

Étude des facteurs qui sous-tendent les représentations spécifiques lors d'une activité de discrimination mnésique : apports théoriques et application au vieillissement

Jordan Mille

▶ **To cite this version:**

Jordan Mille. Étude des facteurs qui sous-tendent les représentations spécifiques lors d'une activité de discrimination mnésique : apports théoriques et application au vieillissement. Psychologie. Université Clermont Auvergne, 2022. Français. NNT : 2022UCFAL004 . tel-04058176

HAL Id: tel-04058176
https://theses.hal.science/tel-04058176

Submitted on 4 Apr 2023

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 CLERMONT AUVERGNE
École doctorale des Lettres, Sciences Humaines et Sociales (ED 370)
LAboratoire de Psychologie Sociale et COgnitive (UMR-CNRS 6024)

THÈSE

Présentée en vue de l'obtention du grade de :

DOCTEUR EN PSYCHOLOGIE COGNITIVE

Discipline : *Psychologie Cognitive*

ÉTUDE DES FACTEURS QUI SOUS-TENDENT LES REPRÉSENTATIONS SPÉCIFIQUES LORS D'UNE ACTIVITÉ DE DISCRIMINATION MNÉSIQUE : APPORTS THÉORIQUES ET APPLICATION AU VIEILLISSEMENT

Par Jordan Mille

Sous la direction du Docteur Guillaume Vallet & du Professeure Marie Izaute

Soutenue publiquement le *11 mars 2022*

Devant le Jury Composé de :

Rémy VERSACE :
Professeur émérite à l'Université Lumière Lyon 2, Président du jury

Aurélia BUGAISKA :
Professeure à l'Université Bourgogne Franche-Comté, Rapporteure

Pascale PIOLINO :
Professeure à l'Université Paris Descartes, Rapporteure

Louis RENOULT :
Associate Professor à l'Université East Anglia, Examinateur

Stéphane ROUSSET :
Maître de conférences à l'Université Grenoble Alpes, Examinateur

Guillaume VALLET :
Maître de conférences à l'Université Clermont Auvergne, Co-Directeur

Marie IZAUTE :
Professeure à l'Université Clermont Auvergne, Co-Directrice

Table des matières

Résumé **7**

Abstract **9**

Avant-propos **11**

Remerciements **13**

Première Partie : Introduction théorique **17**

Introduction générale **17**
De la catégorisation à la discrimination : deux poids, deux mesures 18
L'accès aux événements spécifiques 20
Objectifs généraux et organisation de la thèse 23

1 L'accès aux souvenirs spécifiques **25**
1.1 Des souvenirs spécifiques récupérés 25
1.2 Des souvenirs spécifiques (re)constructuits 35
1.3 Des souvenirs spécifiques émergents d'une actvité discriminante 40
Synthèse intermédiaire 46

2 La distinctivité des traces mnésiques **47**
2.1 Définitions générales 48
2.2 Les différentes conceptions de la distinctivité 50
2.3 Les conditions à l'apparition d'un effet du chevauchement entre les traces . 58
2.4 L'importance de la richesse de la trace 61
Synthèse intermédiaire 66

3 Les « sens » de la mémoire **67**
3.1 Résumé 68
3.2 Introduction 69
3.3 Approche épistémologique de la cognition incarnée et située 69
3.4 Les interactions entre mémoire et perception 72
3.5 Le rôle de la perception dans les mécanismes d'émergence des connaissances 79
3.6 L'interdépendance des fonctionnements perceptifs et mnésiques chez l'adulte âgé 84

3.7 Conclusion . . . 87
Synthèse intermédiaire . . . 89

4 Le vieillissement cognitif comme modèle expérimental 91
4.1 Les changements sensoriels et perceptifs . . . 92
4.2 Les changements cognitifs globaux . . . 94
4.3 La mémoire dans un système cognitif distribué en interaction avec les fonctions sensorielles . . . 95
4.4 Vers une approche incarnée du vieillissement cognitif . . . 101
Synthèse intermédiaire . . . 107

Problématique 109

Deuxième Partie : Les mécanismes de l'activité de discrimination mnésique 119

5 Étude 1 : Sensory distinctiveness for accurate memories relies on trace's richness rather than multimodality 119
5.1 Abstract . . . 120
5.2 Introduction . . . 121
5.3 Experiment 1a . . . 125
5.4 Experiment 1b . . . 132
5.5 Experiment 2 . . . 134
5.6 General Discussion . . . 140

Transition 1 145

6 Étude 2 : Memory as a scale of simulation between overlapping and specific trace features 149
6.1 Abstract . . . 150
6.2 Introduction . . . 151
6.3 Experiment 1 . . . 155
6.4 Experiment 2a . . . 163
6.5 Experiment 2b . . . 169
6.6 General discussion . . . 174

Transition 2 181

Troisième Partie : Le vieillissement cognitif comme modèle expérimental de la discrimination 187

7 Perspective théorique : Low-resolution neurocognitive aging and cognition : an embodied perspective 187
7.1 Abstract . . . 188
7.2 Introduction . . . 189
7.3 Sensory-perceptual decline and low-resolution representation in aging . . . 189
7.4 Low-resolution representation induce more interferences in aging memory . 191

