptive égocentrée pouvait affecter la réalisation d'une tâche allocentrée utilisant une information mnésique elle-même allocentrée. Les participants réalisaient un test de jugement relatif de direction entre deux objets (i.e., tâche allocentrée) à l'aide d'un joystick. Les positions de quatre objets avaient préalablement été appris dans une courte séquence visuelle les présentant dans une pièce depuis une perspective de *survol* (i.e., encodage en mémoire allocentrée). Lors de la phase test, un des deux objets, sur lesquels portait le jugement relatif de direction, était présenté soit : 1) sur un fond neutre (marron), 2) dans un contexte spatial avec une perspective égocentrée induisant une réponse égocentrée erronée (par rapport à la réponse allocentrée attendue), 3) dans un contexte spatial avec une perspective qui ne correspondait pas à l'encodage allocentré mémorisé. Les résultats indiquent une augmentation de l'erreur absolue de pointage angulaire lorsque le contexte spatial induisait une réponse de pointage erronée (i.e., contexte spatial avec une perspective égocentrée) par rapport aux contextes sur fond neutre ou ne correspondant pas à l'encodage spatiale mémorisé. Nos résultats étendent les précédants résultats qui indiquaient l'existence d'une interférence de la représentation égocentrée sur la réalisation d'une tâche de perception allocentrée (Sterken et al., 1999) à des processus engageant une interaction entre la perception et la mémoire. De plus, ils démontrent une absence d'interférence lorsque les représentations égocentrées et allocentrées de l'information spatiale ne sont pas appariées. Ces résultats sont cohérents avec l'existence d'un processus de transformation automatique de l'information spatiale tel que proposé par le modèle BBB. Les résultats comportementaux et d'imagerie fonctionnelle obtenus dans ces études révèlent l'importance de la mise à jour égocentrée dans la mémoire spatiale *per se* et confortent globalement le modèle BBB (Bird & Burgess, 2008; Burgess et al., 2001).

1.3. Arguments neuropsychologiques supportant l'hypothèse d'un lien fonctionnel.

L'étude des dysfonctionnements de la mémoire constitue une source d'information importante pour conceptualiser le fonctionnement mnésique normal. La troisième partie expérimentale de cette thèse vise à confronter les hypothèses allocentrées et égocentrées mises à jour pour le fonctionnement de la mémoire épisodique chez le patient amnésique par lésion bihippocampique. En effet, si le traitement de l'espace est crucial pour le fonctionnement de la mémoire épisodique chez le participant sain, un dysfonctionnement de la mémoire épisodique pourrait provenir d'une incapacité à traiter l'espace dans un premier temps. Suite à un raisonnement similaire, Holdstock, et al (2000) ont cherché à relier des déficits du traitement allocentré et la présence d'une amnésie bihippocampique. Cependant, notre question n'est pas seulement de relier le fonctionnement spatial et le fonctionnement de la mémoire épisodique mais de relier le fonctionnement de la mise à jour égocentrée et de la mémoire épisodique. Ceci nous a donc amené à comparer directement le traitement spatial allocentré et égocentré mis à jour chez ces patients amnésiques. Pour réaliser cette comparaison, nous nous sommes appuyés sur le fait qu'il existerait deux sources d'informations dans le traitement spatial : 1) allotéthique, provenant d'informations stables de l'environnement, telles que des repères visuels, des axes de symétrie, des contours de pièces, etc ; et 2) idéotéthique, provenant d'informations de mouvements de soi, telles que le flux optique, la vitesse et l'accélération (linéaire ou de rotation) fournies par les capteurs de mouvements etc. Or, la distinction entre allocentré et égocentré mise à jour pourrait provenir, non pas de leur format, mais de leur source d'information respective, allotéthique et idéotéthique.

Dans **l'étude 4**, nous avons évalué les performances de M.R., un patient amnésique suite à une intoxication au monoxyde de carbone et présentant notamment des lésions bihippocampiques. Nous avons comparé ses performances à celles d'un groupe contrôle de dix individus appariés en âge, sexe et niveau socio-professionnel. Les participants devaient effectuer un trajet puis le reproduire immédiatement. L'erreur angulaire lors de la reproduction permettait d'évaluer la qualité de la représentation

spatiale du trajet. Le principe général de l'expérience était de créer des conditions pour lesquelles, soit l'information allotéthique soit l'information idéotéthique était indispensable pour former une représentation du trajet et résoudre la tâche. Par exemple, dans l'expérience 2, les participants apprenaient les trajets soit 1) en produisant directement le trajet, sans vision ni audition, 2) en observant un expérimentateur produire le trajet. Ils devaient effectuer un dessin de ce trajet. De manière générale (expériences 1 et 2), lorsque l'information idéotéthique était indispensable pour résoudre la tâche, M.R. était systématiquement déficitaire, au contraire lorsque l'information indispensable pour résoudre la tâche était allotéthique, M.R. était parfaitement préservé. Ainsi, ce patient atteint de lésions bihippocampiques présente des performances normales pour former une représentation allocentrée du trajet sur la base d'une information purement allotéthique. Tout d'abord, ce résultat est en contradiction avec les modèles postulant que la formation hippocampique serait indispensable pour le codage d'une représentation allocentrée, indépendante de la position de l'individu. Il suggère au contraire que l'étude des représentations spatiales devrait considérer de manière systématique l'influence des informations idéotéthiques et allotéhiques. Enfin, ce résultat conforte l'hypothèse d'un lien entre le traitement spatial égocentré mis à jour et la mémoire épisodique en confirmant la co-existence prédite d'une amnésie et d'un déficit de la mise à jour égocentrée.

Dans l'étude du fonctionnement de la mémoire épisodique, l'amnésie *développementale* est une pathologie qui apporte de nombreux enseignements. En effet, avec l'étude de patients atteints d'une amnésie *développementale,* Vargha-Khadem, et al. (1997) ont apporté un des arguments majeurs de la distinction entre système épisodique et sémantique. Ces patients, incapables de retrouver des souvenirs épisodiques, seraient néanmoins capables d'acquérir de nouvelles connaissances de nature sémantique. Parmi ces patients, Jon, atteint de lésions hippocampiques périnatales, a été évalué par l'équipe de Burgess et al.(King et al., 2002) afin de relier ses déficits mnésiques à des déficits du traitement spatial allocentré. Dans **l'étude 5,** nous avons souhaité prolonger les résultats

observés chez MR, sur la patiente DM qui souffre d'une amnésie bihippocampique *développementale*. Nous avons donc évalué le traitement spatial immédiat de la patiente DM, et l'avons comparé à celui d'un groupe de dix individus appariés en âge, sexe et niveau socio-professionnel. Cette évaluation comportait une tâche de reproduction de trajets identique à celle de l'expérience 2 de l'étude 4, mais également un test de pointage de localisation spatiale après 1) une rotation sur soi, yeux bandés, ou 2) aucune rotation mais avec un délai. Cette deuxième tâche avait pour objectif d'évaluer la capacité de la patiente DM à intégrer les informations idéotéthiques de rotation angulaire. Les résultats pour la tâche de reproduction de trajectoires sont identiques à ceux du patient MR : nous observons une préservation des performances spatiales immédiates allocentrées reposant sur une information allotéthique, et un déficit du traitement spatial égocentré mis à jour reposant sur l'information idéotéthique. Ce déficit dans le traitement de la mise à jour égocentrée est confirmé dans la tâche de pointage de localisation : DM est déficitaire pour pointer les localisations uniquement lorsqu'elle doit intégrer et mettre à jour sa représentation sur la base d'une information idéotéthique (avec rotation yeux bandés). D'un point de vue spatial, la préservation allocentrée observée est en contradiction avec l'hypothèse selon laquelle l'hippocampe serait indispensable pour traiter une information spatiale allocentrée, indépendante de la position de l'individu. Ces résultats suggèrent au contraire que cette structure, sans doute en association avec les structures pariétales (dont la taille est réduite chez de nombreux patients ayant une lésion bihippocampique comme c'est le cas pour HM, Salat et al., 2006, MR et DM), construirait une représentation de l'espace sur la base de l'information idéotéthique et allotéthique. Un second versant de cette étude visait à évaluer les performances de mémoire épisodique de DM sur une tâche écologique, incidente, et dont l'épisode d'encodage est contrôlé expérimentalement. En effet, peu de tests de mémoire épisodique permettent de conserver ces trois caractéristiques. Nous avons donc proposé aux participants (DM et les personnes du groupe contrôle) de rappeler librement et d'effectuer un rappel indicé des événements de la première session expérimentale, ayant eu lieu 14 jours auparavant (+/-2 jours). Nous avons pu mettre en évidence, outre le déficit de mémoire épisodique massif de DM, un

déficit particulier dans ses capacités à ré-évoquer le contexte spatial de cette première session. Ce résultat permet ainsi de conforter le lien entre les déficits du traitement spatial observés chez cette patiente et sa capacité à ré-instancier un contexte spatial au moment de la récupération épisodique.

1.4. Conséquences cérébrales de la mise à jour égocentrée dans la récupération épisodique.

Enfin, nous avons souhaité étayer les résultats des études précédentes avec des arguments convergents en évaluant l'impact de la mise à jour égocentrée sur la récupération épisodique au niveau cérébral. En effet, si la mise à jour égocentrée a un impact comportemental sur le fonctionnement de la mémoire épisodique, il devrait également se manifester au niveau cérébral. Dans **l'étude 6,** les participants apprenaient des mots dans un contexte spatial maximisant un traitement égocentré mis à jour ou un traitement allocentré. Puis, leur activité cérébrale était enregistrée pendant la tâche de reconnaissance des mots provenant de chacune de ces conditions. Nous avons tout d'abord montré que les activités de l'hippocampe et du cortex médial pariétal étaient corrélées positivement au nombre moyen de mots correctement reconnus par chaque participant. Ce premier résultat n'est pas surprenant ; l'activité dans ces régions refléterait le fonctionnement de la mémoire épisodique et son augmentation irait de pair avec l'augmentation des performances mnésiques. En s'intéressant aux mots correctement reconnus, nous n'avons révélé aucune activation spécifique pour la condition allocentrée par rapport à la condition égocentrée mise à jour. Cependant, le contraste inverse a révélé des activations spécifiques lors de la récupération égocentrée mise à jour, au niveau du cortex médial pariétal (précunéus), latéral pariétal et inféro-médio temporal. Nous suggérons que ces activations reflètent l'épisodicité associée à la récupération épisodique. En effet, le cortex médial pariétal est considéré comme une zone déterminante dans la reviviscence et l'imagerie mentale épisodique. Il est de plus corrélé aux performances de récupération épisodique dans notre étude. Par ailleurs, les zones latérales pariétales et

inféro-médio temporales seraient également impliquées dans des processus de projection mentale et de conscience de soi cruciaux pour l'accès à un état de conscience autonoétique.

2. Perspectives et conclusions.

2.1. Modèles animaux reliant la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique.

Il existe dans la littérature certaines hypothèses récentes qui peuvent être perçues comme relativement proches de notre proposition (Buzsaki, 2005; Hasselmo, 2009). Le modèle de Buzsaki suggère également l'existence d'une relation entre le fonctionnement de la mémoire épisodique et la mise à jour égocentrée (Figure 48). Il partage un certain nombre de caractéristiques avec notre proposition.

La première caractéristique est de s'opposer au lien entre la mémoire épisodique et une représentation spatiale purement allocentrée, en introduisant une dimension temporelle dans l'information spatiale. La mise à jour égocentrée serait alors plus à même de rendre compte de la mémoire épisodique. La deuxième caractéristique est de ne pas rejeter l'utilité de la représentation allocentrée pour le fonctionnement mnésique : cette représentation allocentrée serait liée à la mémoire sémantique. En effet, elle serait construite de la même manière et pourrait en être l'instanciation spatiale : la sémantisation d'une information égocentrée mise à jour permettrait la formation d'une information allocentrée. Toutes les deux (la mémoire sémantique et la représentation allocentrée) résulteraient de l'extraction d'invariants provenant de la répétition et de la multicontextualisation de l'information (spatiale ou non-spatiale).

Le principal argument de la proposition théorique de Buzsaki (2005), pour relier la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique, est d'indiquer que les cellules de lieu présentent effectivement des caractéristiques spatiales mais également temporelles. Cet argument diverge des arguments de mémoire que nous portons dans notre modèle car il intègre des données électrophysiologiques récentes sur les cellules de lieu. Buzsaki (2005)

s'est intéressé au fonctionnement spatial mais également à l'oscillation électrique au cours du temps des cellules de lieu chez le rat. Ces cellules seraient particulièrement adaptées pour le traitement de la mise à jour égocentrée qui est de nature spatio-temporelle (i.e., dynamique), mais pas pour le traitement allocentré qui est de nature purement spatiale.

Nous avons jusqu'à présent évoqué le codage fréquentiel de l'information spatiale à travers la représentation de champs de lieu dans les neurones hippocampiques. Un champ de lieu représente des pics de fréquence d'activité pour un neurone dans une localisation donnée sur une période d'exploration étendue (O'Keefe & Dostrovsky, 1971). Cependant, cette représentation de l'information temporelle, véhiculée par ces cellules, n'est pas présente dans ce codage fréquentiel (O'Keefe & Recce, 1993). En effet, lorsque le rat explore son environnement, les potentiels de membrane des neurones hippocampiques oscillent de façon coordonnée, à environ 7Hz. Cette oscillation globale est appelée rythme thêta. Ce rythme thêta pourrait fournir un système de codage périodique temporel[16]. Ainsi, en conservant la dimension temporelle les cellules de lieu véhiculeraient également une information indispensable pour la mémoire épisodique.

Selon Buzsaki (2005), durant une exploration égocentrée avec déplacement (navigation), l'hippocampe du rat encoderait une information spatiale et épisodique centrée sur sa position. Avec la répétition de l'expérience dans un même environnement, le recoupement des différentes informations permettrait la construction d'une carte allocentrée et d'une information sémantique indépendante du temps ou du mouvement du sujet. Développé à partir des résultats comportementaux chez l'animal, ce modèle est peu relayé, car il ne décrit pas les mécanismes permettant de relier le traitement spatial et

[16] Il existerait une désynchronisation entre la phase (moment t ayant une fréquence de décharge maximum, et correspondant à la position spatiale codée par cette cellule) de chaque cellule pyramidale hippocampique et le rythme thêta. On parle de précession de phase des potentiels d'action. Cette désynchronisation ne serait pas constante et pourrait varier d'un cycle à l'autre. En particulier lorsque le rat se rapproche du centre d'un champ de lieu, la phase d'un neurone arriverait de plus en plus tôt par rapport au rythme thêta (O'Keefe & Recce, 1993). Par ailleurs, la présence d'un mouvement est indispensable pour l'apparition d'un rythme thêta de type t, >7 Hz (O'Keefe, 2007).

la mémoire épisodique. Ci-dessous sont présentées les relations décrites par le modèle de Buzsaki (2005) entre les traitements spatiaux et les traitements mnésiques. On constate que les auteurs soulèvent la question de l'absence de référence à soi dans la représentation allocentrée, en plus de la dimension temporelle absente dans le codage spatial allocentré. Ils proposent la mise à jour égocentrée comme une candidate idéale permettant de rendre compte de ces limites.

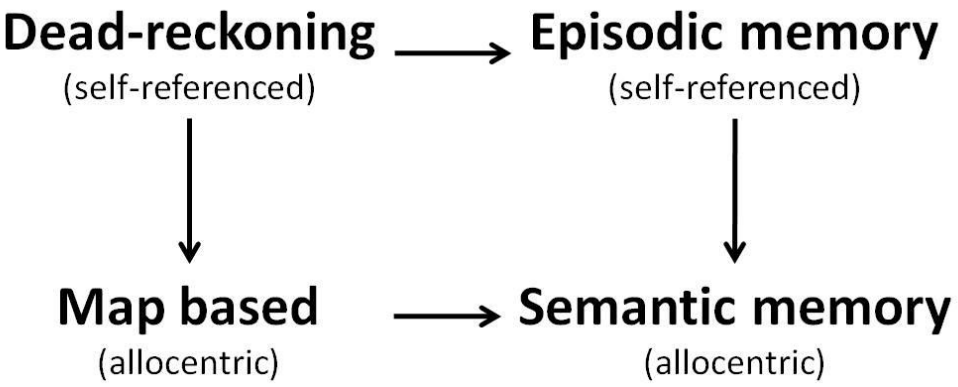


Figure 47 : Schéma des liens entre la mise à jour égocentrée (*dead reckoning*), la carte cognitive allocentrée (*Map based*), la mémoire épisodique (*Episodic memory*) et la mémoire sémantique (*Semantic memory*). La mémoire épisodique et la mémoire sémantique reposent respectivement sur des traitements spatiaux égocentrés mis à jour et allocentrés. Le phénomène de sémantisation irait des traitements supérieurs (égocentré mis à jour et mémoire épisodique) vers les traitements inférieurs (carte cognitive allocentrée et mémoire sémantique). Le schéma met en évidence l'importance de la référence à soi présente dans la mise à jour égocentrée et dans la mémoire épisodique et son absence dans la carte cognitive allocentrée et la mémoire sémantique.

Puisque la présence d'une activité Thêta a récemment été rapportée dans les cellules hippocampiques chez l'homme (Ekstrom et al., 2005), notre proposition pourrait s'accommoder des précisions électrophysiologiques du modèle animal de Buzsaki.

Notre proposition modélise par ailleurs 1) le fonctionnement de la mémoire humaine et non animale ; 2) les mécanismes précis attribuant au traitement égocentré mis à jour un rôle déterminant dans le fonctionnement de la mémoire épisodique ; 3) les processus permettant de rendre compte des phénomènes de mémoire décrits chez l'homme tels que les processus d'imagerie mentale en perspective d'*acteur* ou l'accès à un état de conscience autonoétique.

2.2. Cortex pariétal et subjectivité.

L'existence d'une relation particulière entre le traitement spatial égocentré mis à jour, la récupération épisodique et l'activité du cortex médial et latéral pariétal a été soulevée à plusieurs reprises au cours des recherches effectuées dans cette thèse. Tout d'abord et principalement suite aux résultats de l'étude 6 en imagerie fonctionnelle qui révèlent une suractivation de ces régions dans la récupération d'un événement provenant d'une condition maximisant le traitement égocentré mis à jour. Nous avons également observé des atrophies du cortex pariétal chez nos patients souffrant de lésions bihippocampiques qui pourraient être en partie responsables des déficits spatiaux observés.

Les connexions neuronales, normalement importantes entre ces deux régions, pourraient être à l'origine d'une réduction du volume du cortex pariétal consécutive au dysfonctionnement de la formation hippocampique. Si l'une de ces régions devient dysfonctionnelle, la communication avec les autres régions devrait l'être également. Dans ce cas, on peut imaginer que les connexions entre ces deux régions pourraient disparaitre au cours du temps. Cependant, pour être validée, une telle interprétation nécessiterait d'effectuer une évaluation longitudinale du volume pariétal suite à une lésion hippocampique, ce qui n'a jamais été fait à notre connaissance. Si des lésions hippocampiques entraînent effectivement une réduction du volume pariétal, ceci pourrait être d'une importance majeure dans l'implication neurofonctionnelle du cortex pariétal dans la mémoire épisodique.