7.5 Distinctiveness of memory traces on other cognitive domains 193
7.6 Conclusion 195

Transition 3 **197**

8 Étude 3 : « Recognition takes a young heart », vagal tone is associated with visual lure discrimination among young adults but not among older ones : An exploratory study **201**
8.1 Abstract 202
8.2 Introduction 203
8.3 Method 205
8.4 Discussion 211

Quatrième Partie : Discussion générale **219**

9 Discussion des résultats expérimentaux **219**
9.1 Rappel de la problématique générale 219
9.2 Axe 1 : La richesse de la trace comme facteur facilitant la simulation spécifique 222
9.3 Axe 2 : Une balance entre les composants catégoriels et spécifiques 224
9.4 Axe 3 : Le vieillissement cognitif, un biais vers la simulation catégorielle . . 228
9.5 Synthèse des résultats expérimentaux 230

10 Limites et perspectives **235**
10.1 Limites générales 235
10.2 Perspectives et expériences complémentaires envisagées 237

11 Cognition incarnée et modèle Act-In **243**
11.1 L'approche incarnée et située comme programme de recherche 243
11.2 L'équivalence fonctionnelle perception et mémoire 247
11.3 Les traces mnésiques 248
11.4 Spécificité et catégorisation : une simulation en balance 251
11.5 Act-In en tant que modèle cognitif ? 254

Conclusion **259**

Annexes **263**

Références bibliographiques **271**

Résumé

Garder une trace de nos expériences passées, de nos interactions avec l'environnement est une capacité fondamentale pour produire les comportements adaptés au présent. Toutefois, il semble tout aussi important de ne pas confondre des événements qui se ressemblent. L'approche incarnée et située de la cognition propose que la cognition est intégrée et émerge des interactions sensorimotrices (à partir des spécificités du corps - cognition *incarnée*) selon les contraintes de la situation présente (*cognition située*). Les traces mnésiques resteraient ancrées dans leurs propriétés sensorimotrices et la perception serait en retour dépendante des expériences passées. Le caractère bi-directionnel des interactions entre la perception et la mémoire suggère que ces fonctions sont fonctionnellement équivalentes. La mémoire correspondrait ainsi à une perception en l'absence de percept, où une simulation sensorimotrice, c'est-à-dire une re-création automatique et nécessaire des états des activités cérébrales de la perception, l'action et des émotions produit lors des expériences passées. Selon le modèle Act-In (Activation-Intégration, Versace et al., 2009, 2014), les représentations générales sur le monde émergeraient d'une activité de catégorisation, c'est-à-dire une simulation des composants similaires aux différentes expériences. À l'inverse, les représentations correspondantes à un événement spécifique émergeraient d'une activité de discrimination, c'est-à-dire une simulation des composants spécifiques d'un événement donné. Cette activité de discrimination devrait dépendre de deux principaux facteurs : (1) la richesse de la trace produite par l'intégration des différentes stimulations/traces mnésiques, et (2) la distinctivité d'un ou plusieurs composants d'une trace en comparaison avec ceux des autres traces. La « résolution » perceptive (i.e., le ratio signal/bruit) des traitements des stimuli/traces devient alors un facteur crucial dans l'émergence d'une connaissance spécifique. En raison des changements concomitants des processus perceptifs et d'intégration d'une part, et d'un déclin dans la précision des souvenirs spécifiques d'autre part, les personnes âgées apparaissent comme une population idéale afin d'étudier ce type de relations. L'objectif de ce travail de thèse était de déterminer les mécanismes à l'origine de l'émergence des représentations spécifiques chez l'adulte jeune et âgé en se concentrant sur le rôle des facteurs sensoriels à travers trois axes. L'*Axe 1* visait à étudier les facteurs qui favorisent la spécificité de la simulation au sein d'une tâche nécessitant une activité de discrimination. Pour

cela, il s'agissait de déterminer les conditions dans lesquelles le chevauchement des traces perturbe l'émergence des représentations spécifiques, selon le niveau de distinctivité des composants des traces, le nombre de modalités de stimulation (i.e., richesse de la trace), mais aussi l'efficience sensorielle extrinsèque (expérimentalement manipulée). Afin de déterminer si l'émergence des représentations spécifiques se produit au sein d'un système mnésique unique supposant un continuum de spécificité des représentations, nous avons étudié au sein d'un *Axe 2* dans quelle mesure la demande de la tâche interagit avec la distinctivité sensorielle. Autrement dit, l'activation des composants spécifiques et l'activation des composants qui se chevauchent sont-elles respectivement facilitées par la distinctivité et la similarité des composants des traces, et sont donc elles mutuellement répulsives ? Pour tester cette hypothèse, nous avons notamment utilisé un paradigme de perturbation des traitements perceptifs au moyen d'un masque visuel dynamique. Enfin, l'*Axe 3* visait à déterminer si les difficultés à faire émerger des représentations spécifiques des adultes âgés s'expliquent principalement par une faible distinctivité des traces en raison des changements sensori-perceptifs qui surviennent avec l'avancée en âge. Cette hypothèse a tout d'abord été évaluée à travers une perspective théorique. Puisque l'approche incarnée avance que le fonctionnement cognitif est intégré et largement distribué dans le cerveau d'une part, et que le vieillissement se caractérise par des changements marqués dans les régions préfrontales d'autre part, les changements perceptifs devraient avoir des conséquences cognitives sur les fonctions sous-tendues par ces régions cérébrales. Ces régions présentent notamment des interactions importantes avec la variabilité de la fréquence cardiaque. Ainsi, nous avons étudié le rôle du fonctionnement exécutif selon la distinctivité perceptive des composants de la trace à travers l'étude de la variabilité de la fréquence cardiaque au sein d'une étude expérimentale conduite chez des adultes jeunes et âgés. Pris ensemble, les résultats de ce travail de thèse suggèrent que l'émergence des représentations spécifiques nécessite de limiter l'activation des traces similaires à travers l'activation de détails perceptifs spécifiques au sein d'un système mnésique unique d'une part, et fonctionnellement équivalent au système perceptif d'autre part. Ils mettent ainsi en évidence que l'activité de discrimination relève de mécanismes incarnés dans les processus physiologiques sensori-perceptifs, mais aussi et plus largement corporels, dont la variabilité de la fréquence cardiaque. Ces résultats seront non seulement replacés au sein d'enjeux portant sur les modèles incarnés et situés de la cognition, mais aussi d'enjeux épistémologiques plus larges. Ils permettent par ailleurs de repenser les sous-jacents du vieillissement mnésique, mais aussi plus largement cognitif, ouvrant la voie à de nouvelles pistes d'interventions novatrices en terme de stimulation cognitive.

Abstract

The retention of a trace of our past experiences, of our interactions with the environment, is a fundamental ability to produce the behaviours that are appropriate for the present situation. However, it also seems important not to confuse past events that are similar. The embodied and situated cognition proposes that cognition is integrated and emerges from sensorimotor interactions (from the specificities of the body - *embodied cognition*) following the constraints of the present situation (*situated cognition*). The memory traces would remain grounded in their sensorimotor properties and the perception would in turn be dependent on past experiences. The bi-directional nature of the interactions between perception and memory suggests that these functions are functionally equivalent. Memory would thus refer to perception in the absence of percept, where a sensorimotor simulation, i.e. an automatic and necessary re-enactment of the states of brain activities of perception, action and emotions produced during past experiences of a similar situation. According to the Act-In model (Activation-Intégration, Versace et al., 2009, 2014), general representations of the world emerge from a categorization activity, i.e. a simulation of components similar to different experiences. Conversely, the representations corresponding to a specific event would emerge from a discrimination activity, i.e. a simulation of the specific components of a given event. This discrimination activity should depend on two main factors : (1) the richness of the trace produced by the integration of different stimuli/memory traces, and (2) the distinctiveness of one or several components of a trace in comparison with other traces. The perceptual 'resolution' (i.e., the signal-to-noise ratio) of the stimulus/trace processing then becomes a crucial factor in the emergence of specific knowledge. Given the concomitant changes in perceptual and integration processes on the one hand, and a decline in the accuracy of specific memories on the other, the older adult appears to be a particularly interesting population to study this type of relationship. The aim of this thesis was to study the mechanisms behind the emergence of specific representations in young and elderly adults, focusing on sensory factors through three axes. *Axis 1* aimed to study the factors that promote the specificity of the simulation within a task requiring a discrimination activity. To this end, we investigated the conditions under which overlapping traces disrupt the emergence of specific representations, depending on the level

of distinctiveness of the trace components, the number of stimulation modalities (i.e., trace richness), but also the extrinsic sensory efficiency (experimentally manipulated). In order to determine whether the emergence of specific representations occurs within a unitary memory system assuming a continuum of representational specificity, we investigated in *Axis 2* the extent to which task demand interacts with sensory distinctiveness. Specifically, are activation of specific and activation of overlapping components facilitated by the distinctiveness and similarity of trace components, respectively, and are they therefore mutually repulsive ? To test this hypothesis, we used a paradigm of perceptual processing interference by means of a dynamic visual mask. Finally, *Axis 3* aimed to determine whether the difficulties in the emergence of specific representations in older adults can be explained by a low distinctiveness of the traces due to the sensory-perceptual changes that occur with aging. This hypothesis was first evaluated through a theoretical perspective. Since the embodied approach argues that cognitive functioning is integrated and widely distributed in the brain on the one hand, and that aging is characterised by pronounced changes in prefrontal regions on the other hand, perceptual changes should have cognitive consequences on the functions underlying these regions. These regions show important interactions with heart rate variability. Thus, we investigated the role of executive functioning according to the perceptual distinctiveness of trace components through the study of heart rate variability in an experimental study conducted in young and older adults. Taken together, the results suggest that the emergence of specific representations requires limiting the activation of similar traces through the activation of specific perceptual details within a single memory system on the one hand, and functionally equivalent to the perceptual system on the other. They thus highlight that the discrimination activity is based on mechanisms embodied in physiological sensory-perceptual processes, but also and more broadly in bodily processes, including heart rate variability. These results will not only be placed within issues concerning embodied and situated models of cognition, but also within broader epistemological issues. They also allow us to rethink memory aging, but also more broadly cognitive aging, which in turn offers new perspectives for innovative cognitive stimulation interventions.