Il a récemment été question de l'implication du cortex pariétal dans le fonctionnement de la mémoire épisodique, suite à des expériences de récupération épisodique conduites sous IRMf. Cette structure était auparavant davantage reliée à des processus attentionnels. Un grand nombre de théories sur son rôle dans la mémoire épisodique ont ainsi été développées (Cabeza, Ciaramelli, Olson, & Moscovitch, 2008a). De nombreuses théories ont cherché à concilier le rôle attentionnel et mnésique de cette structure (Cabeza, 2008; Cabeza et al., 2008 ; Cabeza, Ciaramelli, Olson, & Moscovitch,

2008 ; Vilberg & Rugg, 2008; Wagner, Shannon, Kahn, & Buckner, 2005). Jusqu'alors les études de patients souffrant de lésions pariétales n'avaient pas montré de troubles majeurs de la mémoire épisodique. Certains auteurs ont alors (ré)évalué de manière plus précise le fonctionnement de la mémoire épisodique de patients atteints de lésions pariétales (Ally, Simons, McKeever, Peers, & Budson, 2008; Berryhill, Phuong, Picasso, Cabeza, & Olson, 2007; Davidson et al., 2008; Drowos, Berryhill, Andre, & Olson, 2010; Simons, Peers, Mazuz, Berryhill, & Olson, 2009). Simons et al. (2009) ont par exemple montré un déficit du rappel libre de souvenirs autobiographiques chez des patients atteints de lésions pariétales bilatérales. De plus, ils ont observé des performances de rappel de la source dans la norme toutefois associées à une diminution des jugements de confiance. En s'appuyant sur ces résultats, les auteurs ont proposé un modèle d'implication du lobe pariétal dans l'expérience subjective de la récupération épisodique (i.e., l'état de conscience autonoétique). À la lumière de nos résultats en imagerie fonctionnelle, il semblerait que cette proposition puisse avoir des implications sur le rôle de la mise à jour égocentrée. En effet, l'activation pariétale observée, lors de la condition de récupération égocentrée mise à jour, reflèterait une plus grande confiance subjective des jugements dans cette condition.

2.3. La mise à jour égocentrée : automaticité et substrat.

Au cours de cette thèse, nous avons cherché à maximiser, au moment de l'encodage de l'information, un type de traitement spatial par rapport à un autre (allocentré et égocentré mis à jour), tout en conservant un niveau de difficulté équivalent entre ces traitements, ceci afin d'évaluer leur influence respective sur les performances mnésiques épisodiques. Nous n'avons jamais proposé de comparer les performances de mémoire épisodique dans une condition où les participants sains seraient privés du traitement égocentré mis à jour à une condition où il serait possible. Ceci permettrait d'évaluer directement l'impact de ce traitement égocentré mis à jour sur les performances de mémoire épisodique. La méthodologie adoptée dans cette thèse est due à l'automaticité

suspectée de ce traitement égocentré mis à jour (Farrell & Robertson, 2000; Riecke et al., 2007; Wang, 2004).

Cette automaticité a été révélée de différentes manières. Tout d'abord, dans la spontanéité de ce traitement, qui aurait lieu sans instruction explicite ou intention de l'individu. L'étude 3 a montré que les participants présentaient des performances plus faible dans la condition avec interférence égocentré que dans les conditions sans interférence. Cet effet était présent 1) malgré l'absence d'instruction explicite de prêter attention à la perspective égocentrée, et 2) en l'absence d'intention ou de volonté des individus, qui rapportent n'avoir perçu aucune différence entre les conditions expérimentales.

Ensuite, l'automaticité du traitement égocentré mis à jour serait mise en évidence par son caractère inévitable: les participants auraient de grandes difficultés pour l'ignorer, pour l'empêcher d'avoir lieu. Par exemple, il a été montré que si des participants devaient effectuer une rotation sur eux les yeux fermés et pointer la direction d'un objet "comme s'ils n'avaient pas bougé", les participants avaient de grandes difficultés à effectuer ces tâches (Farrell & Robertson, 1998). Par ailleurs, il semble que malgré ce caractère automatique, ce traitement puisse dans certaines conditions induire une augmentation de l'allocation de ressources. En effet, la mise à jour égocentrée pourrait impliquer des ressources additionnelles lorsqu'il est demandé explicitement à l'individu d'effectuer cette mise à jour à chaque instant (Amorim, Glasauer, Corpinot, & Berthoz, 1997). Les instructions de focus attentionnel influencerait donc la mise à jour égocentrée (Amorim et al., 1997). Nos résultats confortent l'idée d'automaticité de ce processus, de plus ils permettent de lier le fonctionnement de la mémoire épisodique et de la mise à jour égocentrée en écartant l'interprétation attentionnelle du phénomène. En effet, les résultats provenant des patients avec lésions hippocampiques (études 4 et 5) sont particulièrement importants, car des différences de niveaux dans les processus attentionnels ne peuvent être invoquées pour en rendre compte.

Cependant, le substrat cérébral impliqué par la mise à jour égocentrée demeure une question non résolue. L'évaluation des performances de mise à jour égocentrée chez des patients atteints de lésions pariétales, hippocampiques et rétrospléniales ont systématiquement montré des déficits de ce traitement (Farrell & Robertson, 2000; Philbeck et al., 2004; Vann & Aggleton, 2004). Ce processus complexe impliquerait une coopération étroite au sein du réseau cérébral s'étendant du cortex pariétal à la structure hippocampique, en passant par le cortex rétrosplénial. Les résultats de l'étude 2 en imagerie fonctionnelle apportent des arguments complémentaires sur le rôle spécifique de ces structures au sein de ce processus complexe. Notamment, ils suggèrent une implication de l'hippocampe dans une mise à jour de position et une implication du cortex rétrosplénial dans une mise à jour d'orientation de la tête. Ce processus complexe pourrait effectivement impliqué des processus cognitifs dissociables (Wiener et al., 2011). S'il s'avère effectivement que ce processus est dissociable en sous-composantes cognitives, il serait nécessaire d'établir quelles composantes ou quelles interactions entre composantes sont déterminantes pour la mémoire épisodique.

2.4. Conscience de son corps et mémoire épisodique.

Parmi les composantes permettant la construction de la mise à jour égocentrée, la conscience de son corps est un élément déterminant. Or, la conscience de son corps pourrait être altérée en cas de lésions cérébrales (Blanke et al., 2005; Bünning & Blanke, 2005), mais également chez le participant sain. En effet, il a été montré qu'il est possible de provoquer des expériences de sortie de son corps chez un participant sain par l'application répétée de stimulations magnétiques sur la jonction temporo-pariétale (Blanke et al., 2005), ou en manipulant la congruence entre la perspective visuelle et les indices sensoriels (Ehrsson, 2007; Lenggenhager, Mouthon, & Blanke, 2009; Lenggenhager, Tadi, Metzinger, & Blanke, 2007). Provoquer une sortie de son corps, et ainsi manipuler la conscience de son corps pourrait constituer un moyen d'étudier expérimentalement le traitement de la mise à jour égocentrée, indépendamment des

processus attentionnels. Il serait donc intéressant de poursuivre ce travail de recherche sur le lien causal entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique en manipulant la conscience de son corps durant l'encodage d'événements épisodiques. Cette condition provoquant une expérience de sortie du corps devrait diminuer ou l'augmenter les performances de récupération de ces événements par rapport à la condition contrôle. Ceci constituerait une preuve comportementale supplémentaire en faveur de l'hypothèse d'un lien causal entre la mise à jour égocentrée et la mémoire épisodique.

2.5. Perspectives et limites dans le cadre de la modélisation de la mémoire épisodique.

Notre hypothèse concernant le fonctionnement de la mémoire épisodique s'inscrit dans le cadre du modèle BBB. Cependant, nous proposons de compléter ce modèle en proposant qu'il existe une mémoire d'un traitement particulier. Cette mémoire porterait sur le traitement qui permet d'instancier une perspective particulière lors de la réévocation mnésique : la mise à jour égocentrée. L'introduction d'une mémoire du traitement spatial nous a permis de proposer de nouvelles prédictions concernant l'existence d'un lien causal entre la mise à jour égocentrée et l'épisodicité d'un souvenir. Ce modèle nous a également permis de mettre en avant ce lien dans l'étude de déficits chez des patients atteints de lésions bihippocampiques. Bien que nos résultats ne révèlent chez ces patients qu'une simple cooccurrence de déficits, ceux-ci prennent néanmoins une dimension particulière. Ils s'inscrivent précisément dans le cadre des prédictions expérimentales fournient par le modèle théorique présenté et sont de plus en opposition avec les prédictions issues des modèles alternatifs. De plus, ces observations sont corroborées par l'existence de spécificités du traitement spatial égocentré mis à jour en adéquation avec le modèle proposé. En ce sens, ce modèle théorique est donc indéniablement riche et productif sur le plan des prédictions expérimentales.

Si on considère uniquement l'aspect modélisation, la revue de littérature nous a amené à présenter les modèles représentationnels qui sont, jusqu'à ce jour, les seuls à proposer l'existence d'un lien entre le fonctionnement de la mémoire épisodique et le

traitement spatial. Afin de permettre une compréhension plus directe de notre proposition théorique, nous avons choisi d'instancier notre modèle dans ce cadre. Toutefois, dans ces modèles, l'existence d'un codage allocentré au sens fort est postulée. Cependant, la revue de littérature portant sur ce codage nous a révélé une certaine fragilité de ce concept, et notamment dans son lien à la formation hippocampique. Bien que le travail expérimental de cette thèse reste neutre sur cette question, nous devons nous questionner sur l'existence même de cette représentation au sens fort. Certains de nos résultats expérimentaux accentuent l'idée selon laquelle la formation hippocampique n'effectuerait pas un codage purement allocentré et indépendant de l'individu, comme cela fut intialement proposé (O'Keefe & Dostrovsky, 1971; O'Keefe & Nadel, 1978, voir étude 2, suractivation hippocampique dans la condition égocentrée mise à jour par rapport à la condition allocentrée, et étude 4 et 5, préservation de la représentation allocentrée suite à des lésions bihippocampiques). Dans ce cadre, il serait possible d'envisager un modèle de la mémoire épisodique impliquant la mise à jour égocentrée sans postuler nécessairement l'existence de représentations allocentrées au sens fort, comme c'est le cas dans le modèle BBB. Mais ce modèle basé principalement sur les traitements et s'inscrivant davantage dans une logique incarnée de la mémoire reste à construire.

Le modèle conceptuel de base a a permis de générer un nombre important de prédictions théoriques notamment vis à vis de l'implication de la mise à jour égocentrée dans la mémoire épisodique. Cependant, la logique du modèle met en avant la fluence de recréation d'une perspective particulière sous la dépendance du traitement égocentré mis à jour. Cette thèse a certes testé le rôle de la mise à jour égocentré dans l'attribution d'un sentiment d'épisodicité d'un souvenir, ce qui constitue une composante déterminante de prédiction du modèle. Cependant, l'aspect fluence, en tant que tel, n'a pas été évalué. Les éléments relatifs à cette hypothèse de fluence sont développés dans les modèles d'attribution de mémoire (Jacoby, Kelley et al., 1989; Jacoby & Whitehouse, 1989). Dans ce cadre, nous avons vu que (Chapitre 3), lorsque la facilité d'un traitement est manipulée (i.e., la manipulation de la fluence d'un traitement) qu'il soit perceptif ou conceptuel, on

observe des modifications de l'attribution à un sentiment de familiarité passé à un stimulus et ceci indépendamment de l'existence d'une trace mnésique de ce dernier. Autrement dit, un stimulus dont le traitement est facilité sera plus fréquemment jugé comme ayant été appris, indépendamment de la véracité objective de cette mémorisation. Par exemple au niveau perceptif, (Jacoby, Kelley et al., 1989; Jacoby & Whitehouse, 1989; Whittlesea et al., 1990) lorsque l'on bruite la bande son de mots devant être reconnus, l'ensemble des mots non-bruités seront plus fréquemment reconnu que ceux bruités. De manière fondamentale, les participants feront également davantage de fausses reconnaissances sur ces stimuli non-bruités. Les participants auront ainsi une tendance générale à attribuer un sentiment de familiarité passé à des stimuli, que ceux-ci aient ou non, une trace mnésique objective. Dans ce cadre, l'objectif de futures recherches sera donc d'étudier, en tant que tel, ces aspects de fluence ainsi que l'attribution de caractéristiques qui en découle lors d'un traitement de type mise à jour égocentrée. Il est donc possible d'envisager des expériences suivant une méthodologie similaire à celles des expériences d'illusions de mémoire, qui modifieraient expérimentalement la fluence des participants sur la mise à jour égocentrée. Cette manipulation serait cependant largement plus complexe que la manipulation d'une fluence perceptive et pourrait nécessiter de faire appel à des techniques de réalité virtuelle immersive. Grâce à celle-ci, il serait possible de demander aux participants de se souvenir d'items, apprises dans une première phase, dans des conditions de récupération où le traitement de la mise à jour égocentrée serait plus ou moins perturbé. Afin de perturber ce traitement, on peut par exemple imaginer décorréler (condition de perturbation de la fluence du traitement égocentré mis à jour) ou pas (condition de non-perturbation de la fluence) différentes sources d'informations spatiales portant sur la position du corps de l'individu dans l'environnement (e.g., idéotéthiques et allotéthiques). Particulièrement, nous nous attendrions à observer davantage d'événements correctement reconnus dans une condition non perturbée que dans une condition de perturbation du traitement. De manière fondamentale, nous nous attendrions également à observer davantage de fausses reconnaissances dans cette condition de non-perturbation. En effet, observer cette augmentation des fausses

reconnaissances dans la condition de non-perturbation refléterait cette attribution d'une caractéristique épisodique à une fluence dans le traitement égocentré mis à jour.

Enfin, dans cette thèse, nous avons adopté diverses approches méthodologiques (comportementale, neuropsychologique et de neuroimagerie fonctionnelle) qui se sont révélées complémentaires dans l'évaluation de notre hypothèse théorique. Pour ouvrir sur les phénomènes de confusion (entre des souvenirs réels et des élaborations mentales) dont nous avons discuté dans le préambule de cette thèse, ces perspectives de travail permettent d'imaginer des retombées sur le plan neuropsychologique. En effet, en considèrant que, dans certaines formes de confabulations (e.g., dans la démence fronto-temporale, la maladie d'alzheimer etc), les patients effectuent des reconnaissances erronées, qui seraient liées à une augmentation ponctuelle dans la fluence du traitement égocentré mis à jour ; cette fluence les conduirait à juger à tort certaines élaborations mentales comme des souvenirs épisodiques. Si tel est le cas, une condition qui perturberait la perception de la position du corps dans l'espace par décorrélation de ces informations spatiales (comme décrit plus en amont pour le participant sain) pourrait permettre de réduire artificiellement le nombre de confabulations chez ces patients.

Références

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.

Adlam, A. L. R., Patterson, K., & Hodges, J. R. (2009). "I remember it as if it were yesterday": Memory for recent events in patients with semantic dementia. *Neuropsychologia, 47*(5), 1344-1351.

Aggleton, J. P., & Brown, M. W. (2006). Interleaving brain systems for episodic and recognition memory. *Trends in Cognitive Sciences, 10*(10), 455-463.

Aguirre, G. K., & D'Esposito, M. (1999). Topographical disorientation: a synthesis and taxonomy. *Brain, 122 (Pt 9)*, 1613-1628.

Aguirre, G. K., Zarahn, E., & D'Esposito, M. (1998). Neural components of topographical representation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 95*(3), 839-846.

Allen, G. L. (1999). Spatial abilities, cognitive maps, and wayfinding. *Wayfinding behavior: Cognitive mapping and other spatial processes*, 46–80.

Ally, B. A., Simons, J. S., McKeever, J. D., Peers, P. V., & Budson, A. E. (2008). Parietal contributions to recollection: electrophysiological evidence from aging and patients with parietal lesions. *Neuropsychologia, 46*(7), 1800-1812.

Amorim, M. A., Glasauer, S., Corpinot, K., & Berthoz, A. (1997). Updating an object's orientation and location during nonvisual navigation: a comparison between two processing modes. *Perception and Psychophysics, 59*(3), 404-418.

Andersen, R. A., Essick, G. K., & Siegel, R. M. (1985). Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science, 230*(4724), 456-458.

Andrews-Hanna, J. R., Reidler, J. S., Sepulcre, J., Poulin, R., & Buckner, R. L. (2010). Functional-anatomic fractionation of the brain's default network. *Neuron, 65*(4), 550-562.

Ans, B., & Rousset, S. (1997). Avoiding catastrophic forgetting by coupling two reverberating neural networks. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie, 320*(12), 989-997.

Appleyard, D. (1969). Why buildings are known. *Environment and Behavior, 1*(2), 131.

Astur, R. S., Taylor, L. B., Mamelak, A. N., Philpott, L., & Sutherland, R. J. (2002). Humans with hippocampus damage display severe spatial memory impairments in a virtual Morris water task. *Behavioural Brain Research, 132*(1), 77-84.

Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory, 2*, 89-195.

Avraamides, M. N., & Kelly, J. W. (2008). Multiple systems of spatial memory and action. *Cognitive Process, 9*(2), 93-106.

Baddeley, A. (1992). Working memory. *Science, 255*(5044), 556.

Baddeley, A. (2001). The concept of episodic memory. *Philosophical Transcript of the Royal Society 356*(1413), 1345-1350.

Baddeley, A., Emslie, H., & Nimmo-Smith, I. (1994). The doors and people test. *Bury St. Edmunds, UK: Thames Valley Test Company*.

Baddeley, A., Vargha-Khadem, F., & Mishkin, M. (2001). Preserved Recognition in a Case of Developmental Amnesia: Implications for the Acquisition of Semantic Memory? *Journal of Cognitive Neuroscience, 13*(3), 357-369.

Baillargeon, E. S. (1985). Object permanence in five-month-old infants. *Cognition, 20*(3), 191-208.

Baillargeon, E. S. (1986). Representing the existence and the location of hidden objects: Object permanence in 6-and 8-month-old infants. *Cognition, 23*(1), 21-41.

Barbeau, E., Didic, M., Tramoni, E., Felician, O., Joubert, S., Sontheimer, A., et al. (2004). Evaluation of visual recognition memory in MCI patients. *Neurology, 62*(8), 1317.

Barsalou, L. W. (1982). Context-independent and context-dependent information in concepts. *Memory & Cognition, 10*(1), 82-93.

Barsalou, L. W. (1988). The content and organization of autobiographical memories. In U. Neisser & E. Winograd (Eds.), *Remembering reconsidered: Ecological and traditional approaches to the study of memory* (pp. 193-243). New York, NY, US: Cambridge University Press.

Barsalou, L. W. (1999). Perceptual symbol systems. *Behavioural Brain Science, 22*(4), 577-609.

Barsalou, L. W. (2008). Grounded cognition. *Annual Review of Psychology, 59*, 617-645.

Bartlett, F. C. (1932). A theory of remembering *Remembering: A Study in Experimental and Social Psychology,* Cambridge University Press.

Bastin, C., Linden, M., Charnallet, A., Denby, C., Montaldi, D., Roberts, N., et al. (2004). Dissociation between recall and recognition memory performance in an amnesic patient with hippocampal damage following carbon monoxide poisoning. *Neurocase, 10*(4), 330-344.

Bastin, C., & Van der Linden, M. (2003). The Contribution of Recollection and Familiarity to Recognition Memory: A Study of the Effects of Test Format and Aging* 1. *Neuropsychology, 17*(1), 14-24.

Baumann, O., Chan, E., & Mattingley, J. B. (2010). Dissociable neural circuits for encoding and retrieval of object locations during active navigation in humans. *Neuroimage, 49*(3), 2816-2825.

Baumann, O., & Mattingley, J. B. (2010). Medial Parietal Cortex Encodes Perceived Heading Direction in Humans. *Journal of Neuroscience, 30*(39), 12897.

Benton, A. L. (1994). *Contributions to neuropsychological assessment: A clinical manual*: Oxford University Press, USA.

Bergouignan, L., Lemogne, C., Foucher, A., Longin, E., Vistoli, D., Allilaire, J. F., et al. (2008). Field perspective deficit for positive memories characterizes autobiographical memory in euthymic depressed patients. *Behaviour research and therapy, 46*(3), 322-333.

Bergson, H. (1975). La pensée et le mouvant.

Berryhill, M. E., Phuong, L., Picasso, L., Cabeza, R., & Olson, I. R. (2007). Parietal lobe and episodic memory: bilateral damage causes impaired free recall of autobiographical memory. *Journal of Neuroscience, 27*(52), 14415-14423.

Billingsley, R. L., Lou Smith, M., & Pat McAndrews, M. (2002). Developmental patterns in priming and familiarity in explicit recollection. *Journal of Experimental Child Psychology, 82*(3), 251-277.