Avant-propos

Ce travail de thèse a été mené dans le cadre du projet Vieillissement, Maladie Chronique et Stimulation Cognitive (ViMaCC). Il a conjointement été développé par Jordan Mille, Guillaume Vallet (Maître de conférences, LAPSCO – CNRS UMR 6024, Université Clermont Auvergne) et Marie Izaute (Professeure des Univeristés, LAPSCO – CNRS UMR 6024, Université Clermont Auvergne). Le projet ViMaCC a bénéficié d'un financement par l'Union européenne dans le cadre du Fonds Européen de Développement Régional (FEDER). Jordan Mille a été recruté à la suite d'une audition auprès de l'École Doctorale des Lettres, Sciences Humaines et Sociales (LSHS) (ED 370). Jordan Mille a mené la récolte des données, les analyses statistiques, l'interprétation des résultats obtenus et a rédigé le contenu de cette thèse. Ces tâches ont été effectuées sous la co-supervision de Guillaume Vallet et Marie Izaute.

Des cinq articles inclus dans cette thèse, tous furent principalement rédigés par Jordan Mille qui en est le premier auteur. Un premier article théorique fut publié en 2021 dans la revue *Intellectica* (vol. 74, pp. 185-209). Un deuxième article expérimental (Étude 1) découlant des questions théoriques soulevées par l'article précédemment cité fut soumis pour révision en 2021 dans la revue *Journal of Cognition*. Un troisième article découlant de l'Étude 1 fut soumis en 2021 pour publication (Étude 2) dans la revue *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*. Rudy Purkart (CRIUGM, Université de Montréal) et Jordan Mille ont contribué de façon égale à cette troisième étude et à l'écriture de ce troisième article. Un quatrième article théorique découlant des résultats des Études 2 et 3 fut publié en 2021 dans la revue *Frontiers in Systems Neuroscience*. Enfin, un cinquième article expérimental (Étude 3) découlant des questions théoriques soulevées par le quatrième article fut soumis en 2021 dans la revue *Neuropsychobiology*. Valentin Magnon (LAPSCO – CNRS UMR 6024, Université Clermont Auvergne) et Jordan Mille ont contribués de façon égale à cette troisième étude et à l'écriture de ce cinquième article.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes deux encadrants de thèse Guillaume Vallet et Marie Izaute pour leur supervision. Merci pour l'expertise que vous m'avez transmise, mais aussi pour votre disponibilité, votre passion et votre ouverture scientifique. Durant ces trois années, vous m'avez non seulement procuré de nombreux conseils précieux et avisés, mais vous avez également veillé à me laisser une grande liberté. Lors de nos échanges, vous avez toujours accueilli mes réflexions (des plus construites aux plus fantasques) avec bienveillance au sein d'un équilibre difficile à maintenir et qui se situe entre cadrage et ouverture. Je vous remercie donc pour ces longues discussions toujours plus intéressantes les unes que les autres. Je vous remercie également de m'avoir soutenu, voire encouragé, dans des projets de collaboration, qui, je le crois, sont des plus fructueux pour le travail scientifique. La qualité de votre encadrement a été telle qu'il serait difficile d'être exhaustif. Par conséquent, je terminerai en vous remerciant pour tout ce qui fait qu'il est à la fois tant enrichissant et plaisant de travailler avec vous.

Ensuite, je remercie les membres du jury de thèse, Aurélia Bugaiska, Pascale Piolino, Louis Renoult, Stéphane Rousset et Rémy Versace pour avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse. Je suis convaincu que leurs évaluations ne manqueront pas de nourrir ma réflexion et d'améliorer la qualité de mes travaux futurs. Je remercie également Aurélia Bugaiska et Rémy Versace pour la pertinence des conseils qu'ils m'ont fourni au cours de mon comité de suivi de thèse.

Ma gratitude va par ailleurs à l'Union européenne et la Région Auvergne-Rhône-Alpes pour le financement de cette thèse et plus largement pour le financement du projet Vieillissement, Maladie Chronique et stimulation Cognitive (ViMaCC). Je suis également reconnaissant envers la start'up E-AJEO-SANTE, notre collaborateur pour ce projet.

Je tiens également à remercier chaleureusement mes amis et collaborateurs Rudy Purkart et Valentin Magnon. Merci Rudy pour nos discussions de longue date, toujours plus passionnées les unes que les autres. Il est évident que ce travail de thèse aurait été tout autre sans toi. Je te remercie pour l'enthousiasme et le sérieux que tu as engagé dans nos

projets, mais aussi les conseils que tu m'as donnés. Merci également à Valentin de m'avoir accompagné dans l'étude de facteurs physiologiques que je ne n'avais pas suffisamment considérés dans le cadre de mes travaux avant nos discussions. J'espère pouvoir continuer à collaborer avec vous, mais aussi que nous fédérerons d'autres chercheurs autour de nos réflexions relatives au modèle Act-In, et plus largement à l'incarnation.

Je remercie également mes amies et collègues doctorants, ATER et post-doctorants de ces trois années passées au LAPSCO : Adrian, Anaïs, Anthony, Amhed, Birsen, Boris, Cédrine, Flavien, Guillaume, Jeremy, Johann, Léa, Loreleï, Kamilla, karolina, Klára, Mathilde, Marie, Maya, Medhi, Nolween, Ophélie, Rhea, Robin, Rose, Quentin, Victor et Romàn. Un remerciement tout particulier envers Anaïs et Medhi pour votre amitié et votre soutien, mais aussi plus largement pour ces moments de détentes et de rires. Ces années de thèse n'auraient pas été aussi guillerettes sans votre présence au quotidien. Un second remerciement particulier envers Kamilla pour avoir activement participé à l'inclusion au sein du laboratoire des nouveaux arrivants tels que moi. Merci plus largement pour ton amitié.

Mes remerciements vont aussi à tous les membres du laboratoire qui participent à son bon fonctionnement et son animation scientifique. Le présent travail de thèse n'aurait pas pu être mené à bien sans leur investissement. Merci à tous les étudiants et étudiantes de Master 1 que j'ai eu la chance de co-encadrer et qui ont fourni un investissement important et une grande qualité de travail. Je tiens également à remercier chaleureusement les participants et participantes qui ont accepté de donner de leur temps pour contribuer à faire avancer mes recherches et, je l'espère, participé à faire progresser les connaissances sur le fonctionnement mnésique et cognitif.

Enfin, mes remerciements sont naturellement tournés vers ma famille et mes proches pour leur soutien durant toutes ces années.

Première Partie : Introduction théorique

Introduction générale

La mémoire est essentielle aux organismes. Ainsi, comprendre le fonctionnement mnésique semble primordial pour expliquer le comportement de la plupart des organismes en interaction avec son milieu. Garder une trace de ses expériences passées permet de (ré)agir de façon dynamique et adaptée à un environnement variable, chez l'animal humain (e.g., Glenberg, 1997 ; Macrae et al., 2012), non-humain (e.g., Masuda, 1999 ; Saverschek et al., 2010), mais aussi chez les plantes (Baluška et al., 2018 ; Kinoshita & Seki, 2014), et probablement même chez les bactéries (Casadesús & D'Ari, 2002 ; Lambert & Kussel, 2014) ou encore les fongicides (Brown et al., 2019). S'il nous semble aisé d'appréhender le terme de mémoire dans notre langage quotidien, il est bien plus difficile d'en proposer une définition qui soit à la fois spécifique et qui puisse aussi rendre compte de toute la complexité de la mémoire. Cette difficulté ne doit pas être négligée, car tout acte de définition revêt un caractère performatif, c'est-à-dire qu'il oriente notre façon d'étudier le phénomène. La difficulté à atteindre un point d'équilibre se situant entre une définition, à la fois spécifique et large se retrouve dans les origines même du terme de mémoire. Étymologiquement, le mot *mémoire* provient du nom commun latin *memoria* qui signifie « qui se souvient ». Toutefois, une seconde origine issue de la mythologie grecque, renvoie à Mnémosyne, une déesse à la mémoire fabuleuse qui contait à Zeus les victoires des Dieux contre les Titans. Appréhender le concept de mémoire à partir de la déese Mnémosyne conjecture une définition limitée à une compétence de rappel verbal explicite de nature humaine. L'étymologie latine *memoria* quant à elle, permet d'appréhender la mémoire selon une perspective bien plus étendue et fournit alors l'opportunité de rendre compte d'autres phénomènes mnésiques non limités à un rappel verbal. Bien que ce travail portera sur le fonctionnement mnésique (et par extention cognitif) humain, il ne nous apparaît pas pertinent d'adopter une définition qui limiterait la mémoire à une compétence spécifique à notre espèce. En conséquence, nous emploierons plutôt une définition large et fonctionnelle selon laquelle la mémoire correspond à un système d'apprentissage qui garde des traces des interactions produites avec son milieu afin de modifier (adapter) ses comportements ultérieurs. En ce sens, nous souscrivons à la proposition de Guy Tiberghien selon laquelle, « *la mémoire n'est pas une simple forme de cognition, celle du passé, mais [...] elle est sans doute la forme même de la cognition* »

(Tiberghien, 1997, p. 13 ; voir aussi Versace et al., 2018, Chapitre 2 pour une proposition similaire).

Comme tout système d'apprentissage, la mémoire humaine fait face à deux objectifs qui s'opposent (Keresztes et al., 2018 ; Kumaran & McClelland, 2012). Le *premier objectif* correspond à la capacité du système à détecter des régularités dans l'environnement afin de permettre de généraliser des connaissances. La généralisation réfère au processus d'extraction de régularités au cours d'expositions répétées à des expériences similaires (Shepard, 1987 ; Nosofsky, 1992). Le *second objectif* de ce système d'apprentissage correspond à la capacité de former et d'accéder à des souvenirs d'événements spécifiques, précis et détaillés. Le terme de *souvenir spécifique* désigne ici une expérience particulière comprenant des détails riches, distincts des souvenirs qui se chevauchent (i.e., souvenirs similaires). Ainsi, la mémoire pourrait être définie à partir des activités qu'elle réalise (Versace et al., 2014) : l'*activité de catégorisation* et l'*activité de discrimination*. L'activité de catégorisation correspond à la mise en relation de situations similaires mais non-isomorphes, afin de généraliser [1] les stimulations de l'environnement. L'activité de discrimination permet, quant à elle, de distinguer les différentes expériences vécues afin d'accéder à des informations spécifiques, riches et distinctes des autres informations similaires.