Bird, C. M., & Burgess, N. (2008). The hippocampus and memory: insights from spatial processing. *Nature Reviews Neuroscience, 9*(3), 182-194.

Bird, C. M., Capponi, C., King, J. A., Doeller, C. F., & Burgess, N. (2011). Establishing the Boundaries: The Hippocampal Contribution to Imagining Scenes. *The Journal of Neuroscience, 30*(35), 11688.

Bird, C. M., Chan, D., Hartley, T., Pijnenburg, Y. A., Rossor, M. N., & Burgess, N. (2011). Topographical short term memory differentiates Alzheimer's disease from frontotemporal lobar degeneration. *Hippocampus, 20*(10), 1154-1169.

Bisiach, E., & Luzzatti, C. (1978). Unilateral neglect of representational space. *Cortex, 14*(1), 129-133.

Blanke, O., & Metzinger, T. (2009). Full-body illusions and minimal phenomenal selfhood. *Trends in Cognitive Sciences, 13*(1), 7-13.

Blanke, O., Mohr, C., Michel, C. M., Pascual-Leone, A., Brugger, P., Seeck, M., et al. (2005). Linking out-of-body experience and self processing to mental own-body imagery at the temporoparietal junction. *Journal of Neuroscience, 25*(3), 550.

Blanke, O., Morgenthaler, F. D., Brugger, P., & Overney, L. S. (2008). Preliminary evidence for a fronto-parietal dysfunction in able-bodied participants with a desire for limb amputation. *Journal of Neuropsychology*.

Bliss, T. V. P., & Lømo, T. (1973). Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path. *The Journal of physiology, 232*(2), 331.

Blohm, G., & Crawford, J. D. (2009). Fields of gain in the brain. *Neuron, 64*(5), 598-600.

Bogacz, R., & Brown, M. W. (2003). Comparison of computational models of familiarity discrimination in the perirhinal cortex. *Hippocampus, 13*(4), 494-524.

Bohbot, V. D., Allen, J. J., & Nadel, L. (2000). Memory deficits characterized by patterns of lesions to the hippocampus and parahippocampal cortex. *Annals of the New York Academy of Sciences, 911*, 355-368.

Bohbot, V. D., & Corkin, S. (2007). Posterior parahippocampal place learning in H.M. *Hippocampus, 17*(9), 863-872.

Bohbot, V. D., Kalina, M., Stepankova, K., Spackova, N., Petrides, M., & Nadel, L. (1998). Spatial memory deficits in patients with lesions to the right hippocampus and to the right parahippocampal cortex. *Neuropsychologia, 36*(11), 1217-1238.

Bottini, G., Cappa, S., Geminiani, G., & Sterzi, R. (1990). Topographic disorientation--a case report. *Neuropsychologia, 28*(3), 309-312.

Botzung, A., Denkova, E., & Manning, L. (2008). Experiencing past and future personal events: Functional neuroimaging evidence on the neural bases of mental time travel. *Brain and Cognition, 66*(2), 202-212.

Bremmer, F., Duhamel, J. R., Hamed, S. B., & Graf, W. (1999). Stages of self-motion processing in primate posterior parietal cortex. *International Review of Neurobiology, 44*, 173-198.

Bremmer, F., Schlack, A., Duhamel, J. R., Graf, W., & Fink, G. R. (2001). Space coding in primate posterior parietal cortex. *Neuroimage, 14*(1), S46-S51.

Bremmer, F., Schlack, A., Shah, N. J., Zafiris, O., Kubischik, M., Hoffmann, K. P., et al. (2001). Polymodal Motion Processing in Posterior Parietal and Premotor Cortex:: A

Human fMRI Study Strongly Implies Equivalencies between Humans and Monkeys. *Neuron, 29*(1), 287-296.

Brewer, W. F. (1986). What is autobiographical memory? In C. R. David (Ed.), *Autobiographical memory*. NY, USA: Cambridge University Press.

Bridgeman, B., Peery, S., & Anand, S. (1997). Interaction of cognitive and sensorimotor maps of visual space. *Perception & Psychophysics, 59*(3), 456.

Brown, M. W., & Aggleton, J. P. (2001). Recognition memory: What are the roles of the perirhinal cortex and hippocampus? *Nature Reviews Neuroscience, 2*(1), 51-61.

Brown, M. W., & Bashir, Z. I. (2002). Evidence concerning how neurons of the perirhinal cortex may effect familiarity discrimination. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 357*(1424), 1083.

Brunel, L. (2010). *Vers une réintroduction de l'éfficacité mnésique: L'apport des modèles multi-traces.* Doctorat de psychologie cognitive, Université Lumière, Lyon 2, Lyon.

Brunel, M. L. (1990). Introduction a la conscience de soi et au concept de soi, tels qu'on les perçoit depuis William James. *Revue québécoise de psychologie, 11*(1-2), 78-81.

Buckner, R. L., & Carroll, D. C. (2007). Self-projection and the brain. *Trends in Cognitive Sciences, 11*(2), 49-57.

Buckner, R. L., Hartley, T., Bird, C. M., Chan, D., Cipolotti, L., Husain, M., et al. (2007). The hippocampus is required for short-term topographical memory in humans. *Hippocampus, 17*(1), 34-48.

Bünning, S., & Blanke, O. (2005). The out-of body experience: precipitating factors and neural correlates. *Progress in Brain Research, 150*, 331-350, 605-606.

Bures, J., Fenton, A. A., Kaminsky, Y., Wesierska, M., & Zahalka, A. (1998). Rodent navigation after dissociation of the allocentric and idiothetic representations of space. *Neuropharmacology, 37*, 689-699.

Burgess, N. (2002). The hippocampus, space, and viewpoints in episodic memory. *Quaterly Journal of Experimental Psychology, 55*(4), 1057-1080.

Burgess, N. (2006). Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Trends in Cognitive Sciences, 10*(12), 551-557.

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 Transcript of the Royal Society 356*(1413), 1493-1503.

Burgess, N., Maguire, E. A., & O'Keefe, J. (2002a). The Human Hippocampus and Spatial and Episodic Memory. *Neuron, 35*(4), 625-641.

Burgess, N., Maguire, E. A., & O'Keefe, J. (2002b). The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron, 35*(4), 625-641.

Burgess, N., Maguire, E. A., Spiers, H. J., & O'Keefe, J. (2001). A temporoparietal and prefrontal network for retrieving the spatial context of lifelike events. *Neuroimage, 14*(2), 439-453.

Burgess, N., & O'Keefe, J. (1996a). Neuronal computations underlying the firing of place cells and their role in navigation. *Hippocampus, 6*(6), 749-762.

Burgess, N., & O'Keefe, J. (1996b). Neuronal computations underlying the firing of place cells and their role in navigation. *Hippocampus, 6*(6), 749-762.

Burgess, N., Spiers, H. J., & Paleologou, E. (2004). Orientational manoeuvres in the dark: dissociating allocentric and egocentric influences on spatial memory. *Cognition, 94*(2), 149-166.

Burgess, N., Trinkler, I., King, J., Kennedy, A., & Cipolotti, L. (2006). Impaired allocentric spatial memory underlying topographical disorientation. *Review of Neuroscience, 17*(1-2), 239-251.

Buzsaki, G. (2005). Theta rhythm of navigation: link between path integration and landmark navigation, episodic and semantic memory. *Hippocampus, 15*(7), 827-840.

Byrne, P., Becker, S., & Burgess, N. (2007). Remembering the past and imagining the future: a neural model of spatial memory and imagery. *Psychological review, 114*(2), 340.

Cabeza, R. (2008). Role of parietal regions in episodic memory retrieval: the dual attentional processes hypothesis. *Neuropsychologia, 46*(7), 1813-1827.

Cabeza, R., Ciaramelli, E., Olson, I. R., & Moscovitch, M. (2008a). The parietal cortex and episodic memory: an attentional account. *Nature Reviews Neuroscience, 9*(8), 613-625.

Cabeza, R., Ciaramelli, E., Olson, I. R., & Moscovitch, M. (2008b). The parietal cortex and episodic memory: an attentional account. *Nature Reviews Neuroscience, 9*(8), 613-625.

Caine, D., & Watson, J. D. G. (2000). Neuropsychological and neuropathological sequelae of cerebral anoxia: a critical review. *Journal of the International Neuropsychological Society, 6*(1), 86-99.

Campos, J. L., Byrne, P., & Sun, H. J. (2010). The brain weights body-based cues higher than vision when estimating walked distances. *European Journal of Neuroscience, 31*(10), 1889-1898.

Carroll, L. (2003). *Alice's adventures in Wonderland: and, Through the looking-glass and what Alice found there*: Penguin Classics.

Cavanna, A. E., & Trimble, M. R. (2006). The precuneus: a review of its functional anatomy and behavioural correlates. *Brain, 129*(Pt 3), 564-583.

Cermak, L. S. (1984). The episodic-semantic distinction in amnesia. *Neuropsychology of memory*, 55–62.

Chalfonte, B. L., & Johnson, M. K. (1996). Feature memory and binding in young and older adults. *Memory & Cognition, 24*, 403-416.

Chang, S. W. C., Papadimitriou, C., & Snyder, L. H. (2009). Using a compound gain field to compute a reach plan. *Neuron, 64*(5), 744-755.

Cho, J., & Sharp, P. E. (2001). Head direction, place, and movement correlates for cells in the rat retrosplenial cortex. *Behavioral Neuroscience, 115*(1), 3.

Chokron, S. (2003). Right parietal lesions, unilateral spatial neglect, and the egocentric frame of reference. *Neuroimage, 20 (1)*, 75-81.

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 and Cognition, 36*(3), 619-634.

Cipolotti, L., & Bird, C. M. (2006). Amnesia and the hippocampus. *Current opinion in neurology, 19*(6), 593.

Clarys, D., Isingrini, M., & Gana, K. (2002). Mediators of age-related differences in recollective experience in recognition memory. *Acta psychologica, 109*(3), 315-329.

Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature, 395*(6699), 272-273.

Clayton, N. S., & Russell, J. (2009). Looking for episodic memory in animals and young children: Prospects for a new minimalism. *Neuropsychologia, 47*(11), 2330-2340.

Cohen, N. J., & Eichenbaum, H. (1994a). Anatomical Data Regarding the Procedural-Declarative Distinction. In M. press (Ed.), *Memory, amnesia, and the hippocampal system* (pp. 93-109). Cambridge, MA.

Cohen, N. J., & Eichenbaum, H. (1994b). The Hippocampal System and the Procedural-Declarative Memory Distinction: A Comprehensive Proposal. In M. press (Ed.), *Memory, amnesia, and the hippocampal system* (pp. 55-93). Cambridge, MA.

Colby, C. L. (1998). Action-Oriented Spatial Review Reference Frames in Cortex. *Neuron, 20*, 15-24.

Collins, A. M., & Quillian, M. R. (1972). Experiments on semantic memory and language comprehension.Cognition in learning and memory. In A. M. Collins, M. R. Quillian & L. W. Gregg (Eds.), *Cognition in learning and memory* (pp. 263). Oxford, England: John Wiley & Sons.

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.

Conway, M. A. (2001). Sensory-perceptual episodic memory and its context: autobiographical memory. *Philosophical Transcript of the Royal Society, 356*(1413), 1375-1384.

Conway, M. A. (2009). Episodic memories. *Neuropsychologia, 47*(11), 2305-2313.

Cordes, S., King, A. P., & Gallistel, C. R. (2007). Time left in the mouse. *Behavioural processes, 74*(2), 142-151.

Crawford, J. R., Garthwaite, P. H., & Howell, D. C. (2009). On comparing a single case with a control sample: An alternative perspective. *Neuropsychologia*.

Crawford, J. R., Howell, D. C., & Garthwaite, P. H. (1998). Payne and Jones revisited: estimating the abnormality of test score differences using a modified paired samples t test. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology 20*(6), 898-905.

Crawley, S. E., & French, C. C. (2005). Field and observer viewpoint in remember-know memories of personal childhood events. *Memory, 13*(7), 673-681.

Crystal, J. D. Episodic-like memory in animals. *Behavioural Brain Research, 215*(2), 235-243.

D'Argembeau, A., Comblain, C., & Van der Linden, M. (2003). Phenomenal characteristics of autobiographical memories for positive, negative, and neutral events. *Applied Cognitive Psychology, 17*(3), 281-294.

D'Argembeau, A., & Van der Linden, M. (2004). Phenomenal characteristics associated with projecting oneself back into the past and forward into the future: Influence of valence and temporal distance. *Consciousness and Cognition, 13*(4), 844-858.

D'Argembeau, A., Xue, G., Lu, Z. L., Van der Linden, M., & Bechara, A. (2008). Neural correlates of envisioning emotional events in the near and far future. *Neuroimage, 40*(1), 398-407.

Damasio, A. R. (1989). Time-locked multiregional retroactivation: a systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition. *Cognition, 33*(1-2), 25-62.

Davachi, L. (2006). Item, context and relational episodic encoding in humans. *Current Opinion in Neurobiology, 16*(6), 693-700.

Davachi, L., & Wagner, A. D. (2002). Hippocampal contributions to episodic encoding: insights from relational and item-based learning. *Journal of Neurophysiology, 88*(2), 982.

Davidson, P. S., Anaki, D., Ciaramelli, E., Cohn, M., Kim, A. S., Murphy, K. J., et al. (2008). Does lateral parietal cortex support episodic memory? Evidence from focal lesion patients. *Neuropsychologia, 46*(7), 1743-1755.

De Goede, M., & Postma, A. (2008). Gender differences in memory for objects and their locations: A study on automatic versus controlled encoding and retrieval contexts. *Brain and Cognition, 66*, 232-242.

Dere, E., Kart-Teke, E., Huston, J. P., & De Souza Silva, M. A. (2006). The case for episodic memory in animals. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 30*(8), 1206-1224.

Dewhurst, S. A., & Conway, M. A. (1994). Pictures, images, and recollective experience. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 20*(5), 1088-1098. doi: 10.1037/0278-7393.20.5.1088

Dijkstra, K., Kaschak, M. P., & Zwaan, R. A. (2007). Body posture facilitates retrieval of autobiographical memories. *Cognition, 102*(1), 139-149.

Diwadkar, V. A., & McNamara, T. P. (1997). Viewpoint dependence in scene recognition. *Psychological Science, 8*(4), 302.

Donaldson, W. (1996). The role of decision processes in remembering and knowing. *Memory & Cognition, 24*(4), 523.

Drowos, D. B., Berryhill, M., Andre, J. M., & Olson, I. R. (2010). True memory, false memory, and subjective recollection deficits after focal parietal lobe lesions. *Neuropsychology, 24*(4), 465-475.

Duzel, E., Habib, R., Rotte, M., Guderian, S., Tulving, E., & Heinze, H. J. (2003). Human hippocampal and parahippocampal activity during visual associative recognition memory for spatial and nonspatial stimulus configurations. *Journal of Neuroscience, 23*(28), 9439.

Düzel, E., Vargha-Khadem, F., Heinze, H. J., & Mishkin, M. (2001). Brain activity evidence for recognition without recollection after early hippocampal damage. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 98*(14), 8101-8106.

Ecker, U. K. H., Groh-Bordin, C., & Zimmer, H. D. (2004). Electrophysiological correlates of specific feature binding in remembering—Introducing a neurocognitive model of human memory *Bound in Memory—Insights from Behavioral and Neuropsychological Studies.* (pp. 159–193). Germany: Shaker, Aachen.

Ecker, U. K. H., Zimmer, H. D., & Groh-Bordin, C. (2007). Color and context: An ERP study on intrinsic and extrinsic feature binding in episodic memory. *Memory & Cognition, 35*(6), 1483.

Ehrsson, H. H. (2007). The experimental induction of out-of-body experiences. *Science, 317*(5841), 1048.

Eich, E., Nelson, A. L., Leghari, M. A., & Handy, T. C. (2009). Neural systems mediating field and observer memories. *Neuropsychologia, 47*(11), 2239-2251.

Eichenbaum, H., Dudchenko, P., Wood, E., Shapiro, M., & Tanila, H. (1999). The Hippocampus, Memory, Review and Place Cells: Is It Spatial Memory or a Memory Space? *Neuron, 23*, 209-226.

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., Kahana, M. J., Caplan, J. B., Fields, T. A., Isham, E. A., Newman, E. L., et al. (2003). Cellular networks underlying human spatial navigation. *Nature, 425*(6954), 184-188.

Epstein, R., Harris, A., Stanley, D., & Kanwisher, N. (1999). The Parahippocampal Place Area:: Recognition, Navigation, or Encoding? *Neuron, 23*(1), 115-125.

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.

Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature, 415*(6870), 429-433.

Ernst, M. O., & Bulthoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in cognitive Sciences, 8*(4), 162-169.

Etienne, A. S., & Jeffery, K. J. (2004). Path integration in mammals. *Hippocampus, 14*(2), 180-192.

Eustache, F., & Desgranges, B. (2008). MNESIS: Towards the Integration of Current Multisystem Models of Memory. *Neuropsychology Review, 18*(1), 53-69.

Farrell, M. J., & Robertson, I. H. (1998). Mental Rotation and the Automatic Updating of Body-centered Spatial Relationships. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 24*(1), 227-233.

Farrell, M. J., & Robertson, I. H. (2000). The automatic updating of egocentric spatial relationships and its impairment due to right posterior cortical lesions. *Neuropsychologia, 38*(5), 585-595.

Fields, A. W., & Shelton, A. L. (2006). Individual skill differences and large-scale environmental learning. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 32*(3), 506-515.

Fletcher, P. C., Frith, C. D., Baker, S. C., Shallice, T., Frackowiak, R. S. J., & Dolan, R. J. (1995). The mind's eye—precuneus activation in memory-related imagery. *Neuroimage, 2*(3), 195-200.

Freksa, C., Habel, C., Wender, K., & Klatzky, R. (1998). Allocentric and Egocentric Spatial Representations: Definitions, Distinctions, and Interconnections. In R. Klatzky (Ed.), *Spatial Cognition* (Vol. 1404, pp. 1-17): Springer Berlin / Heidelberg.

Friston, K. J., Fletcher, P., Josephs, O., Holmes, A., Rugg, M. D., & Turner, R. (1998). Event-related fMRI: characterizing differential responses. *Neuroimage, 7*(1), 30-40.

Friston, K. J., Penny, W. D., & Glaser, D. E. (2005). Conjunction revisited. *Neuroimage, 25*(3), 661-667.

Galati, G., Lobel, E., Vallar, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (2000). The neural basis of egocentric and allocentric coding of space in humans: a functional magnetic resonance study. *Experimental Brain Research, 133*(2), 156-164.

Galati, G., Pelle, G., Berthoz, A., & Committeri, G. (2010). Multiple reference frames used by the human brain for spatial perception and memory. *Experimental Brain Research*, 1-12.

Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning. Learning, development, and conceptual change.* Cambridge, MA, US: The MIT Press.

Gallo, D. A. (2010). False memories and fantastic beliefs: 15 years of the DRM illusion. *Memory & Cognition, 38*(7), 833.

Gardiner, J. M. (1988). Functional aspects of recollective experience. *Memory & Cognition, 16*(4), 309-313.

Gardiner, J. M. (2001). Episodic memory and autonoetic consciousness: a first-person approach. *Philosophical Transcript of the Royal Society, 356*(1413), 1351-1361.

Gardiner, J. M., & Java, R. I. (1993a). Recognising and remembering. *Theories of memory*, 163-188.

Gardiner, J. M., & Java, R. I. (1993b). Recognition memory and awareness: An experiential approach. *European Journal of Cognitive Psychology, 5*(3), 337-346.

Gardiner, J. M., Ramponi, C., & Richardson-Klavehn, A. (1998). Experiences of remembering, knowing, and guessing. *Conscious Cognition, 7*(1), 1-26.

Gardiner, J. M., Ramponi, C., & Richardson-Klavehn, A. (2002). Recognition memory and decision processes: A meta-analysis of remember, know, and guess responses. *Memory, 10*(2), 83-98.