De la catégorisation à la discrimination : deux poids, deux mesures

Il existe des raisons de considérer que l'activité catégorielle et l'activité de discrimination n'ont pas le même poids au sein du système mnésique humain. Le « *mode par défaut* » pourrait correspondre à l'activité de catégorisation. D'un point de vue adaptatif, la catégorisation serait par exemple à la base du langage (Barsalou, 2008). Les compétences langagières facilitent la communication et permettent ainsi d'orienter les actions des autres individus en indiquant, notamment, la présence d'un prédateur, ce qui fournit un avantage évolutif majeur (Nowak, 2000). Au delà du langage, la capacité à réaliser un comportement adapté aux objectifs d'une situation donnée dépend grandement de la façon dont notre système cognitif catégorise les stimulations de notre environnement (Cosmides & Tooby, 2013). Dans de nombreux cas, les comportements adaptés peuvent être obtenus par une catégorisation de la situation actuelle comme étant similaire à des situations antérieures. Dans un contexte ancestral de chasseur-cueilleur, la capacité à déterminer très rapidement si un stimulus perçu correspond à un animal dangereux ou inoffensif, sur la base de son poids ou de sa vitesse par exemple, apparait comme vitale. Dans cette perspective, la similarité entre la situation présente et les situations passées importe davantage que la spécificité de la situation actuelle. S'il semble fondamental de déterminer si un animal

1. Dans la suite de ce travail de thèse, nous désignerons le processus de généralisation comme une activité de catégorisation.

peut être considéré comme un prédateur afin d'adopter un comportement de combat ou de fuite, il apparaît comme secondaire d'identifier si ce prédateur menaçant est parfaitement identique à celui rencontré dans une situation antérieure. D'un point de vue phylogénétique, la survie d'un organisme nécessite donc de négliger (au moins dans une certaine mesure) les spécificités d'une situation afin de catégoriser très rapidement les objets présents dans son environnement.

Les données ontogénétiques du développement humain semblent également en faveur d'un système de catégorisation par défaut. Au début de l'ontogénie, l'acquisition rapide et cumulative des connaissances sur le monde contraste fortement avec les améliorations plus lentes dans leurs compétences mnésiques relatives aux souvenirs d'événements spécifiques détaillés et durables (Chapman, 1988 ; Piaget et al., 1977). Chez le nourrisson et le jeune enfant, l'apprentissage des connaissances générales sur le monde croît de façon rapide, tandis que ces jeunes individus présentent une amnésie dense pour les événements spécifiques. Cet accent, mis sur la généralisation au détriment de la spécificité semble persister jusqu'au milieu de l'enfance et éventuellement jusqu'à l'adolescence (pour une revue, voir Keresztes et al., 2018). De façon remarquablement symétrique, au cours du vieillissement, les premières difficultés mnésiques des adultes âgés concernent la capacité à accéder à des souvenirs spécifiques riches et détaillés (e.g., Glisky, 2007 ; Korkki et al., 2020 ; Piolino et al., 2006), tandis que les connaissances générales sur le monde semblent relativement bien préservées, voire même améliorées avec l'avancée en âge (Park et al., 1996 ; Salthouse, 2010). En d'autres termes, la capacité à généraliser et catégoriser le monde serait antérieure, et par là même plus robuste que celle à discriminer les stimulations de l'environnement.

Enfin, dans le champ des sciences cognitives, de nombreux travaux ont décrit le développement du système mnésique comme un système de catégorisation (e.g., Goldstone, 2000 ; Goldstone & Barsalou, 1998 ; Versace et al., 2009, 2014). Par exemple, selon Barsalou (1999), la similarité entre divers patterns d'activations cérébrales engendrées par des expériences différentes conduirait à l'acquisition progressive de systèmes de catégorisation nécessaire aux développements des concepts. Cette diffusion préférentielle pour les neurones codants des stimuli similaires est permise par la connectivité du système nerveux, dont les connexions entre des ensembles localisés de neurones sont plus nombreuses qu'entre les groupes de neurones (McIntosh, 1999). Ainsi, l'accumulation d'expériences par le système neurocognitif formerait une activité de catégorisation à travers le renforcement des activations d'expériences similaires.

Pris ensemble, ces travaux suggèrent que l'accumulation d'expériences au sein du système mnésique favorise une activité de catégorisation. Le développement ontogénétique tardif, notamment, mais aussi la fragilité et la vulnérabilité aux effets de l'âge de l'accès aux événements spécifiques, supportent l'hypothèse selon laquelle l'activité de discrimination

pourrait être sous-tendue par des mécanismes supplémentaires et plus complexes à réaliser pour le système mnésique que l'activité de catégorisation. Si l'activité par défaut de la mémoire consiste à généraliser les stimuli de l'environnement, alors l'accès à un événement spécifique devrait nécessiter de limiter l'activation aux traces mnésiques correspondant à cet événement (e.g., Versace et al., 2014). Autrement dit, un système qui catégorise (active ensemble) les stimulations similaires rend difficile l'activation spécifique de l'une de ces stimulations.