Geraci, L., McCabe, D. P., & Guillory, J. J. (2009). On interpreting the relationship between remember-know judgments and confidence: The role of instructions. *Consciousness and cognition, 18*(3), 701-709.

Gerlach, K. D., Spreng, R. N., Gilmore, A. W., & Schacter, D. L. (2011). Solving future problems: Default network and executive activity associated with goal-directed mental simulations. *Neuroimage*.

Ghaem, O., Mellet, E., Crivello, F., Tzourio, N., Mazoyer, B., Berthoz, A., et al. (1997). Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus, and insula. *Neuroreport, 8*(3), 739-744.

Glisky, E. L., & Kong, L. L. (2008). Do young and older adults rely on different processes in source memory tasks? A neuropsychological study. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 34*(4), 809.

Godden, D. R., & Baddeley, A. D. (1975). Context-dependent memory in two natural environments: On land and underwater. *British Journal of Psychology*.

Gold, P. E. (2006). The many faces of amnesia. *Learning & Memory, 13*(5), 506-514.

Golledge, R. G. (1999). Human wayfinding and cognitive maps *Wayfinding behavior: Cognitive mapping and other spatial processes* (pp. 5-80). Baltimore, MA, US: John Hopkins University Press.

Gomez, A., Rousset, S., & Baciu, M. (2009). Egocentric-updating during navigation facilitates episodic memory retrieval. *Acta Psychologica (Amst), 132*, 221-227.

Gomez, A., Rousset, S., & Charnallet, A. (in press). Spatial Deficits in an Amnesic patient with Hippocampal Damage: Questioning the Multiple Trace Theory. *Hippocampus*.

Gomez, A., Rousset, S., Cousin, E., Pichat, C., Guinet, E., & Baciu, M. (resubmitted). Remembering words learned during an egocentric-updating spatial task activates regions involved in self consciousness. An fMRI study. *Neuropsychologia*.

Goodale, M. A., Milner, A. D., Jakobson, L. S., & Carey, D. P. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature, 349*(6305), 154-156.

Goodrich-Hunsaker, N. J., Livingstone, S. A., Skelton, R. W., & Hopkins, R. O. (2010). Spatial deficits in a virtual water maze in amnesic participants with hippocampal damage. *Hippocampus, 20*(4), 481-491.

Gothard, K. M., Skaggs, W. E., & McNaughton, B. L. (1996a). Dynamics of mismatch correction in the hippocampal ensemble code for space: interaction between path integration and environmental cues. *Journal of Neuroscience, 16*(24), 8027.

Gothard, K. M., Skaggs, W. E., & McNaughton, B. L. (1996b). Dynamics of Mismatch Correction in the Hippocampal Ensemble Code for Space: Interaction between Path Integration and Environmental Cues. *Journal of Neuroscience, 16*(24), 8027-8040.

Graham, K. S., Patterson, K., & Hodges, J. R. (1999). Episodic memory: New insights from the study of semantic dementia. *Current Opinion in Neurobiology, 9*(2), 245-250.

Graham, K. S., Simons, J. S., Pratt, K. H., Patterson, K., & Hodges, J. R. (2000). Insights from semantic dementia on the relationship between episodic and semantic memory. *Neuropsychologia, 38*(3), 313-324.

Greene, K. K., Donders, J., & Thoits, T. (2006). Topographical heading disorientation: a case study. *Applied neuropsychology, 13*(4), 269.

Griffiths, D., Dickinson, A., & Clayton, N. (1999). Episodic memory: what can animals remember about their past? *Trends in Cognitive Sciences, 3*(2), 74-80.

Guillery-Girard, B., Quinette, P., Desgranges, B., Piolino, P., Viader, F., de la Sayette, V., et al. (2006). Long-term memory following transient global amnesia: an investigation of episodic and semantic memory. *Acta Neurologica Scandinavica, 114*(5), 329-333.

Hannula, D. E., Tranel, D., & Cohen, N. J. (2006). The long and the short of it: Relational memory impairments in amnesia, even at short lags. *Journal of Neuroscience, 26*(32), 8352.

Hartley, T., Bird, C. M., Chan, D., Cipolotti, L., Husain, M., Vargha Khadem, F., et al. (2007). The hippocampus is required for short term topographical memory in humans. *Hippocampus, 17*(1), 34-48.

Hartley, T., Maguire, E. A., Spiers, H. J., & Burgess, N. (2003). The well-worn route and the path less traveled: distinct neural bases of route following and wayfinding in humans. *Neuron, 37*(5), 877-888.

Hartley, T., Trinkler, I., & Burgess, N. (2004). Geometric determinants of human spatial memory. *Cognition, 94*(1), 39-75.

Hasher, L., & Zacks, R. T. (1979). Automatic and effortful processes in memory. *Journal of Experimental Psychology: General, 108*(3), 356-388.

Hassabis, D., Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2007). Using imagination to understand the neural basis of episodic memory. *Journal of Neuroscience, 27*(52), 14365-14374.

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 Science U S A, 104*(5), 1726-1731.

Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2007). Deconstructing episodic memory with construction. *Trends in Cognitive Sciences, 11*(7), 299-306.

Hasselmo, M. E. (2009). A model of episodic memory: mental time travel along encoded trajectories using grid cells. *Neurobiology of learning and memory, 92*(4), 559-573.

Hayes, S. M., Baena, E., Truong, T. K., & Cabeza, R. (2010). Neural mechanisms of context effects on face recognition: Automatic binding and context shift decrements. *Journal of Cognitive Neuroscience, 22*(11), 2541-2554.

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.

Henkel, L. A., Johnson, M., & De Leonardis, D. M. (1998). Aging and source monitoring: Cognitive processes and neuropsychological correlates. *Journal of Experimental Psychology: General, 127*(3), 251-268.

Heth, C. D., Cornell, E. H., & Alberts, D. M. (1997). Differential use of landmarks by 8- and 12-year-old children during route reversal navigation. *Journal of Environmental Psychology, 17*(3), 199-213.

Hintzman, D. L. (1986). "Schéma abstraction" in multiple-trace memory model. *Psychological Review, 93*, 411-428.

Hodges, J. R., & Graham, K. S. (1998). A reversal of the temporal gradient for famous person knowledge in semantic dementia: Implications for the neural organisation of long-term memory. *Neuropsychologia, 36*(8), 803-825.

Hodges, J. R., & Graham, K. S. (2001). Episodic memory: insights from semantic dementia. *Philosophical Transactions B, 356*(1413), 1423.

Holdstock, J. S., Mayes, A. R., Cezayirli, E., Aggleton, J. P., & Roberts, J. N. (1999). A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in medial temporal lobe and Korsakoff amnesics. *Cortex, 35*(4), 479-502.

Holdstock, J. S., Mayes, A. R., Cezayirli, E., Isaac, C. L., Aggleton, J. P., & Roberts, N. (2000). A comparison of egocentric and allocentric spatial memory in a patient with selective hippocampal damage. *Neuropsychologia, 38*(4), 410-425.

Holdstock, J. S., Mayes, A. R., Gong, Q. Y., Roberts, N., & Kapur, N. (2005). Item recognition is less impaired than recall and associative recognition in a patient with selective hippocampal damage. *Hippocampus, 15*(2), 203-215.

Hort, J., Laczo, J., Vyhnalek, M., Bojar, M., Bures, J., & Vlcek, K. (2007). Spatial navigation deficit in amnestic mild cognitive impairment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104*(10), 4042-4047.

Huron, C., Danion, J. M., Giacomoni, F., Grange, D., Robert, P., & Rizzo, L. (1995). Impairment of recognition memory with, but not without, conscious recollection in schizophrenia. *American Journal of Psychiatry, 152*(12), 1737.

Husain, M., & Nachev, P. (2007). Space and the parietal cortex. *Trends in Cognitive Sciences, 11*(1), 30-36.

Iaria, G., & Barton, J. J. S. (2011). Developmental topographical disorientation: a newly discovered cognitive disorder. *Experimental brain research*, 1-8.

Iaria, G., Bogod, N., Fox, C. J., & Barton, J. J. S. (2009). Developmental topographical disorientation: Case one. *Neuropsychologia, 47*(1), 30-40.

Iaria, G., Chen, J. K., Guariglia, C., Ptito, A., & Petrides, M. (2007). Retrosplenial and hippocampal brain regions in human navigation: complementary functional contributions to the formation and use of cognitive maps. *European Journal of Neuroscience, 25*(3), 890-899.

Irish, M., Lawlor, B. A., O'Mara, S. M., & Coen, R. F. (2008). Assessment of behavioural markers of autonoetic consciousness during episodic autobiographical memory retrieval: A preliminary analysis. *Behavioural Neurology, 19*(1), 3-6.

Jacoby, L. L., Allan, L. G., Collins, J. C., & Larwill, L. K. (1988). Memory influences subjective experience: Noise judgments. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 14*(2), 240-247.

Jacoby, L. L., & Kelley, C. M. (1987). Unconscious influences of memory for a prior event. *Personality and Social Psychology Bulletin, 13*(3), 314.

Jacoby, L. L., Kelley, C. M., & Dywan, J. (1989). Memory attributions. In H. L. Roediger & F. E. Craik (Eds.), *Varieties of memory and consciousness: Essays in honour of Endel Tulving.* (pp. 391-422). Hillsdale, NJ, England: Lawrence Erlbaum Associates.

Jacoby, L. L., & Whitehouse, K. (1989). An illusion of memory: False recognition influenced by unconscious perception. *Journal of Experimental Psychology: General, 118*(2), 126.

Jacoby, L. L., Woloshyn, V., & Kelley, C. (1989). Becoming famous without being recognized: Unconscious influences of memory produced by dividing attention. *Journal of Experimental Psychology: General, 118*(2), 115-125.

Jacoby, L. L., Yonelinas, A. P., & Jennings, J. M. (1997). The relation between conscious and unconscious (automatic) influences: A declaration of independence. *Scientific approaches to consciousness*, 13–47.

Jäger, T., & Mecklinger, A. (2009). Familiarity supports associative recognition memory for face stimuli that can be unitised: Evidence from receiver operating characteristics. *European Journal of Cognitive Psychology, 21*(1), 35-60.

Jahn, K., Deutschländer, A., Stephan, T., Strupp, M., Wiesmann, M., & Brandt, T. (2004). Brain activation patterns during imagined stance and locomotion in functional magnetic resonance imaging. *Neuroimage, 22*(4), 1722-1731.

James, W. (1890). The principles of psychology (Vol. 1). NY, USA: Macmillan.

Janzen, G., Jansen, C., & Van Turennout, M. (2008). Memory consolidation of landmarks in good navigators. *Hippocampus, 18*(1), 40-47.

Janzen, G., & Van Turennout, M. (2004). Selective neural representation of objects relevant for navigation. *Nature Neuroscience, 7*(6), 673-677.

Janzen, G., Wagensveld, B., & Van Turennout, M. (2007). Neural representation of navigational relevance is rapidly induced and long lasting. *Cerebral Cortex, 17*(4), 975.

Janzen, G., & Weststeijn, C. G. (2007). Neural representation of object location and route direction: an event-related fMRI study. *Brain research, 1165*, 116-125.

Jeannerod, M., Decety, J., & Michel, F. (1994). Impairment of grasping movements following a bilateral posterior parietal lesion. *Neuropsychologia, 32*(4), 369-380.

Jeffery, K. J. (1998). Learning of landmark stability and instability by hippocampal place cells. *Neuropharmacology, 37*(4-5), 677-687.

Jeffery, K. J., Donnett, J. G., Burgess, N., & O'Keefe, J. (1997). Directional control of hippocampal place fields. *Experimental Brain Research, 117*(1), 131-142.

Jeljeli, M., Strazielle, C., Caston, J., & Lalonde, R. (2003). Effects of ventrolateral-ventromedial thalamic lesions on motor coordination and spatial orientation in rats. *Neuroscience research, 47*(3), 309-316.

Johnson, M. K., Hashtroudi, S., & Lindsay, D. S. (1993). Source monitoring. *Psychological Bulletin, 114*(1), 3-28.

Johnson, M. R., Mitchell, K. J., Raye, C. L., D'Esposito, M., & Johnson, M. K. (2007). A brief thought can modulate activity in extrastriate visual areas: Top-down effects of refreshing just-seen visual stimuli. *Neuroimage, 37*(1), 290-299.

Kaas, A. L., van Mier, H. I., Lataster, J., Fingal, M., & Sack, A. T. (2007). The effect of visuo-haptic congruency on haptic spatial matching. *Experimental Brain Research, 183*(1), 75-85.

Kappers, A. M. L. (2003). Large systematic deviations in a bimanual parallelity task: further analysis of contributing factors. *Acta psychologica, 114*(2), 131-145.

Kappers, A. M. L. (2004). The contributions of egocentric and allocentric reference frames in haptic spatial tasks. *Acta psychologica, 117*(3), 333-340.

Kappers, A. M. L. (2007). Haptic Space Processing-Allocentric and Egocentric Reference Frames. *Canadian Journal of Experimental Psychology, 61*(3), 208-218.

Kearns, M. J., Warren, W. H., Duchon, A. P., & Tarr, M. J. (2002). Path integration from optic flow and body senses in a homing task. *Perception, 31*(3), 348-374.

Kentros, C. (2006). Hippocampal place cells: the "where" of episodic memory? *Hippocampus, 16*(9), 743-754.

Kesner, R. P. (2009). The posterior parietal cortex and long-term memory representation of spatial information. *Neurobiology of learning and memory, 91*(2), 197-206.

King, J. A., Burgess, N., Hartley, T., Vargha Khadem, F., & O'Keefe, J. (2002). Human hippocampus and viewpoint dependence in spatial memory. *Hippocampus, 12*(6), 811-820.

King, J. A., Trinkler, I., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & Burgess, N. (2004). The hippocampal role in spatial memory and the familiarity--recollection distinction: a case study. *Neuropsychology, 18*(3), 405-417.

Kirwan, C. B., & Stark, C. E. L. (2004). Medial temporal lobe activation during encoding and retrieval of novel face name pairs. *Hippocampus, 14*(7), 919-930.

Klatzky, R. L., Loomis, J. M., Beall, A. C., Chance, S. S., & Golledge, R. G. (1998). Spatial updating of self-position and orientation during real, imagined, and virtual locomotion. *Psychological science, 9*(4), 293.

Köhler, S., Crane, J., & Milner, B. (2002). Differential contributions of the parahippocampal place area and the anterior hippocampus to human memory for scenes. *Hippocampus, 12*(6), 718-723.

Kopelman, M. D., Wilson, B. A., & Baddeley, A. D. (1989). The autobiographical memory interview: A new assessment of autobiographical and personal semantic memory in amnesic patients. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*.

Kuiper, N. A., & Rogers, T. B. (1979). Encoding of personal information: Self–other differences. *Journal of Personality and Social Psychology, 37*(4), 499.

Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2006). An unexpected sequence of events: mismatch detection in the human hippocampus. *PLoS Biology, 4*(12), e424. doi: 10.1371/journal.pbio.0040424

Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2007a). Match mismatch processes underlie human hippocampal responses to associative novelty. *Journal of Neuroscience, 27*(32), 8517.

Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2007b). Which computational mechanisms operate in the hippocampus during novelty detection? *Hippocampus, 17*(9), 735-748.

Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2009). Novelty signals: A window into hippocampal information processing. *Trends in cognitive sciences, 13*(2), 47-54.

Kunst-Wilson, W. R., & Zajonc, R. B. (1980). Affective discrimination of stimuli that cannot be recognized. *Science, 207*(4430), 557.

L'Ecuyer, R. (1990). Le développement du concept de soi de 0 à 100 ans, cent ans après William James *Revue québécoise de psychologie, 11*(1-2), 126-167.

Lafon, M., Vidal, M., & Berthoz, A. (2009). Selective influence of prior allocentric knowledge on the kinesthetic learning of a path. *Experimental brain research, 194*(4), 541-552.

Lambrey, S. (2005). *Construction et utilisation des représentations mentales de l'espace chez l'homme.* Collège de France, Paris.

Lancaster, J. L., Woldorff, M. G., Parsons, L. M., Liotti, M., Freitas, C. S., Rainey, L., et al. (2000). Automated Talairach atlas labels for functional brain mapping. *Human brain mapping, 10*(3), 120-131.

Larsen, S. F. (1992). Personal context in autobiographical and narrative memories. In M. A. Conway, D. C. Rubin, H. Spinnler & W. A. Wagenaar (Eds.), *Theoretical perspectives on autobiographical memory* (pp. 53–74). Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic.

Lavenex, P. B., & Lavenex, P. (2010). Spatial relational learning and memory abilities do not differ between men and women in a real-world, open-field environment. *Behavioural brain research, 207*(1), 125-137.

Lavenex, P. B., Lecci, S., Pretre, V., Brandner, C., Mazza, C., Pasquier, J., et al. (2011). As the world turns: Short-term human spatial memory in egocentric and allocentric coordinates. *Behavioural Brain Research*.

Lee, T., Liu, H. L., Hung, K. N., Pu, J., Ng, Y., Mak, A. K. Y., et al. (2005). The cerebellum's involvement in the judgment of spatial orientation: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuropsychologia, 43*(13), 1870-1877.

Lemogne, C., Piolino, P., Friszer, S., Claret, A., Girault, N., Jouvent, R., et al. (2006). Episodic autobiographical memory in depression: Specificity, autonoetic consciousness, and self-perspective. *Conscious Cognition, 15*(2), 258-268.

Lenggenhager, B., Mouthon, M., & Blanke, O. (2009). Spatial aspects of bodily self-consciousness. *Consciousness and cognition, 18*(1), 110-117.

Lenggenhager, B., Tadi, T., Metzinger, T., & Blanke, O. (2007). Video ergo sum: manipulating bodily self-consciousness. *Science, 317*(5841), 1096.

Leutgeb, S., Ragozzino, K. E., & Mizumori, S. J. (2000). Convergence of head direction and place information in the CA1 region of hippocampus. *Neuroscience, 100*(1), 11-20.

Libby, L. K. (2003). Imagery perspective and source monitoring in imagination inflation. *Memory & cognition, 31*(7), 1072.

Lind, S., & Bowler, D. (2008). Episodic Memory and Autonoetic Consciousness in Autistic Spectrum Disorders: The roles of self-awareness, representational abilities and temporal cognition *Memory in autism: Theory and evidence* (pp. 166–187).

Lipton, P. A., & Eichenbaum, H. (2008). Complementary roles of hippocampus and medial entorhinal cortex in episodic memory. *Neural Plasticity, 2008*, 258467.

Livingstone, S. A., & Skelton, R. W. (2007). Virtual environment navigation tasks and the assessment of cognitive deficits in individuals with brain injury. *Behavioural Brain Research, 185*(1), 21-31.

Maguire, E. A. (2001). The retrosplenial contribution to human navigation: a review of lesion and neuroimaging findings. *Scandinavian Journal of Psychology, 42*(3), 225-238.

Maguire, E. A., Burgess, N., Donnett, J. G., Frackowiak, R. S., Frith, C. D., & O'Keefe, J. (1998a). Knowing where and getting there: a human navigation network. *Science, 280*(5365), 921-924.

Maguire, E. A., Burgess, N., Donnett, J. G., Frackowiak, R. S. J., Frith, C. D., & O'Keefe, J. (1998b). Knowing where and getting there: a human navigation network. *Science, 280*(5365), 921.

Maguire, E. A., Burke, T., Phillips, J., & Staunton, H. (1996). Topographical disorientation following unilateral temporal lobe lesions in humans. *Neuropsychologia, 34*(10), 993-1001.

Maguire, E. A., Frackowiak, R. S., & Frith, C. D. (1996). Learning to find your way: a role for the human hippocampal formation. *Proceedings of Biological Science, 263*(1377), 1745-1750.

Maguire, E. A., Frith, C. D., Burgess, N., Donnett, J. G., & O'Keefe, J. (1998). Knowing where things are: Parahippocampal involvement in encoding object locations in virtual large-scale space. *Journal of Cognitive Neuroscience, 10*(1), 61-76.

Maguire, E. A., Gadian, D. G., Johnsrude, I. S., Good, C. D., Ashburner, J., Frackowiak, R. S., et al. (2000). Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 97*(8), 4398-4403.

Maguire, E. A., Nannery, R., & Spiers, H. J. (2006). Navigation around London by a taxi driver with bilateral hippocampal lesions. *Brain, 129*(Pt 11), 2894-2907.

Maguire, E. A., Spiers, H. J., Good, C. D., Hartley, T., Frackowiak, R. S., & Burgess, N. (2003). Navigation expertise and the human hippocampus: a structural brain imaging analysis. *Hippocampus, 13*(2), 250-259.

Mäntylä, T. (1993). Knowing but not remembering: Adult age differences in recollective experience. *Memory & Cognition*.

Marr, D. (1971). Simple memory: a theory for archicortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 262*(841), 23-81.

Mather, M., Johnson, M. K., & De Leonardis, D. M. (1999). Stereotype reliance in source monitoring: Age differences and neuropsychological test correlates. *Cognitive Neuropsychology, 16*(3), 437-458.

May, M., & Klatzky, R. L. (2000). Path integration while ignoring irrelevant movement. *Learning & Memory, 26*(1), 169-186.

Mayes, A., Montaldi, D., & Migo, E. (2007). Associative memory and the medial temporal lobes. *Trends in Cognitive Sciences, 11*(3), 126-135.

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.

McClelland, J. L., & Rumelhart, D. E. (1985). Distributed memory and the representation of general and specific information. *Journal of Experimental Psychology: General, 114*(2), 159.

McNaughton, B. L., Battaglia, F. P., Jensen, O., Moser, E. I., & Moser, M. B. (2006). Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'. *Nature Review Neuroscience, 7*(8), 663-678.

McNaughton, B. L., Chen, L. L., & Markus, E. J. (1991). "Dead reckoning landmark learning, and the sense of direction: a neurophysiological and computational hypothesis. *Journal of Cognitive Neuroscience, 3*, 190-202.

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 and Cognition, 34*(1), 32-49.

Mellet, E., Briscogne, S., Tzourio-Mazoyer, N., Ghaem, O., Petit, L., Zago, L., et al. (2000). Neural correlates of topographic mental exploration: the impact of route versus survey perspective learning. *Neuroimage, 12*(5), 588-600.

Mendez, M. F., & Cherrier, M. M. (2003). Agnosia for scenes in topographagnosia. *Neuropsychologia, 41*, 1387-1395.

Milner, A. D., Dijkerman, H. C., & Carey, D. P. (1999). Visuospatial processing in a pure case of visual-form agnosia. *The hippocampal and parietal foundations of spatial cognition*, 443–466.

Mittelstaedt, M. L., & Mittelstaedt, H. (1980). Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften, 67*(11), 566-567.

Money, J. W., Alexander, D., & Walker, H. T. (1965). *A Standardized Road-map Test of Direction Sense/by John Money and by Duane Alexander and HT Walker, Jr*: Johns Hopkins Press.

Morin, A. (2006). Levels of consciousness and self-awareness: A comparison and integration of various neurocognitive views. *Consciousness and cognition, 15*(2), 358-371.

Morris, R. G. M. (2006). Elements of a neurobiological theory of hippocampal function: the role of synaptic plasticity, synaptic tagging and schemas. *European Journal of Neuroscience, 23*(11), 2829-2846.

Morris, R. G. M., Garrud, P., Rawlins, J. N. P., & O'Keefe, J. (1982). Place navigation in rats with hippocampal lesions. *Nature, 297*, 681-683.

Moscovitch, M. (1994). Cognitive resources and dual-task interference effects at retrieval in normal people: The role of the frontal lobes and medial temporal cortex. *Neuropsychology, 8*(4), 524-534.

Moscovitch, M., & Nadel, L. (1998). Consolidation and the hippocampal complex revisited: in defense of the multiple-trace model. *Current Opinion in Neurobiology, 8*(2), 297-300.

Moscovitch, M., Rosenbaum, R. S., Gilboa, A., Addis, D. R., Westmacott, R., Grady, C., et al. (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.

Mou, W., Fan, Y., McNamara, T. P., & Owen, C. B. (2008). Intrinsic frames of reference and egocentric viewpoints in scene recognition. *Cognition, 106*(2), 750-769.

Mou, W., & McNamara, T. P. (2002). Intrinsic frames of reference in spatial memory. *Learning & Memory, 28*(1), 162-170.

Mou, W., Xiao, C., & McNamara, T. P. (2008). Reference directions and reference objects in spatial memory of a briefly viewed layout. *Cognition, 108*(1), 136-154.

Mou, W., Zhao, M., & McNamara, T. P. (2007). Layout geometry in the selection of intrinsic frames of reference from multiple viewpoints. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 33*(1), 145-154.

Murnane, K., & Phelps, M. P. (1994). When does a different environmental context make a difference in recognition? A global activation model. *Memory & Cognition, 22*(5), 584.

Murnane, K., Phelps, M. P., & Malmberg, K. (1999). Context-dependent recognition memory: The ICE theory. *Journal of Experimental Psychology General, 4*.

Nadel, L., & Moscovitch, M. (1997). Memory consolidation, retrograde amnesia and the hippocampal complex. *Current Opinion in Neurobiology, 7*(2), 217-227.

Nadel, L., & Moscovitch, M. (1998). Hippocampal contributions to cortical plasticity. *Neuropharmacology, 37*(4-5), 431-439.

Nadel, L., Samsonovich, A., Ryan, L., & Moscovitch, M. (2000). Multiple trace theory of human memory: computational, neuroimaging, and neuropsychological results. *Hippocampus, 10*(4), 352-368.

Nadel, L., Winocur, G., Ryan, L., & Moscovitch, M. (2007). Systems consolidation and hippocampus: two views. *Debates in Neuroscience, 1*(2), 55-66.

Nardini, M., Burgess, N., Breckenridge, K., & Atkinson, J. (2006). Differential developmental trajectories for egocentric, environmental and intrinsic frames of reference in spatial memory. *Cognition, 101*(1), 153-172.

Naveh-Benjamin, M. (2000). Adult age differences in memory performance: Tests of an associative deficit hypothesis. *Learning & Memory, 26*(5), 1170-1187.

Neggers, S. F., Van der Lubbe, R. H., Ramsey, N. F., & Postma, A. (2006). Interactions between ego- and allocentric neuronal representations of space. *Neuroimage, 31*(1), 320-331.

Neggers, S. F. W., Schölvinck, M. L., van der Lubbe, R. H. J., & Postma, A. (2005). Quantifying the interactions between allo-and egocentric representations of space. *Acta Psychologica, 118*(1-2), 25-45.

Newport, R., Rabb, B., & Jackson, S. R. (2002). Noninformative vision improves haptic spatial perception. *Current Biology, 12*(19), 1661-1664.

Nigro, G., & Neisser, U. (1983). Point of view in personal memories. *Cognitive Psychology, 15*(4), 467-482.

Nitz, D. (2009). Parietal cortex, navigation, and the construction of arbitrary reference frames for spatial information. *Neurobiology of Learning and Memory, 91*(2), 179-185.

Norman, D. A., & Shallice, T. (2000). Attention to Action: Willed and Automatic Control of Behavior. *Cognitive Neuroscience: a reader, 376*.

Northoff, G., Heinzel, A., de Greck, M., Bermpohl, F., Dobrowolny, H., & Panksepp, J. (2006). Self-referential processing in our brain--a meta-analysis of imaging studies on the self. *Neuroimage, 31*(1), 440-457.

Noulhiane, M., Piolino, P., Hasboun, D., Clemenceau, S., Baulac, M., & Samson, S. (2007). Autobiographical memory after temporal lobe resection: neuropsychological and MRI volumetric findings. *Brain, 130*(Pt 12), 3184-3199.

Noulhiane, M., Piolino, P., Hasboun, D., Clemenceau, S., Baulac, M., & Samson, S. (2008). Autonoetic consciousness in autobiographical memories after medial temporal lobe resection. *Behavioural Neurology, 19*(1-2), 19-22.

Nyberg, L. (1996). Classifying human long-term memory: Evidence from converging dissociations. *European Journal of Cognitive Psychology, 8*(2), 163-184.

Nyberg, L. (2005). Any novelty in hippocampal formation and memory? *Current opinion in neurology, 18*(4), 424.

Nyberg, L., Kim, A. S. N., Habib, R., Levine, B., & Tulving, E. (2010). Consciousness of subjective time in the brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 107*(51), 22356.

O'Keefe, J. (2007). Hippocampal neurophysiology in the behaving animal. In R. Morris, P. Andersen, D. Amaral, T. V. P. Bliss & J. O'Keefe (Eds.), *The Hippocampus Book*. Oxford: University Press Oxford.

O'Keefe, J., & Burgess, N. (1996). Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. *Nature, 381*(6581), 425-428.

O'Keefe, J., Burgess, N., Donnett, J. G., Jeffery, K. J., & Maguire, E. A. (1998). Place cells, navigational accuracy, and the human hippocampus. *Philosophical Transcript of the Royal Society London B Biolological Science, 353*(1373), 1333-1340.

O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research, 34*(1), 171-175.

O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. London: Oxford University Press.

O'Keefe, J., & Recce, M. L. (1993). Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus, 3*(3), 317-330.

O Reilly, R. C., & Rudy, J. W. (2001). Conjunctive representations in learning and memory: Principles of cortical and hippocampal function. *Psychological review, 108*(2), 311-345. doi: 10.1037/0033-295X.108.2.311

Okuda, J., Fujii, T., Ohtake, H., Tsukiura, T., Tanji, K., Suzuki, K., et al. (2003). Thinking of the future and past: The roles of the frontal pole and the medial temporal lobes. *Neuroimage, 19*(4), 1369-1380.

Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia, 9*(1), 97-113.

Olson, I. R., Page, K., Moore, K. S., Chatterjee, A., & Verfaellie, M. (2006). Working memory for conjunctions relies on the medial temporal lobe. *The Journal of Neuroscience, 26*(17), 4596.

Pecher, D., Zeelenberg, R., & Barsalou, L. W. (2003). Verifying different modality properties for concepts produces switching costs. *Psychological Science, 14*(2), 119-124.

Perner, J., & Ruffman, T. (1995). Episodic Memory and Autonoetic Conciousness: Developmental Evidence and a Theory of Childhood Amnesia. *Journal of Experimental Child Psychology, 59*(3), 516-548.

Philbeck, J. W., Behrmann, M., Levy, L., Potolicchio, S. J., & Caputy, A. J. (2004). Path integration deficits during linear locomotion after human medial temporal lobectomy. *Journal of Cognitive Neuroscience, 16*(4), 510-520.

Philbeck, J. W., Klatzky, R. L., Behrmann, M., Loomis, J. M., & Goodridge, J. (2001). Active control of locomotion facilitates nonvisual navigation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 27*(1), 141-153.

Piaget, J. (1954). The development of object concepts. In J. Piaget (Ed.), *The construction of reality in the child* (pp. 3-97). Abingdon, Oxon, Great Britain: Routledge and Kegan Paul Ltd.

Piaget, J., & Inhelder, B. (1998). *The child's conception of space*: Psychology Press.

Pick, H. L. J., & Lockman, J. J. (1981). From frames of reference to spatial representations. In A. Press (Ed.), *Spatial representation and behaviore across the life span* (pp. 59). New-York (USA): Liben, L. S., Patterson, A. R., Newcombe, N.

Piekema, C., Rijpkema, M., Fernández, G., Kessels, R. P. C., & Aleman, A. (2010). Dissociating the neural correlates of intra-item and inter-item working-memory binding. *PloS one, 5*(4), e10214.

Piolino, P. (2003). Mémoire autobiographique: modèles et évaluations. *Évaluation et prise en charge des troubles mnésiques*, 195-221.

Piolino, P., Desgranges, B., Clarys, D., Guillery-Girard, B., Taconnat, L., Isingrini, M., et al. (2006). Autobiographical memory, autonoetic consciousness, and self-perspective in aging. *Psychology of Aging, 21*(3), 510-525.

Piolino, P., Desgranges, B., & Eustache, F. (2000). *La mémoire autobiographique: théorie et pratique*. Marseille: Solal.

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.

Piolino, P., Hisland, M., Ruffeveille, I., Matuszewski, V., Jambaque, I., & Eustache, F. (2007). Do school-age children remember or know the personal past? *Consciousness & Cognition, 16*(1), 84-101.

Plancher, G., Guyard, A., Nicolas, S., & Piolino, P. (2009). Mechanisms underlying the production of false memories for famous people's names in aging and Alzheimer's disease. *Neuropsychologia, 47*(12), 2527-2536.

Plancher, G., Nicolas, S., & Piolino, P. (2008). Influence of suggestion in the DRM paradigm: What state of consciousness is associated with false memory? *Consciousness and Cognition, 17*(4), 1114-1122.

Polyn, S. M., Natu, V. S., Cohen, J. D., & Norman, K. A. (2005). Category-specific cortical activity precedes retrieval during memory search. *Science, 310*(5756), 1963.

Postma, A., Izendoorn, R., & De Haan, E. H. F. (1998). Sex differences in object location memory. *Brain & Cognition, 36*(3), 334-345.

Postma, A., Kessels, R. P., & van Asselen, M. (2008). How the brain remembers and forgets where things are: the neurocognition of object-location memory. *Neuroscience Biobehavioural Review, 32*(8), 1339-1345.

Presson, C. C. (1987). The development of landmarks in spatial memory: The role of differential experience. *Journal of Experimental Child Psychology, 44*(3), 317-334.

Proust, M., & van Dongen, M. (1947). *À la recherche du temps perdu* (Vol. 2): Gallimard.

Qin, Y. L., McNaughton, B. L., Skaggs, W. E., & Barnes, C. A. (1997). Memory reprocessing in corticocortical and hippocampocortical neuronal ensembles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 352*(1360), 1525.

Quamme, J. R., Yonelinas, A. P., & Norman, K. A. (2007). Effect of unitization on associative recognition in amnesia. *Hippocampus, 17*(3), 192-200.

Quinlan, P., & Dyson, B. (2008). *Cognitive psychology*: Prentice Hall.

Rajaram, S. (1993). Remembering and knowing: Two means of access to the personal past. *Memory & Cognition, 21*, 89-89.

Rajaram, S. (1996). Perceptual effects on remembering: Recollective processes in picture recognition memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 22*(2), 365-377.

Rajaram, S., & Geraci, L. (2000). Conceptual fluency selectively influences knowing. *Learning & Memory, 26*(4), 1070-1074.

Ranck, J. B. (1984). *Head-direction cells in the deep cell layers of dorsal presubiculum in freely moving rats*.

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., Mezenge, F., Landeau, B., Lalevee, C., Pelerin, A., et al. (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.

Raven, J. (1989). The Raven Progressive Matrices: A review of national norming studies and ethnic and socioeconomic variation within the United States. *Journal of Educational Measurement, 26*(1), 1-16.

Reber, R., & Schwarz, N. (1999). Effects of perceptual fluency on judgments of truth. *Consciousness & cognition, 8*(3), 338-342.

Reber, R., & Schwarz, N. (2002). The hot fringes of consciousness: Perceptual fluency and affect. *Consciousness & Emotion, 2*(2), 223-231.

Reber, R., Winkielman, P., & Schwarz, N. (1998). Effects of perceptual fluency on affective judgments. *Psychological Science, 9*(1), 45.

Redish, A. D., & Touretzky, D. S. (1997). Cognitive maps beyond the hippocampus. *Hippocampus, 7*(1), 15-35.

Riecke, B. E., Cunningham, D. W., & Bülthoff, H. H. (2007). Spatial updating in virtual reality: the sufficiency of visual information. *Psychological Research, 71*(3), 298-313.

Robertson, R. G., Rolls, E. T., Georges-François, P., & Panzeri, S. (1999). Head direction cells in the primate pre-subiculum. *Hippocampus, 9*(3), 206-219.

Robinson, J. A., & Swanson, K. L. (1993). Field and observer modes of remembering. *Memory, 1*(3), 169-184.

Roediger, H. L., & McDermott, K. B. (1995). Creating false memories: Remembering words not presented in lists. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 21*(4), 803-814.

Rogers, T. B., Kuiper, N. A., & Kirker, W. S. (1977). Self-reference and the encoding of personal information. *Journal of Personality and Social Psychology, 35*(9), 677-688.

Rolls, E. T., & Kesner, R. P. (2006). A computational theory of hippocampal function, and empirical tests of the theory. *Progress in Neurobiology, 79*(1), 1-48.

Rosenbaum, R. S., Gao, F., Richards, B., Black, S. E., & Moscovitch, M. (2005). Where to?" Remote Memory for Spatial Relations and Landmark Identity in Former Taxi Drivers with Alzheimer's Disease and Encephalitis. *Journal of Cognitive Neuroscience, 17*(3), 446-462.

Rosenbaum, R. S., Köhler, S., Schacter, D. L., Moscovitch, M., Westmacott, R., Black, S. E., et al. (2005). The case of K.C.: contributions of a memory-impaired person to memory theory. *Neuropsychologia, 43*(7), 989-1021.

Rosenbaum, R. S., Priselac, S., Köhler, S., Black, S. E., Gao, F., Nadel, L., et al. (2000). Remote spatial memory in an amnesic person with extensive bilateral hippocampal lesions. *Nature Neuroscience, 3*(10), 1044-1048.

Rosenbaum, R. S., Winocur, G., Ziegler, M., Hevenor, S. J., Grady, C. L., & Moscovitch, M. (2004). fMRI studies of remote spatial memory in an amnesic person. *Brain and cognition, 54*(2), 170.

Rousset, S. (2000). Les conceptions" système unique" de la mémoire: aspects théoriques. *Revue de neuropsychologie, 10*(1), 27-52.

Rugg, M. D. (1995). Memory and consciousness: A selective review of issues and data. *Neuropsychologia, 33*(9), 1131-1141.

Rugg, M. D., & Allan, K. (2000). Event-related potential studies of memory. *The Oxford handbook of memory*, 521–537.

Sajonz, B., Kahnt, T., Margulies, D. S., Park, S. Q., Wittmann, A., Stoy, M., et al. (2010). Delineating self-referential processing from episodic memory retrieval: common and dissociable networks. *Neuroimage, 50*(4), 1606-1617.

Salat, D. H., van der Kouwe, A. J. W., Tuch, D. S., Quinn, B. T., Fischl, B., Dale, A. M., et al. (2006). Neuroimaging HM: a 10-year follow-up examination. *Hippocampus, 16*(11), 936-945.

Salwiczek, L. H., Watanabe, A., & Clayton, N. S. (2010). Ten years of research into avian models of episodic-like memory and its implications for developmental and comparative cognition. *Behavioural Brain Research, 215*(2), 221-234.

Save, E., & Poucet, B. (2000). Hippocampal parietal cortical interactions in spatial cognition. *Hippocampus, 10*(4), 491-499.

Save, E., & Poucet, B. (2009). Role of the parietal cortex in long-term representation of spatial information in the rat. *Neurobiology of learning and memory, 91*(2), 172-178.

Schacter, D. L., & Addis, D. R. (2007a). The cognitive neuroscience of constructive memory: Remembering the past and imagining the future. *Philosophical Transactions B, 362*(1481), 773.

Schacter, D. L., & Addis, D. R. (2007b). Constructive memory: The ghosts of past and future. *Nature, 445*(7123), 27.

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), 657-661.

Schacter, D. L., Wang, P. L., Tulving, E., & Freedman, M. (1982). Functional retrograde amnesia: A quantitative case study. *Neuropsychologia, 20*(5), 523-532.

Scoville, W. B., & Milner, B. (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry, 20*, 11-21.

Seemungal, B. M., Rizzo, V., Gresty, M. A., Rothwell, J. C., & Bronstein, A. M. (2008). Posterior parietal rTMS disrupts human Path Integration during a vestibular navigation task. *Neuroscience letters, 437*(2), 88-92.