Pourtant, l'accès à des événements spécifiques est loin d'être sans importance dans la vie d'un individu. Son altération est en effet associée à une réduction de la qualité de vie des individus (e.g., Farias et al., 2009). De plus, les événements spécifiques sous-tendraient de nombreuses activités fondamentalement adaptatives, telle que l'anticipation des situations futures (e.g., Klein et al., 2010 ; Schacter & Addis, 2007a ; Schacter et al., 2007 ; Suddendorf & Corballis, 2007 ; Tulving, 1985). Ainsi, d'une part, la mémoire des événements spécifiques nous permet de ré-expérimenter un événement et d'imaginer des alternatives, et d'autre part, elle nous permet de pré-expérimenter les contingences des situations auxquelles nous n'avons jamais été confrontés afin d'estimer les bénéfices associés aux différents choix qui s'offrent à nous. Cette fonction de la mémoire est essentielle dans notre vie de tous les jours. Elle nous permet notamment de former des intentions. Ainsi, nous pouvons nous rappeler de nous rendre à un rendez-vous médical ou encore de rendre un dossier professionnel à une date donnée. De plus, imaginer des scénarios futurs sur la base des expériences spécifiques passées est une habileté fondamentale pour la prise de décision (Boyer, 2008) ou encore la sélection d'un comportement orienté vers un but (Bubic et al., 2010). Au-delà de son caractère adaptatif, la capacité à se souvenir d'événements spécifiques est naturellement importante pour le bien-être de l'individu, en ce sens qu'elle constitue une part importante de son identité (*self*, voir e.g., Conway, 2001 ; Lemogne et al., 2006 ; Piolino et al., 2008). Il n'est pas difficile d'imaginer comment la perte des souvenirs d'événements ayant marqué la vie d'un individu peut affecter son bien-être mental. Ainsi, les troubles de la mémoire portant sur l'accès aux événements spécifiques font logiquement l'objet de plaintes fréquentes chez des patients ayant une altération de cette compétence avec un retentissement fonctionnel loin d'être négligeable (Lim & Alexander, 2009 ; Glodzik-Sobanska et al., 2007). Il apparaît alors crucial de déterminer comment le système mnésique accède à des événements spécifiques.

L'accès aux événements spécifiques

De nombreuses descriptions portant sur la façon dont le système mnésique accède à des événements spécifiques ont été proposées. Les hypothèses envisagées dependent néanmoins de la conception (architecture) supposée de la mémoire sous-jacente. Ainsi, selon une première approche de la mémoire dite *multi-systèmes*, l'accès à des événements

spécifiques correspondrait à un processus de récupération d'informations encodées et représentées (stockées) de façon plutôt fidèle dans un système épisodique distinct et relativement indépendant d'autres systèmes mnésiques (sémantique, procédural, *etc.*) (e.g., Tulving, 1972, 1995). La conception des processus mnésiques sous-jacents à la récupération sera ensuite largement influencée par l'approche connexionniste. Selon cette approche, les représentations en mémoire (quel que soit le type) émergeraient de façon dynamique au sein d'un ou plusieurs ensembles (réseaux) de neurones (McClelland & Rumelhart, 1986). À ce titre, et dans la lignée de l'approche multi-systèmes d'une part, et des propositions du connexionnisme d'autre part, certains auteurs avanceront une perspective plus dynamique de la mémoire des événements spécifiques dans laquelle tout souvenir spécifique ne serait non pas récupéré, mais serait plutôt (re)construit de façon flexible (e.g., Schacter & Addis, 2007a, 2007b). Bien que similaire au connexionisme, en ce sens que toutes les formes de représentations émergeraient de façon transitoire et dynamique en fonction du type d'activation des traces du système (e.g., Hintzman, 1986), une troisième conception propose plus explicitement que la mémoire ne serait pas constituée de différents systèmes, mais, au contraire, qu'elle correspondrait à une simple accumulation de traces mnésiques au sein d'un système unique. Selon cette conception, l'accès à un souvenir spécifique relèverait alors non pas seulement de la discrimination entre les traces au sein d'un système dédié, mais de la discrimination de l'ensemble des traces mnésiques (Versace et al., 2009, 2014). Cette dernière conception connaît un essor certain ces dernières années dans le cadre de l'approche incarnée et située de la cognition qui met en avant l'importance des interactions (principalement de nature sensorimotrices) entre un organisme et son environnement dans les processus cognitifs (Glenberg et al., 2013 ; Wilson, 2002).

Bien qu'il existe de vifs débats scientifiques sur l'architecture de la mémoire, il semble y avoir un relatif consensus sur les principaux facteurs qui facilitent l'accès aux événements spécifiques. L'un des facteurs les plus documentés est sans aucun doute la *distinctivité* (e.g., Hunt, 2006, 2013). La distinctivité réfère à tout phénomène ou événement dit « mémorable » du fait de son caractère unique, non-usuel, incongru, bizarre, saillant ou à forte valence émotionnelle. Déterminer les mécanismes précis à l'origine des effets de distinctivité reste encore aujourd'hui un enjeu de la recherche sur la mémoire. Dans l'ensemble, deux grandes conceptions ont été proposées. La première repose sur un double processus (Hunt, 2006, 2013) selon lequel une information est distincte, seulement lorsqu'elle présente des spécificités (i.e.., traitement spécifique) en relation avec des élements communs (traitement relationnel) par rapport aux autres informations en mémoire. La seconde grande approche de la distinctivité correspond à la mesure dans laquelle la situation présente concorde avec une information spécifique en excluant les autres informations (e.g., Nairne, 2006 ; Brown et al., 2007). Il en ressort de façon générale que la distinctivité favoriserait l'activité de discrimination en permettant au système mnésique de réduire l'activation (et donc la confusion) entre les traces d'événements similaires (Surprenant & Neath, 2009a).