Shanon, B. (1991). Alternative theoretical frameworks for psychology: A synopsis. In A. Still & A. Costall (Eds.), *Against Cognitivism: alternative foundations for cognitive psychology* (pp. 237-260).

Sharp, P. E., Blair, H. T., & Cho, J. (2001). The anatomical and computational basis of the rat head-direction cell signal. *Trends in Neurosciences, 24*(5), 289-294.

Shelton, A. L., & Gabrieli, J. D. (2002). Neural correlates of encoding space from route and survey perspectives. *Journal of Neuroscience, 22*(7), 2711-2717.

Shelton, A. L., & Gabrieli, J. D. (2004). Neural correlates of individual differences in spatial learning strategies. *Neuropsychology, 18*(3), 442-449.

Shelton, A. L., & McNamara, T. P. (1997). Multiple views of spatial memory. *Psychonomic Bulletin & Review, 4*(1), 102-106.

Shelton, A. L., & McNamara, T. P. (2001). Systems of spatial reference in human memory. *Cognitive Psychology, 43*(4), 274-310.

Shelton, A. L., & McNamara, T. P. (2004a). Orientation and perspective dependence in route and survey learning. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 30*(1), 158-170.

Shelton, A. L., & McNamara, T. P. (2004b). Spatial memory and perspective taking. *Memory & Cognition, 32*(3), 416-426.

Shelton, A. L., & Pippitt, H. A. (2007). Fixed versus dynamic orientations in environmental learning from ground-level and aerial perspectives. *Psychological Research, 71*(3), 333-346.

Shepard, R. N., & Metzler, J. (1971). Mental rotation of three-dimensional objects. *Science, 171*(972), 701-703.

Shrager, Y., Kirwan, C. B., & Squire, L. R. (2008). Neural basis of the cognitive map: path integration does not require hippocampus or entorhinal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105*(33), 12034-12038.

Simons, D. J., & Wang, R. F. (1998). Perceiving real-world viewpoint changes. *Psychological Science, 9*(4), 315.

Simons, J. S., Peers, P. V., Mazuz, Y. S., Berryhill, M. E., & Olson, I. R. (2009). Dissociation Between Memory Accuracy and Memory Confidence Following Bilateral Parietal Lesions. *Cerebral Cortex*.

Skelton, R. W., Ross, S. P., Nerad, L., & Livingstone, S. A. (2006). Human spatial navigation deficits after traumatic brain injury shown in the arena maze, a virtual Morris water maze. *Brain Injury, 20*(2), 189-203.

Smith, M. E. (1993). Neurophysiological manifestations of recollective experience during recognition memory judgments. *Journal of Cognitive Neuroscience, 5*(1), 1-13.

Smith, P. F., & Darlington, C. (2011). Move it or lose it—Is stimulation of the vestibular system necessary for normal spatial memory? *Hippocampus, 20*(1), 36-43.

Smith, S. M., & Vela, E. (2001). Environmental context-dependent memory: A review and meta-analysis. *Psychonomic Bulletin & Review, 8*(2), 203.

Spiers, H. J., Burgess, N., Hartley, T., Vargha-Khadem, F., & O'Keefe, J. (2001). Bilateral hippocampal pathology impairs topographical and episodic memory but not visual pattern matching. *Hippocampus, 11*(6), 715-725.

Spiers, H. J., Burgess, N., Hartley, T., Vargha Khadem, F., & O'Keefe, J. (2001). Bilateral hippocampal pathology impairs topographical and episodic memory but not visual pattern matching. *Hippocampus, 11*(6), 715-725.

Spiers, H. J., Burgess, N., Maguire, E. A., Baxendale, S. A., Hartley, T., Thompson, P. J., et al. (2001). Unilateral temporal lobectomy patients show lateralized topographical and episodic memory deficits in a virtual town. *Brain, 124*(Pt 12), 2476-2489.

Spiers, H. J., Maguire, E. A., & Burgess, N. (2001). Hippocampal amnesia. *Neurocase, 7*(5), 357-382.

Spreng, R. N., & Grady, C. L. (2009). Patterns of brain activity supporting autobiographical memory, prospection, and theory of mind, and their relationship to the default mode network. *Journal of Cognitive Neuroscience, 22*(6), 1112-1123.

Spreng, R. N., Mar, R. A., & Kim, A. S. (2010). The common neural basis of autobiographical memory, prospection, navigation, theory of mind, and the default mode: a quantitative meta-analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience, 21*(3), 489-510.

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., & Zola-Morgan, S. (1991). The medial temporal lobe memory system. *Science, 253*, 1380–1386.

Staresina, B. P., & Davachi, L. (2006). Differential encoding mechanisms for subsequent associative recognition and free recall. *Journal of Neuroscience, 26*(36), 9162.

Staresina, B. P., & Davachi, L. (2009). Mind the gap: binding experiences across space and time in the human hippocampus. *Neuron, 63*(2), 267-276.

Steck, S. D., & Mallot, H. A. (2000). The role of global and local landmarks in virtual environment navigation. *Presence: Teleoperators & Virtual Environments, 9*(1), 69-83.

Sterken, Y., Postma, A., De Haan, E. H. F., & Dingemans, A. (1999). Egocentric and exocentric spatial judgements of visual displacement. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A, 52*(4), 1047-1055.

Stroop, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology, 6*, 661.

Suddendorf, T., & Busby, J. (2005). Making decisions with the future in mind: Developmental and comparative identification of mental time travel. *Learning and Motivation, 36*(2), 110-125.

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*(03), 299-313.

Sutin, A. R., & Robins, R. W. (2008). When the “I” looks at the “Me”: Autobiographical memory, visual perspective, and the self. *Consciousness and cognition, 17*(4), 1386.

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.

Takahashi, N., Kawamura, M., Shiota, J., Kasahata, N., & Hirayama, K. (1997). Pure topographic disorientation due to right retrosplenial lesion. *Neurology, 49*(2), 464.

Talairach, J., & Tournoux, P. (1988). *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain. 3-Dimensional Proportional System: an Approach to Cerebral Imaging.* New York.

Talarico, J. M., & Rubin, D. C. (2003). Confidence, not consistency, characterizes flashbulb memories. *Psychological Science, 14*(5), 455.

Taube, J. S. (1995). Head direction cells recorded in the anterior thalamic nuclei of freely moving rats. *Journal of Neuroscience, 15*(1), 70.

Taube, J. S. (1998). Head direction cells and the neurophysiological basis for a sense of direction. *Progress in Neurobiology, 55*(3), 225-256.

Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck Jr, J. B. (1990). Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *Journal of Neuroscience, 10*(2), 420.

Tcheang, L., Bülthoff, H. H., & Burgess, N. (2011). Visual influence on path integration in darkness indicates a multimodal representation of large-scale space. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 108*(3), 1152-1157. doi: 10.1073/pnas.1011843108

Teng, E., & Squire, L. R. (1999). Memory for places learned long ago is intact after hippocampal damage. *Nature, 400*(6745), 675-677.

Terrazas, A., Krause, M., Lipa, P., Gothard, K. M., Barnes, C. A., & McNaughton, B. L. (2005). Self-motion and the hippocampal spatial metric. *Journal of Neuroscience, 25*(35), 8085.

Teyler, T. J., & DiScenna, P. (1986). The hippocampal memory indexing theory. *Behavioural Neuroscience, 100*(2), 147-154.

Teyler, T. J., & DiScenna, P. (1987). Long-term potentiation. *Annual Review of Neuroscience, 10*(1), 131-161.

Teyler, T. J., & Rudy, J. W. (2007). The hippocampal indexing theory and episodic memory: updating the index. *Hippocampus, 17*(12), 1158-1169.

Thomson, D. M., & Tulving, E. (1970). Associative encoding and retrieval: Weak and strong cues. *Journal of Experimental Psychology, 86*, 255-262.

Thorndyke, P. W., & Hayes-Roth, B. (1982). Differences in spatial knowledge acquired from maps and navigation* 1. *Cognitive psychology, 14*(4), 560-589.

Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and man. *Psychological review, 55*, 189-208.

Tulving, E. (1972). *Episodic and semantic memory*. New York, USA: Academic Press.

Tulving, E. (1983). *Elements of episodic memory*.

Tulving, E. (1984). Precis of elements of episodic memory. *Behavioral and Brain Sciences, 7*(02), 223-238.

Tulving, E. (1985). Memory and consciousness. *Canadian Psychology/Psychologie Canadienne, 26*(1), 1.

Tulving, E. (1987). Multiple memory systems and consciousness. *Human Neurobiology, 6*(2), 67-80.

Tulving, E. (1993). Varieties of consciousness and levels of awareness in memory. *Attention: Selection, awareness and control. A tribute to Donald Broadbent*, 283-299.

Tulving, E. (1995). Organization of memory: Quo vadis. *The Cognitive Neurosciences*, 839–847.

Tulving, E. (2001). Episodic memory and common sense: how far apart? *Philosophical Transcript of the Royal Society, 356*(1413), 1505-1515.

Tulving, E. (2002). Episodic memory: from mind to brain. *Annual Review of Psychology, 53*, 1-25.

Tulving, E. (2005). Episodic memory and autonoesis: Uniquely human. *The missing link in cognition: Origins of self-reflective consciousness*, 3–56.

Tulving, E., & Osler, S. (1968). Effectiveness of retrieval cues in memory for words. *Journal of Experimental Psychology, 77*(4), 593-601.

Turriziani, P., Serra, L., Fadda, L., Caltagirone, C., & Carlesimo, G. A. (2008). Recollection and Familiarity in Hippocampal Amnesia. *Hippocampus, 18*, 469-480.

Valenstein, E., Bowers, D., Verfaellie, M., Heilman, K. M., Day, A., & Watson, R. T. (1987). Retrosplenial amnesia. *Brain, 110*(6), 1631.

Vallar, G., Lobel, E., Galati, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (1999). A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Experimental Brain Research, 124*(3), 281-286.

van Asselen, M., Kessels, R. P., Kappelle, L. J., Neggers, S. F., Frijns, C. J., & Postma, A. (2006). Neural correlates of human wayfinding in stroke patients. *Brain research, 1067*(1), 229-238.

Van der Linden, M., Coyette, F., Poitrenaud, J., Kalafat, M., Calicis, F., Wyns, C., et al. (2004). L'épreuve de rappel libre/rappel indicé à 16 items (RL/RI-16). *L'évaluation des troubles de la mémoire: présentation de quatre tests de mémoire épisodique avec leur étalonnage*.

Vann, S. D., & Aggleton, J. P. (2004). Testing the importance of the retrosplenial guidance system: effects of different sized retrosplenial cortex lesions on heading direction and spatial working memory. *Behavioural brain research, 155*(1), 97-108.

Vann, S. D., Aggleton, J. P., & Maguire, E. A. (2009). What does the retrosplenial cortex do? *Nature Reviews Neuroscience*.

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.

Versace, R., Labeye, E., Badard, G., & Rose, M. (2009). The contents of long-term memory and the emergence of knowledge. *The European Journal of Cognitive Psychology, 21*(4), 522-560.

Viard, A., Chételat, G., Lebreton, K., Desgranges, B., Landeau, B., de La Sayette, V., et al. (2011). Mental time travel into the past and the future in healthy aged adults: An fMRI study. *Brain and Cognition, 75*(1), 1-9.

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.

Voyer, D., Postma, A., Brake, B., & Imperato-McGinley, J. (2007). Gender differences in object location memory: A meta-analysis. *Psychonomic bulletin & review, 14*(1), 23.

Wagner, A. D., Shannon, B. J., Kahn, I., & Buckner, R. L. (2005). Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval. *Trends in Cognitive Science, 9*(9), 445-453.

Wais, P. E., Squire, L. R., & Wixted, J. T. (2009). In Search of Recollection and Familiarity Signals in the Hippocampus. *Journal of Cognitive Neuroscience*.

Waller, D., & Hodgson, E. (2006). Transient and enduring spatial representations under disorientation and self-rotation. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition, 32*(4), 867.

Waller, D., Lippa, Y., & Richardson, A. (2008). Isolating observer-based reference directions in human spatial memory: head, body, and the self-to-array axis. *Cognition, 106*(1), 157-183.

Wang, R. F. (2004). Between reality and imagination: When is spatial updating automatic? *Attention, Perception, & Psychophysics, 66*(1), 68-76.

Wang, R. F., & Simons, D. J. (1999). Active and passive scene recognition across views. *Cognition, 70*(2), 191-210.

Wang, R. F., & Spelke, E. S. (2000). Updating egocentric representations in human navigation. *Cognition, 77*(3), 215-250.

Wang, R. F., & Spelke, E. S. (2002). Human spatial representation: insights from animals. *Trends in Cognitive Sciences, 6*(9), 376-382.

Warrington, E. K., & James, M. (1991a). *Visual object and space perception battery* (Bury St. Edmund S ed.). England: Thames Valley Test Company.

Warrington, E. K., & James, M. (1991b). The visual object and space perception battery.

Watts, K., Baddeley, A., & Williams, M. (1982). Automated tailored testing using Raven's Matrices and the Mill Hill Vocabulary Tests: a comparison with manual administration. *International Journal of Man-Machine Studies, 17*(3), 331-344.

Wechsler, D. (2000). *WAIS-III: échelle D'intelligence de Wechsler Pour Adultes*.

Wechsler, D. (2001). Echelle de mémoire de Wechsler MEM III. *Les éditions du Centre de Psychologie appliquée, Paris*.

Weiler, J. A., Suchan, B., & Daum, I. (2010a). Foreseeing the future: Occurrence probability of imagined future events modulates hippocampal activation. *Hippocampus, 20*(6), 685-690.

Weiler, J. A., Suchan, B., & Daum, I. (2010b). When the future becomes the past: differences in brain activation patterns for episodic memory and episodic future thinking. *Behavioural brain research*.

Weiskrantz, L. (1985). On issues and theories of the human amnesic syndrome. *Memory systems of the brain*, 380-415.

Weisman, J. (1981). Evaluating architectural legibility. *Environment and Behavior, 13*(2), 189.

Weniger, G., Ruhleder, M., Wolf, S., Lange, C., & Irle, E. (2009). Egocentric memory impaired and allocentric memory intact as assessedby virtual reality in subjects with unilateral parietal cortex lesions. *Neuropsychologia, 47*, 59-69.

Wheeler, M. A., Stuss, D. T., & Tulving, E. (1997). Toward a theory of episodic memory: the frontal lobes and autonoetic consciousness. *Psychological Bulletin, 121*(3), 331-354.

Whishaw, I. Q., & Brooks, B. L. (1999). Calibrating space: exploration is important for allothetic and idiothetic navigation. *Hippocampus, 9*(6), 659-667.

Whishaw, I. Q., Hines, D. J., & Wallace, D. G. (2001). Dead reckoning (path integration) requires the hippocampal formation: evidence from spontaneous exploration and

spatial learning tasks in light (allothetic) and dark (idiothetic) tests. *Behavioral Brain Research, 127*(1-2), 49-69.

Whishaw, I. Q., McKenna, J. E., & Maaswinkel, H. (1997). Hippocampal lesions and path integration. *Current Opinion in Neurobiology, 7*(2), 228-234.

Whittlesea, B. W. A. (1993). Illusions of familiarity. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 19*(6), 1235.

Whittlesea, B. W. A., Jacoby, L. L., & Girard, K. (1990). Illusions of immediate memory: Evidence of an attributional basis for feelings of familiarity and perceptual quality. *Journal of Memory and Language, 29*(6), 716-732.

Wiener, J. M., Berthoz, A., & Wolbers, T. (2011). Dissociable cognitive mechanisms underlying human path integration. *Experimental brain research, 208*(1), 61-71.

Wiener, J. M., Berthoz, A., & Zugaro, M. B. (2002). Multisensory processing in the elaboration of place and head direction responses by limbic system neurons. *Cognitive brain research, 14*(1), 75-90.

Wiener, S. I., & Taube, J. S. (2005). *Head direction cells and the neural mechanisms of spatial orientation*: The MIT press.

Wilding, E. L., Doyle, M. C., & Rugg, M. D. (1995). Recognition memory with and without retrieval of context: An event-related potential study. *Neuropsychologia, 33*(6), 743-767.

Wilding, E. L., & Rugg, M. D. (1996). An event-related potential study of recognition memory with and without retrieval of source. *Brain, 119*(3), 889.

Williams, J. M. G., Healy, H. G., & Ellis, N. C. (1999). The effect of imageability and predicability of cues in autobiographical memory. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A, 52*(3), 555-579.

Wilson, B., Cockburn, J., & Baddeley, A. (1985). The Rivermead Behavioural Memory Test, Bury St. *Edmunds: Thames Valley Test Company*.

Wimmer, H., Hogrefe, G. J., & Perner, J. (1988). Children's understanding of informational access as source of knowledge. *Child Development*, 386-396.

Winocur, G., Moscovitch, M., Fogel, S., Rosenbaum, R. S., & Sekeres, M. (2005). Preserved spatial memory after hippocampal lesions: effects of extensive experience in a complex environment. *Nature Neuroscience, 8*(3), 273-275.

Wishaw, I. Q., Cassel, J. C., & Jarrard, L. E. (1995). Rats with fimbria-fornix lesions display a place response in a swimming pool: a dissociation between getting there and knowing where. *Journal of Neuroscience, 15*, 5779-5788.

Wixted, J. T. (2007). Dual-process theory and signal-detection theory of recognition memory. *Psychological Review, 114*(1), 152.

Wixted, J. T., & Mickes, L. (2010). A continuous dual-process model of remember/know judgments. *Psychological review, 117*(4), 1025.

Wixted, J. T., & Squire, L. R. (2010). The role of the human hippocampus in familiarity-based and recollection-based recognition memory. *Behavioural Brain Research, In press*(In press), In press.

Wixted, J. T., & Stretch, V. (2004). In defense of the signal detection interpretation of remember/know judgments. *Psychonomic Bulletin & Review, 11*(4), 616-641.

Wolbers, T., & Buchel, C. (2005). Dissociable retrosplenial and hippocampal contributions to successful formation of survey representations. *Journal of Neuroscience, 25*(13), 3333.

Wolbers, T., & Hegarty, M. (2010). What determines our navigational abilities? *Trends in Cognitive Sciences, 14*(3), 138-146.

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), 1223-1230.

Wolbers, T., Wiener, J. M., Mallot, H. A., & Buchel, C. (2007). Differential recruitment of the hippocampus, medial prefrontal cortex, and the human motion complex during path integration in humans. *Journal of Neuroscience, 27*(35), 9408-9416.

Worsley, C. L., Recce, M., Spiers, H. J., Marley, J., Polkey, C. E., & Morris, R. G. (2001). Path integration following temporal lobectomy in humans. *Neuropsychologia, 39*(5), 452-464.

Wraga, M., Creem-Regehr, S. H., & Proffitt, D. R. (2004). Spatial updating of virtual displays during self-and display rotation. *Memory & Cognition, 32*(3), 399.

Yasuda, Y., Watanabe, T., Tanaka, H., Tadashi, I., & Akiguchi, I. (1997). Amnesia following infarction in the right retrosplenial region. *Clinical neurology and neurosurgery, 99*(2), 102-105.

Yi, D. J., Turk-Browne, N. B., Flombaum, J. I., Kim, M. S., Scholl, B. J., & Chun, M. M. (2008). Spatiotemporal object continuity in human ventral visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Science U S A, 105*(26), 8840-8845.

Yonelinas, A. P. (2002). The Nature or Recollection and Familiarity: A review of 30 Years of Research. *Journal of Memory and Language, 46*, 441-517.

Yonelinas, A. P., Widaman, K., Mungas, D., Reed, B., Weiner, M. W., & Chui, H. C. (2007). Memory in the aging brain: doubly dissociating the contribution of the hippocampus and entorhinal cortex. *Hippocampus, 17*(11), 1134-1140.

Zaehle, T., Jordan, K., Wustenberg, T., Baudewig, J., Dechent, P., & Mast, F. W. (2007). The neural basis of the egocentric and allocentric spatial frame of reference. *Brain Research, 1137*(1), 92-103.

Zipser, D., & Andersen, R. A. (1988). A back-propagation programmed network that simulates response properties of a subset of posterior parietal neurons. *Nature, 331*(6158), 679-684.

Zuidhoek, S., Kappers, A. M. L., & Postma, A. (2007). Haptic orientation perception: sex differences and lateralization of functions. *Neuropsychologia, 45*(2), 332-341.

Table des illustrations

Liste des tableaux

Table 1 : Average error angle size (with standard deviations in parentheses) in the object pointing task for each conditions : The A condition (with an object-to-object task), the EU and the EHR conditions (with a self-to-object task), and the C condition (with a straightforward pointing task)..... - 158 -

Table 2 : Activated regions for spatial encoding commonly activated for A, EU, EHR, versus C (Conjunction analysis, statistical threshold : uncorrected p<.001, cluster extent : k≥10 voxels). The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned. Abbreviation : Allocentric (A), Egocentric-updating (EU), Egocentric with Head-Rotation (EHR), Control (C)..... - 159 -

Table 3 : Activated regions for 'representation differential effects' due to A spatial encoding, provided by the contrast : 1) A versus EU for the upper part of the table; 2) A versus EHR for the lower part of the Table (random-effect analysis, uncorrected p< .001, k≥10 voxels). The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned. Regions reported in both contrasts are highlighted. ..... - 160 -

Table 4 : Activated regions for representation differential effects due to two types of Egocentric spatial encoding : They were provided by the contrast : 1) EU versus A for the upper part of the Table; 2) EHR versus A for the lower part of the Table (random-effect analysis, uncorrected p< .001, k≥10 voxels). The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned. Regions reported in both contrasts are highlighted..... - 161 -

Table 5 : Activated regions for updating differential effects within two types of Egocentric spatial encoding : They were provided by the contrast : 1) EU versus EHR for the upper part of the Table 5) EHR versus EU for the lower part of the Table (random-effect analysis, uncorrected p< .001, k≥10 voxels). The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned..... - 162 -

Table 6 : Presentation of the spatial interference context condition : On the left side, the test images are shown. The target egocentric pointing which might interfere is depicted by a dotted arrow both on the reference object. On the right side, the spatial memory representation of participants is depicted on a map representation. The expected reference-to-target pointing is depicted by the unbroken line. ..... - 178 -

Table 7 : Average absolute error angle in degrees in the JRD pointing task according to reference object condition : 1) No context; 2) Visual Control Context; 3) Spatial Interference Context, and to gender (men, Women, and Total are displayed). ..... - 180 -

Table 8: Neuropsychological evaluation of DM's memory functions. Norms, percentiles, or Z-score are provided in parentheses. Bold highlights DM deficits. ..... - 203 -

*Table 9: Autobiographical memory evaluation on the TEMPau according to period (Remote, Recent) and types of score. Overall autobiographical memory score (AM) provides a global recall score encompassing episodic recalls and semantic recalls. Strictly episodic memory score (EM) provides a recall score depending on the specificity of the recall, its temporal and spatial attributes. The spontaneity score measures how much help was provided by the neuropsychologist for the recall to be detailed, specific, and in a spatial and temporal context. Norms are provided in parentheses. Overall *is for p < .05, ** for p<.01, *** for p<.001. Bold highlights DM deficits..... - 204 -*

Table 10: Neuropsychological examination of Intellectual abilities, Languages and visuo-spatial. Norms, percentiles, or Z-score are provided in parentheses. Bold highlights DM deficits..... - 206 -

*Table 11: Path reproduction task results. Mean absolute distance error in meters for DM and the Control Group (CG, standard error in parentheses) according to the encoding condition: 1) Self path production with Vision, 2) Self path production without vision, 3) Experimenter production of the path.. *** indicates p<.001 significant deficits..... - 210 -*

*Table 12 a-d: Activated regions for word recognition after Allocentric spatial learning, assessed with the contrast Allocentric Hits vs. Correct rejections. (b) Activated regions for word recognition after Egocentric-updated spatial learning, assessed with the contrast Egocentric-updated Hits vs. Correct rejections. (c) Activated regions for word recognition after spatial (Allocentric and Egocentric-updated collapsed) learning, assessed with the contrast Hits vs. Correct rejections. (d) Activated regions for word recognition commonly activated for Allocentric and for Egocentric-updated spatial learning, assessed with conjunction analysis and using the following contrast with inclusive masking : [(Allocentric Hits vs. Correct rejections)] vs. [(Egocentric-updated Hits vs. Correct rejections)].The statistical significance threshold for individual voxels was set at uncorrected p< .001 (random-effect analysis and conjunction analysis) with a cluster extent of k≥10 voxels. * For the conjunction analysis, clusters between 5-10 voxels are listed with an asterix. The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned. ..... - 230 -*

Table 13 : Activated regions for word recognition after spatial training, which are modulated by the retrieval performance. They were provided by a multiple regression (correlation) analysis with cross-subject correct detection score serving as predictor variable. The statistical significance threshold for individual voxels was set at uncorrected p< .005 with a cluster extent of k≥10 voxels. The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned. ..... - 230 -

Table 14 : Activated regions for word recognition which are driven by the Egocentric-updated spatial learning. They were provided by the contrast Egocentric-updated Hits vs. Allocentric Hits : the left precuneus and superior parietal, and the bilateral precuneus and posterior cingulate cortex and also the left inferior and middle temporal gyri. The statistical significance threshold for individual voxels was set at uncorrected p< .001 (random-effect analysis) with a cluster extent of k≥10 voxels. The Talairach coordinates (x, y, z) are indicated for each voxel. The side, Right (R) and Left (L), gyri and Brodmann areas (BA) are mentioned. ..... - 233 -

Tableau 15 : Résumé des questions posées, méthodes utilisées, principaux résultats obtenus, aux différentes études réalisées ainsi que leur conclusions et interpretations..... 247

Liste des figures

Figure 1: Illustration d'Alice au Pays des Merveilles..... - 1 -

Figure 2 : D'après le modèle GAPS de Tulving (1983). GAPS décrit le fonctionnement épisodique en terme de composants et de structures de l'acte de remémoration. Au sein du modèle sont distingués : les observables (sur la gauche), les processus, divisés notamment en termes d'encodage et de récupération (au milieu) et les états mentaux (sur la droite). Les flèches indiquent les relations d'influences, d'effet ou de création. L'encodage (partie supérieure) débute avec la perception de l'événement original et se termine par la création d'une trace épisodique ou engramme original. La récupération débute par la perception d'un indice de récupération ou d'une situation et se termine par une expérience de recollection et/ou une conversion en performance de mémoire..... - 9 -

Figure 3 : La formation d'un souvenir épisodique associatif : une analyse des caractéristiques perceptives de bas niveau est effectuée, puis le cortex périrhinal traite les caractéristiques perceptives de haut niveau (jaune, forme allongée…) et sémantiques (comestibles, fruits…). Le cortex parahippocampique traite les caractéristiques spatiales (au centre de la scène…). La résultante de ces traitements est transmise à l'hippocampe (via le cortex entorhinal) qui les intègre en un tout cohérent. L'amygdale y ajoute éventuellement une coloration émotionnelle (j'aime les petites bananes…). D'après Davachi, 2006 ..... - 18 -

Figure 4 : Paradigme testant la détection de nouveauté des associations au niveau de l'hippocampe. Dans une première phase, une séquence d'objets est présenrtée. Puis en phase test, une seconde présentation est effectuée selon trois conditions : 1) une réplication de la séquence d'objets, 2) une semi-réplication dans laquelle la première moitié de la séquence est identique, 3) une présentation des objets de la séquence initiale dans un ordre nouveau. L'objectif est de vérifier si l'hippocampe est plus activé lorsque le début de la séquence est identique, ce qui appuierait l'hypothèse d'une complétion de pattern effectuée par celui-ci. D'après Kumaran et Maguire, 2006. ..... - 25 -

Figure 5 : Représentation de la relation entre le temps, la mémoire épisodique et d'autres formes de mémoires. Les autres formes de mémoires appelées proscopiques par Tulving pointent vers le futur. Au contraire, la mémoire épisodique constitue une boucle plutôt qu'une simple flèche. Cette boucle permet de « regarder » le temps 1 depuis le temps 2. L'influence du temps 1 sur le temps 2 s'exprime par ce voyage mental dans le temps 1. La mémoire épisodique permet ainsi de « visiter » un moment passé. ..... - 43 -

Figure 6 : Illustration schématique des zones cérébrales centrales activées de manière consistante dans le rappel d'événement passé et l'imagination d'événements futurs, ainsi que durant des formes reliées de simulations mentales. Les régions principales de ce réseau sont : les régions préfrontales médianes, les régions postérieures, le cortex pariétal postérieur médian et latéral (étendu au précunéus et rétrosplénial) et les aires du cortex temporal latéral et du lobe temporal médian. Ces régions sont fonctionnellement corrélées et majoritairement à la formation hippocampique. Les auteurs suggèrent que ces structures interviennent dans l'intégration des informations concernant les expériences passées afin de construire une simulation mentale des événements futurs. D'après Schacter, Addis, & Buckner, 2007 ..... - 45 -

Figure 7 : Schématisation de la dissociation des voies visuo-spatiales pour l'action (« How ») et la perception explicite (« Where ») selon Milner et Goodale (1995). ..... - 59 -

Figure 8 : (A) Mécanismes de fonctionnement de la théorie du gain proposée par Zipser et Andersen (1988). La partie supérieure du panel présente le champ récepteur de deux neurones dont la position de la cible est codée de manière constante (respectivement -20 et +20) avec une modulation de l'amplitude de la réponse par l'augmentation de la déviation, le gain (e.g., par la position de la main ou de l'œil) dans des sens opposés mais sans changement de la position du stimulus. Les lignes des graphiques représentent les diverses directions du regard dans le champ récepteur visuel ou neuronal : œil dirigé vers la gauche (ligne rouge), œil centré (ligne verte) et œil dirigé vers la droite (ligne bleue en pointillés). Dans ce référentiel la position de l'œil module simplement l'amplitude de la réponse de chaque neurone sans causer de déplacement de la localisation. La réponse du champ récepteur semble multipliée par l'amplitude de l'orientation du regard : « un facteur de gain ». L'addition des deux réponses neuronales modulées par le gain donne lieu à un champ récepteur de changement de localisation en sortie, par exemple, la position de l'oeil (dans d'autres cas la position de la main), déplace la localisation du champ récepteur. ..... - 61 -

Figure 9 : Mise en évidence de l'économie du codage de la position des objets d'un espace lorsque le participant se déplace si le codage est fait dans un référentiel allocentré par rapport à un référentiel égocentré. ..... - 62 -

Figure 10 : Observation expérimentale d'une dissociation entre la perception spatiale consciente (a) et la perception spatiale pour l'action (b), et d'une dissociation entre la mémoire spatiale à court terme (c) et à long terme (d) chez la patiente DF atteinte d'une lésion de la voie ventrale visuo-spatiale. a) Dans la tâche de correspondance explicite de l'orientation de l'objet (lorsque l'action de mise en correspondance n'est pas effectuée), DF est déficitaire. B) Dans la tâche d'action égocentrée, dans laquelle le geste d'insertion de la carte dans la fente doit être réalisé, DF produit le geste correct sans hésitation. La dissociation inverse a été observée chez la patiente AT lésée au niveau de la voie dorsale (i.e., régions occipito-pariétales). c'est-à-dire des performances normales dans une tâche d'estimation explicite de la taille des objets, associée à une performance déficitaire dans une tâche

sensorimotrice (Jeannerod, Decety, & Michel, 1994). En mémoire, les résultats de Milner, Dijkerman, et Carey (1999) suggèrent que DF est également préservée c) en mémoire à court terme, lorsqu'elle doit vérifier que sa connaissance de l'orientation est correcte. Mais d) dans une tâche de mémoire à long terme, lorsque le délai entre l'encodage de l'orientation de l'objet et le test dépasse deux secondes, DF est déficitaire. ..... - 64 -

Figure 11 : Illustration de stimuli spatiaux pouvant être utilisés pour mettre en évidence l'effet d'alignement avec la perspective d'encodage. L'image de gauche présente un exemple de scène avec un point de vue particulier adopté pour l'encodage. L'image de droite présente la même scène depuis un point de vue différent (phase test). Le temps de reconnaissance en test de la scène (image de droite) sera plus long que si le participant devait reconnaitre la scène avec la même perspective que celle présentée à l'encodage (image de gauche)..... - 66 -

Figure 12 : Effet d'alignement de nature allocentré. a) Les participants visualisaient une configuration d'objets depuis la position 315° ou depuis la position 0°. b) Chacun des groupes effectuait ensuite un jugement de direction relative des objets à partir de leur mémoire de la position des objets. Les performances du groupe 0° étaient meilleures lorsque les participants s'imaginaient aligné en 0° (effet d'alignement égocentré). Leurs performances étaient également meilleures lorsque la perspective imaginaire était aligné avec les axes de symétrique intrinsèques à la configuration (90°, 180°, 270°) par rapport à une autre direction (effet d'alignement allocentré). Le groupe 315° obtenait de meilleures performances lorsque les personnes imaginaient être alignées à la position 315° et leurs performances diminuaient en fonction de la taille de l'angle de rotation avec sa position lors de l'encodage (effet d'alignement égocentré). ..... - 67 -

Figure 13 : Représentation de l'information véhiculée par les cellules de lieu : selon la théorie de l'hippocampe comme carte cognitive (O'Keefe & Nadel, 1978; Tolman, 1948). D'après Eichenbaum, Dudchenko, Wood, Shapiro, & Tanila, 1999..... - 73 -

Figure 14 : O'Keefe et Dostrovsky (1971) font une découverte fondamentale pour l'étude de la mémoire spatiale. En enregistrant le pattern d'activité de cellules pyramidales de l'hippocampe, ils révèlent que ces cellules dites « de lieux » créeraient une représentation interne de la localisation de l'animal dans son environnement. ..... - 74 -

Figure 15 : Présentation de l'environnement virtuel avec lequel les participants sont familiarisés. Exemples d'essais pouvant être utilisés. Le participant doit indiquer quel objet est le plus proche : 1) de lui 2) de la poubelle verte 3) de l'allée centrale Dans la condition contrôle, il doit indiquer quel objet est couché. D'après Committeri et al., 2004 ..... - 79 -

Figure 16 : Présentation de la tâche évaluant la mémoire spatiale égocentrée et allocentrée de Jon, amnésique développemental. i) Phase d'encodage de la position d'un objet depuis une perspective particulière ; ii) Tâche de reconnaissance en choix forcé depuis la même perspective iii) Tâche de reconnaissance en choix forcé depuis une perspective différente. Le schéma sur la droite présente une carte de l'environnement ainsi que les trois perspectives pouvant être adoptées à la suite d'un encodage depuis la position supérieure droite (3). D'après King, Burgess, Hartley, Vargha Khadem, & O'Keefe, 2002. ..... - 82 -

Figure 17 : Représentation schématique de l'environnement virtuel dans lequel les participants se déplaçaient dans l'étude d'Ekstrom et al. (2003). Les carrés blancs correspondent à un bloc d'immeuble associé à une enseigne. Les traits rouges correspondent au trajet effectué par le participant dans l'environnement virtuel. L'activité électrique d'une cellule hippocampique est reliée à la position de l'individu dans l'environnement. Les zones rouge orangé indiquent les régions de l'environnement pour lesquelles le neurone a déchargé à une fréquence élevée. On constate ainsi que le neurone décharge très fortement dans une localisation particulière, en haut à gauche. ..... - 85 -

Figure 18: Les participants se déplaçaient librement dans une pièce virtuelle : a) durant la première phase, les participants encodaient une localisation spatiale indiquée par une drapeau de golf ; b) durant le test, ils devaient retourner à cette localisation et y déposer un cône de signalisation routière ; c) l'utilisation de murs amovibles permettait de configurer la pièce comme un petit carré (ligne pleine) ou selon l'un des deux rectangles (lignes en pointillés). ..... - 88 -

Figure 19 : A gauche, des exemples de stimuli utilisés dans les différentes conditions de complexité. Tous les environnements présentés étaient constitués de cinq éléments (des murs et des tours). Il existait cinq niveaux de contour, allant d'aucun contour à quatre murs fermés (voir les colonnes « boundaries »). Cinq niveaux de couleur étaient présents pour contrôler l'effet du niveau de complexité (voir les lignes « colours »). Les participants devaient s'imaginer debout sur le point jaune central et visualiser l'environnement depuis cette position. Après avoir formé une image mentale claire dans une direction déterminée, ils devaient s'imaginer effectuer une rotation de 360° sur eux-mêmes. Sur le graphique de droite, on observe que l'activité de l'hippocampe (% de changement de signal) augmente lorsque le nombre d'éléments de contours augmente. ..... - 89 -

Figure 20 : Illustration schématique du matériel de l'expérience de Simons et Wang (1998). Les objets présentés sur la table sont symbolisés (une brosse, une tasse, des lunettes, des ciseaux, une agrafeuse). Les positions depuis lesquelles les objets étaient présentés aux participants sont représentées par la position 1 et 2 (Viewing position), et séparées de la table par un rideau amovible (« curtain »). D'après Simons et Wang, 1998. ..... - 96 -

Figure 21 : Illustration de la problématique adressée par le mécanisme de séparation de pattern. Deux expériences ont deux index hippocampiques différents au niveau de la structure hippocampique même si elles se recouvrent partiellement. En haut, le néocortex est schématisé : chaque point blanc correspond à une unité neuronale. A gauche, quatres cellules sont noircies, elles correspondent aux cellules de l'expérience ABCD, à droite deux cellules supplémentaires sont noircies et correspondent aux éléments EF de l'expérience CDEF. Les cellules CD (au milieu) sont encerclées en gris car elles sont communes aux deux expériences. Les cellules AB et EF sont encerclées en blanc car elles sont spécifiques à chaque expérience. En bas, l'hippocampe est schématisé : Il contient deux index totatelement distincts malgré le recouvrement partiel des sous-composantes de l'expérience en CD. La séparation de pattern peut avoir lieu si l'information de récupération activée ne correspond pas uniquement à CD. ..... - 109 -

Figure 22 : Représentation schématique d'une trace épisodique selon le modèle Modèle Multiple Trace Theory (MTT). En haut, des unités du néocortex sont activées (dans différentes modalités, auditives visuelles ou tactile etc). En bas, ces sous-composantes sont reliées par un index hippocampique : la charpente spatiale qui procure les relations spatiales allocentrées entre les sous-unités est représentée par un rectangle gris..... - 115 -

Figure 23 : Schématisation du modèle de Burgess, Becker et Byrne (BBB). A gauche, les structures pariétales et la représentation égocentrée utilisées dans la perception, l'action, l'imagerie, et le rappel d'une information. Au milieu, le cortex rétrosplénial permettrait grâce aux informations issues des cellules de direction de la tête, de transformer une représentation égocentrée en une représentation allocentrée et vice et versa. A droite, l'hippocampe associe l'information spatiale allocentrée provenant de la structure parahippocampique et l'information non-spatiale présente au niveau du cortex périrhinal. Cette information présente dans le lobe temporal médian permettrait le stockage d'une information en mémoire à long terme, épisodique selon les auteurs. D'après Byrne et al., 2007 . ..... - 121 -

Figure 24 : (a) shows a detailed map of the controlled environment layout. The colours of towels placed on chairs are represented by different shades of grey. (b) show examples of snapshots presented on the probe screen during the learning phase; (b) A close view snapshot of a "goal object" with an example of verbal item (i.e., a buzzard) embedded on the object; (c) A "contextual snapshot" presenting a sample of the environment. ..... - 144 -

Figure 25 : General overview of the procedure..... - 145 -

*Figure 26 : Average number of items correctly recalled (a) and recognized (b), according to Remember, Know, and Guess responses, after learning items within a Egocentric-updated (black) or Allocentric (white) frame task. ** p < .01. ..... - 147 -*

Figure 27 : A trial of each experimental condition performed during the experimental phase inside the MR imager is presented. Each of the four conditions, Allocentric (A), Egocentric-updating (EU), Egocentric with Head-Rotation (EHR), and Control (C), was divided into an encoding phase and a test phase. In the encoding phase, participants saw a presentation of the environment layout : (A) from a survey perspective, (EU) from a 1-st person ground level perspective with navigation, (HER) from a 1-st person ground level perspective with a head-rotation (C) with a mix of perspectives. In the test phase, participants had to point in the direction of an object using a joystick : (A) from the location of another object, (EU and EHR) from their body position; in condition C, they pointed straightforward..... - 155 -

Figure 28 : Shows regions reported in Table 3 projected onto 3D anatomical template (random-effect analysis, statistical threshold : uncorrected p<.001, cluster extent : k≥10 voxels). Activations are provided by a random effect analysis, for A spatial encoding when contrasted 1) with the EU condition (on the left), and 2) with the EHR condition (on the right). Occipital activity in the cuneus which is observed in both contrasts is highlighted. These clusters are projected on 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention. L is left hemisphere. The colour scale represents the t value of activation..... - 160 -

Figure 29 : Shows regions reported in Table 4 projected onto 3D anatomical template (random-effect analysis, statistical threshold : uncorrected p<.001, cluster extent : k≥10 voxels). On the left, 1) EU is contrasted to the A condition. On the right, 2) EHR is contrasted to A. The regions common to both types of egocentric condition are highlighted : they are the thalamus, the cerebellum, and the middle frontal gyrus. Additional activity specific to each type of Egocentric processing are the right hippocampus for the EU condition and the retrosplenial cortex, along with the inferior parietal gyrus for the EHR condition. These clusters are projected on 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention. L is left hemisphere. The colour scale represents the t value of activation..... - 161 -

Figure 30 : Shows regions reported in Table 5 projected onto 3D anatomical template (random-effect analysis, statistical threshold : uncorrected p<.001, cluster extent : k≥10 voxels). On the left, 1) EU is contrasted to HER, on the right, 2) EHR to EU. The right hippocampal activity (cluster extent k=8 voxels), along with the superior and inferior temporal gyrus activations are highlighted on the left contrast. The retrosplenial activity, along with the superior parietal gyrus activations are highlighted for the right contrast. These clusters are projected on 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention. L is left hemisphere. The colour scale represents the t value of activation..... - 162 -

Figure 31 : Illustrates the correlation analysis with the performance-specific activation (Multiple regression analysis, statistical threshold : uncorrected p< .001, cluster extent : k≥10 voxels). The right posterior hippocampus (extended to the caudate, upper voxels) is more activated in the EU spatial encoding than in the A spatial encoding for good EU pointing performers than for bad EU performers. These clusters are projected on 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention. L is left hemisphere. Coloring indicates for each voxel the correlation coefficient value. ..... - 163 -

Figure 32 : Procedure of experiment 1. The top part shows an example of a survey perspective movie presenting a reference (coat stand) and a target object (chair). The bottom part presents the spatial test : the judgment of the relative direction of the target (e.g., chair) from the reference object (e.g., coat stand) in the three experimental conditions : 1) No context; 2) Spatial Interference Context; 3) Visual Control Context..... - 175 -

Figure 33 : Presentation of the spatial interference context condition : On the left side, the test images are shown. The target egocentric pointing which might interfere is depicted by a dotted arrow both on the reference object. On the right side, the spatial memory representation of participants is depicted on a map representation. The expected reference-to-target pointing is depicted by the unbroken line. ..... - 176 -

Figure 34 : Experiment 1 procedure. Top: Path encoding conditions: left, idiothetic movement encoding condition; right, allothetic movement encoding condition. P is for participant and for patient; E is for Experimenter. In the idiothetic movement encoding condition, participants simply walked along the path. It provided both idiothetic and allothetic information. In the allothetic movement encoding condition, participants did not really walk the path but they watched the experimenter producing it. It provided solely allothetic information. Bottom: Path reproduction conditions: Left, same-way production; center, opposite-way production; right, solely idiothetic production. In the same-way path production and opposite-way path production conditions, the participants simply reproduced the path. They could rely on allothetic and idiothetic information. In the opposite-way path production condition, participants started their path from the end, and reproduced it in reverse to insure the use of allocentric abilities. In the solely idiothetic path production condition, participants reproduced the path blindfolded and with a helmet. They relied solely on idiothetic information. ..... - 187 -

*Figure 35 : Experiment 1 Results. Top : Overall error size in degrees for M.R. and the control group in each encoding condition (Idiothetic movement encoding condition; Allothetic movement encoding (AE) condition) for each reproduction condition (same-way path production; opposite-way path production; Idiothetic only production). For the control group, the mean score is shown by the bar, and error bars indicate the standard error. Patient M.R. has damage to the medial temporal lobe including the hippocampi (refer to the text for further details). Bottom : Corresponding Z-scores derived by comparing M.R. to the control group. The dashed line shows T=1.796, * indicates p < .05; on the top for deficits, on the bottom for functional dissociation. ..... - 189 -*

Figure 36: Experiment 2 procedure. Top: Path encoding conditions: Left, solely idiothetic; Right, solely allothetic. P is for participant and for patient; E is for Experimenter. In the solely idiothetic conditions, participants produced the path blindfolded and with a helmet. It provided solely idiothetic information. In the solely allothetic condition, participants did not produce the path but they watched the experimenter producing it. It provided solely allothetic information. ..... - 191 -

*Figure 37 : Experiment 2 Results. Top : Overall error size in degrees for M.R. and the control group in each encoding condition (A-idiothetic only; B- allothetic) with a drawing reproduction task. For the control group, the mean score is shown by the bar, and error bars indicate the standard error. Bottom : Corresponding Z-scores derived by comparing M.R. to the control group. The dashed line shows T=1.796, p < .05. * indicates p < .05 deficits, * indicates a functional dissociation with p < .05.... - 192 -*

Figure 38 : On the left, a coronal T1-weighted MRI section of DM's brain, reduced areas appear hypointense on image. On the right, arrows indicate areas reflecting bi-hippocampal reductions..... - 205 -

Figure 39 : Path Reproduction Task Procedure. (Top) Path encoding conditions : Left, Self-No vision; Middle, Self-Vision; Right, Experimenter. P is for participant and for patient; E is for Experimenter. In the Self-No vision conditions participants produce the path blindfolded and with a helmet. It provides only idiothetic information. In the Self-Vision condition participants simply produce the path. It provides both idiothetic and allothetic information. In the Experimenter condition, participants do not produce the path but watch the experimenter producing it. It provides only allothetic information. (Bottom) The path drawing reproduction task..... - 207 -

*Figure 41 : Trajectory Reproduction Task angle error Results (Top) Overall error size in degrees for DM and the control group in each encoding condition (1-Self-No vision; 2-Self-Vision; 3-Experimenter) on a drawing reproduction task. For the control group, the mean score is shown by the bar, and error bars indicate the standard error. * indicates effect of encoding in the control group. (Bottom) Corresponding Z-scores derived by comparing DM to the control group. The dashed line shows T=2.26, * over bars indicate significant deficits, *over between bars indicate statistically significant dissociation between conditions. Overall *is for p < .05, ** for p<.01, *** for p<.001. ..... - 208 -*

*Figure 40 : Object-location Rotation Task Results. (Top) Overall error size in degrees for DM and the control group in each encoding condition (1-Self-No vision; 2-Self-Vision; 3-Experimenter) on a drawing reproduction task. For the control group, the mean score is shown by the bar, and error bars indicate the standard error. * indicates effect of encoding in the control group. (Bottom) Corresponding Z-scores derived by comparing DM to the control group. The dashed line shows T=2.26, * over bars indicate significant deficits, *over between bars indicate statistically significant dissociation between conditions. Overall *is for p < .05, ** for p<.01, *** for p<.001. ..... - 208 -*

*Figure 42 : Episodic memory task results: On the left, is plotted performance on free recall and on the right, performance on cued recall. (Top) Average number of elements freely recalled, or correctly recalled when cued respectively, for DM and the control group according to the components: 1) Temporal, When; 2) Factual, What; 3) Spatial, Where. For the control group, the mean score is shown by the bar, and error bars indicate the standard deviation. * indicates effect of the component in the control group. (Bottom) Corresponding Z-scores derived by comparing DM to the control group. The dashed line shows T=2.26, * over bars indicate significant deficits, *over between bars indicate statistically significant dissociation between conditions. Overall *is for p < .05, ** for p<.01, *** for p<.001. - 213 -*

Figure 43 : a) Map-view of the 9x9 m room (stone walls, tile and wooden flooring), with a particular spatial configuration of 6 objects presented during the learning phase b) side-view of six objects used to compose the spatial environment for all contextual spatial tasks. Each object picture was used separately to create the target pictures used during the contextual spatial tasks. ..... - 224 -

Figure 44 : Learning phase procedure according to the type of spatial context, egocentric-updated or allocentric. The participants performed the following successive operations : (a) watched first a movie, (b) learned a word (e.g. daffodill), (c) saw the screen with the spatial task question, (d) answered the question by using a joystick and (e) pronounce overtly the last seen word..... - 225 -

Figure 45 : (a-d) presents activations summarized in Table 12 a-d. For a-c, the colour scale represents the t value of activation. Activations are projected onto 2D anatomical slices represented in the neurological convention (Left is left); They are plotted on an underlying T1-template image, using a statistical significance threshold set for individual voxels at uncorrected p< .001 (random-effect analysis) with a cluster extent of k≥10 voxels. ..... - 229 -

Figure 46 : Activated regions for word recognition after spatial training, which are modulated by the retrieval performance. They were provided by a multiple regression (correlation) analysis with cross-subject correct detection score serving as predictor variable, and are represented by : the left precuneus and posterior cingulate cortex (BA 23,31) and the hippocampus. The statistical significance threshold for individual voxels was set empirically at uncorrected p< .005. The activation was projected onto 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention (Left, L is Left). Colouring indicates, for each voxel, on the upper image, the t value and, on the lower image, the correlation coefficent value. ..... - 231 -

Figure 47 : Activated regions for word recognition which are driven by the Egocentric-updated spatial learning. They were provided by a random effect analysis and contrasting Egocentric-updated Hits vs. Allocentric Hits and are represented by : the left precuneus and superior parietal (BA 7), and the bilateral precuneus and posterior cingulate cortex (BA 23,31) and also the left inferior and middle temporal gyri (BA 21, 37). The activation was projected onto 2D anatomical slices (T1-template image) in neurological convention (Left, L is Left). The colour scale represents the t value of

activation. The statistical significance threshold set for individual voxels at uncorrected p< .001 (random-effect analysis). ..... - 232 -

Figure 48 : Schéma des liens entre la mise à jour égocentrée (dead reckoning), la carte cognitive allocentrée (Map based), la mémoire épisodique (Episodic memory) et la mémoire sémantique (Semantic memory). La mémoire épisodique et la mémoire sémantique repose respectivement sur des traitements spatiaux égocentrés mis à jour et allocentrés. Le phénomène de sémantisation aurait lieu des traitements supérieurs (égocentré mis à jour et mémoire épisodique) vers les traitements inférieurs (carte cognitive allocentrée et mémoire sémantique). Le schéma met en évidence l'importance de la référence à soi présente dans la mise à jour égocentrée et dans la mémoire épisodique et son absence dans la carte cognitive allocentrée et la mémoire sémantique. ..... - 256 -

Valorisation de la thèse

1. Publications dans des revues internationales à comité de lecture

1.1. Publié ou en révision

Gomez, A., Rousset, S., & Baciu, M. (2009) Egocentric-updating during navigation facilitates episodic memory retrieval. *Acta Psychologica*, 32(3):221-7.

Gomez, A., Rousset, S., Charnallet, A. Spatial Deficits in an Amnesic Case with Hippocampal Damage: Questioning the Multiple Trace Theory. ***(Accepté)*** *Hippocampus*.

Gomez, A., Rousset, S., Cousin, E., Pichat, C., Guinet, E, Le Bas, J.F., & Baciu, M. Remembering words learned during an egocentric-updating spatial task enhances parieto-temporal activation. An fMRI study. ***(En ressoumission)*** *Neuropsychologia*.

1.2. Soumis

Gomez, A., Rousset, S., Cousin, E., Pichat, C., Guinet, E, Le Bas, J.F., & Baciu, M. Allocentric, Egocentric-Updating and Head-Rotation Processing during Spatial Encoding. An fMRI study. *Brain & Cognition*.

Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S. Egocentric perception interferes with allocentric memory. (Soumis) *Experimental Brain research*.

Gomez, A., Bonniot, C, Charnallet, A., Moreaud, O., Rousset, S. Deficits in egocentric-updating and context memory in a case of developmental amnesia. (À soumettre)

2. Acte de congrès national ou international à comité de lecture

Gomez, A., Rousset, S., Cousin, E., Pichat, C., Guinet, E, Le Bas, J.F., & Baciu. Remembering a word, learned during a spatial contextual task, activates regions involved in self consciousness, when the spatial context relies on automatic "egocentric updating". *Cognitive processing*, Special issue for the 4th International Conference on Spatial Cognition, 2009

Gomez, A., Rousset, S. (2010). Orienting oneself in space to memorize. *Proceedings of pluridisciplinary conference on reference frame and space.* (Grenoble) France, April 28-30th 2009.

Gomez, A., Rousset, S., Baciu, M. (2008). Navigation processing influences episodic memory. *Proceedings of the International Conference on Spatial Cognition 2008*, Freiburg, Germany, September 2008, pp. 93-97.

3. Communications orales

Gomez, A., Rousset, S., Baciu, M. The role of egocentric-updating in episodic memory. Neurospin (Saclay), France, February 14th 2011.

Gomez, A. Orienting oneself in space to memorize. Pluridisciplinary conference on reference frame and space. (Grenoble) France, April 28-30th 2009.

Perrin, D., Rousset, S, **Gomez, A.** Subjectivity and spatialisation of episodic remembering. Pole cognition, (Grenoble) France, Juin 2010.

Gomez, A., Rousset, S. Influence of self-centered spatial information on episodic memory. International Congress of Psychology. Berlin (Germany), July 20-25th 2008.

4. Communications affichées

Gomez, A., Rousset, S., Cousin, E., Pichat, C., Guinet, E, Le Bas, J.F., & Baciu. Is self-referential processing linking egocentric-updating representations and episodic memory through the DNM? The Default Mode Network and other intrinsic networks in health and disease, (Barcelona) Spain, June 4-5th 2010.

Gomez, A., Rousset, S., Cousin, E., Pichat, C., Guinet, E, Le Bas, J.F., & Baciu. Remembering a word, learned during a spatial contextual task, activates regions involved in self consciousness, when the spatial context relies on automatic "egocentric updating". 16th Annual Meeting of the Organization of Human Brain Mapping, (Barcelona) Spain, June 6-10th 2010.

Gomez, A., Rousset, S., Cousin, E., Pichat, C., Guinet, E, Le Bas, J.F., & Baciu. Remembering a word, learned during a spatial contextual task, activates regions involved in self consciousness, when the spatial context relies on automatic "egocentric updating". 4th International Conference on Spatial Cognition, (Rome) Italy, September 14-19th 2009.

Gomez, A., Rousset, S., Cousin, E., Pichat, C., Guinet, E, Le Bas, J.F., & Baciu, M. Distinct and common cerebral correlates related to three (observer-based, survey and navigational route) learning perspectives of a spatial environment: An fMRI study. 15th Annual Meeting of the Organization of Human Brain Mapping, (San Francisco, CA) USA, June 18-23rd 2009.

Gomez, A., Rousset, S., Cousin, E., Pichat, C., Guinet, E, Le Bas, J.F., & Baciu, M. Remembering a word, learned during a spatial contextual task, activates regions involved in self consciousness, when the spatial context relies on automatic "egocentric updating". 9th Conference of the French Neuroscience society, (Bordeaux) France, May 26-29th 2009.

Gomez, A., Rousset, S., Cousin, E., Pichat, C., Guinet, E, Le Bas, J.F., & Baciu, M. Self-consciousness episodic memory and spatial processing. Doctoral school day, (Grenoble) France, May 7th 2009. **Meilleur poster**.

Gomez, A., Rousset, S., Baciu, M. Navigation processing influences episodic memory, International Conference on Spatial Cognition 2008, Freiburg, Germany, September 2008.

Résumé

La mémoire épisodique lie différents éléments dans un contexte spatial et temporel particulier. Il a été proposé que lors de la récupération d'un épisode, la ré-instanciation d'une cohérence entre les éléments néocorticaux soit opérée grâce à une représentation spatiale allocentrée stockée au niveau de la structure hippocampique (i.e., codage de la position des objets entre eux, indépendamment de la position de l'individu, Burgess, Becker et al., 2001; Nadel & Moscovitch, 1998). Ce travail de thèse propose de traiter la mémoire épisodique et le sentiment de projection dans son passé (i.e., conscience autonoétique) comme une qualité attribuée à une dextérité relative dans le traitement spatial égocentré mis à jour (i.e., la position, orientation et le déplacement de son corps dans l'environnement). Le rôle des traitements spatiaux allocentré et égocentré mis à jour dans la mémoire épisodique a été évaluée expérimentalement. Les résultats suggèrent l'existence d'un lien causal entre le traitement de la mise à jour égocentrée et les performances de mémoire épisodique. De plus, les études ont mis en évidence l'existence de spécificités cérébrales et comportementales de la mise à jour égocentrée confirmant l'adéquation de ce traitement au modèle théorique proposé. Par ailleurs, en référence à cette dissociation entre l'information égocentrée mis à jour et allocentrée, des études neuropsychologiques ont révélé la présence de déficits de la mise à jour égocentré, et d'une préservation allocentrée dans l'amnésie bihippocampique qu'elle soit acquise ou *développementale*. Enfin, l'évaluation des conséquences cérébrales lors de la récupération épisodique d'un encodage maximisant le traitement égocentré mis à jour a permis de révéler une implication spécifique des structures temporo-pariétales. Ce travail de thèse a été organisé autour d'un modèle théorique original du fonctionnement de la mémoire épisodique proposant de nouvelles prédictions expérimentales. L'approche comportementale, neuropsychologique et en imagerie fonctionnelle soulève à son tour de nouvelles pistes de recherche sur le lien entre conscience de son corps et mémoire épisodique.

Mots-clés : Mémoire épisodique, IRMf, Intégration de trajet, Allocentré, Amnésie bihippocampique, Conscience de soi.

Abstract

Episodic memory binds various elements in a specific spatial and temporal context. During retrieval, disparate neocortical elements can be re-associated into a coherent episode due to an allocentric spatial context maintained within the hippocampal formation (ie, coding for object-to-object relations, independently of the individual's position, Burgess, Becker, King, & O'Keefe, 2001, Nadel & Moscovitch, 1998). Phenomenological experience is characteristic of episodic memory. In this thesis, it is described as an individual's attribution to a fluency in processing egocentric-updating spatial information (i.e., the position, orientation and movement of one's body) during retrieval. The function of egocentric-updating and of allocentric spatial processing in episodic memory was assessed experimentally. Results demonstrate the presence of a causal link between egocentric-updating and episodic memory performance. Moreover, experiments showed cerebral and behavioral specificities of egocentric-updating spatial processing supporting its involvement in episodic memory. Additionally, in line with this distinction between allocentric and egocentric-updating spatial processing, neuropsychological experiments revealed deficits in egocentric-updating with a preservation of allocentric spatial processing in both acquired and developemental bi-hippocampal amnesia. Finally, the assessment of cerebral consequences of encoding an episode while maximizing egocentric-updating processes revealed a higher involvement of temporo-parietal regions during the subsequent episodic retrieval. This thesis work was structured over an original theoretical model on episodic memory functioning allowing new experimental predictions. Combining behavioral, neuropsychological and neuroimaging approaches raised in turn new questions concerning links between episodic memory and self-consciousness.

Keywords: Episodic memory, Functional MRI, Path integration, Allocentric, Bi-hippocampal amnesia, Self-consciousness.