Si la cognition est incarnée, on peut se demander si la distinctivité opère sur des composants sensorimoteurs. De plus, si la distinctivité favorise l'activation de discrimination des traces mnésiques, il reste alors à déterminer dans quelle mesure la mémoire réalise des traitements distincts des fonctions sensorimotrices depuis lesquelles le système interagit avec son environnement. L'approche incarnée et située de la cognition propose que les différentes fonctions cognitives soient hautement intégrées et distribuées dans le cerveau, le corps et l'environnement (e.g., Barsalou, 2008). À ce titre, la mémoire serait constituée de traces de nature principalement sensorimotrice et partagerait au moins en partie certaines unités de traitements avec les systèmes perceptifs (et moteurs). Ce postulat conduit à considérer que des changements dans les processus perceptifs devraient directement se traduire par des changements dans les processus mnésiques (et inversement).

En raison des changements perceptifs et mnésiques concomitants, le vieillissement apparait alors comme un cadre particulièrement adéquat pour étudier les relations entre le fonctionnement perceptif et mnésique (Vallet, 2015). L'approche incarnée de la cognition prédit qu'une réduction de l'efficience du fonctionnement perceptif devrait se traduire par l'émergence de représentations bruitées, moins détaillées et donc moins spécifiques. Or, si la distinctivité des traces mnésiques nécessite pour le système d'activer des composants sensoriels détaillés, cette réduction devrait également se traduire par une augmentation de la confusion (catégorisation) des traces similaires (Surprenant et al., 2006 ; Ekstrom & Yonelinas, 2020). Autrement dit, le déclin perceptif devrait réduire les processus qui sous-tendent l'activité de discrimination en raison d'une moindre distinctivité. Par conséquent, le vieillissement devrait également permettre d'étudier les mécanismes qui sous-tendent la discrimination des traces sensorimotrices. Cette population peut alors être appréhendée comme un modèle expérimental tout désigné pour étudier certaines des hypothèses fortes concernant les mécanismes qui sous-tendent la discrimination des traces à travers les relations entre mémoire et perception, afin de contraindre les modèles théoriques de la mémoire (Vallet, 2015). Au-delà de ces enjeux théoriques, l'étude du vieillissement mnésique présente un intéret *per se*, en ce sens qu'il représente un enjeu sociétal majeur. En effet, nos sociétés modernes sont associées à une augmentation de l'espérance de vie qui se traduit par un besoin d'accompagner les changements et la perte d'autonomie qui peut être associée à l'avancée en âge (Abubakar et al., 2015), dont les conséquences financières et sanitaires sont croissantes (Freund & Smeeding, 2010). Sur le plan non-somatique, les adultes âgés expriment principalement des plaintes à un niveau mnésique (Glodzik-Sobanska et al., 2007), et ces plaintes représentent un phénomène marqué qui a largement été objectivé à travers des tests neuropsychologiques et des tâches expérimentales (voir e.g., Drag & Bieliauskas, 2009 ; Salthouse, 2010). À ce titre, il est crucial de mieux comprendre les mécanismes qui sous-tendent le vieillissement mnésique afin de pouvoir proposer des interventions efficaces permettant de réduire les effets de l'âge sur la mémoire afin de maintenir l'autonomie des adultes âgés (Narme, 2016).

Objectifs généraux et organisation de la thèse

Ce travail de recherche se propose d'étudier les mécanismes de la discrimination des traces mnésiques à l'origine de l'émergence des souvenirs spécifiques. S'inscrivant dans une approche fonctionnaliste de la mémoire, et par extension de la cognition (voir **Chapitre 1**), notre démarche se veut intégrative à plusieurs niveaux. Tout d'abord, à un niveau mnésique en s'inscrivant dans un cadre *système unique* de la mémoire. Ensuite, à un niveau fonctionnel en considérant l'interdépendance entre le fonctionnement perceptif et mnésique. Plus précisément, nous proposons d'intégrer la recherche comportementale portant sur les effets de distinctivité/similairité en mémoire avec la recherche neurophysiologique relative au mécanisme de séparation des patterns (*pattern separation*) qui permet de dissocier des traces mnésiques similaires. Pour cela, ce travail de thèse s'appuiera principalement sur le modèle mnésique à traces multiples incarné et situé, Activation-Intégration (Act-In, Versace et al., 2009, 2014) qui décrit la mémoire comme un système unique dans lequel la perception et la mémoire sont définies comme fonctionnellement équivalentes. Ces interactions seront décrites à l'aide du modèle Représentationnel Hiérarchique (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010) qui fournit une description des mécanismes neurophysiologiques à l'origine de l'activité de discrimination sur des tâches à la fois mnésiques et perceptives à partir des processus de conjonction qui pourrait sous-tendre la séparation des patterns (Kent et al., 2016).

Cette proposition théorique pourrait fournir des pistes novatrices pour rendre compte des changements mnésiques (et plus globalement cognitifs) dans le vieillissement. Dans cette perspective, le vieillissement ne relèverait pas d'une atteinte d'un système donné, mais se caractériserait globalement par l'affaiblissement de mécanismes permettant l'activité de discrimination. Au-delà des enjeux théoriques portants sur le fonctionnement mnésique normal, ainsi que de ces effets sur l'âge, cela pourrait ouvrir la voie à de nouvelles pistes d'interventions. Dans ce cadre, les interventions cognitives ne seraient pas pensées comme le recours à des systèmes palliatifs préservés, ou la mise en place de stratégies prenant appui sur de la psycho-éducation, mais elles pourraient cibler la stimulation des mécanismes qui sous-tendent l'activité de discrimination ; mécanismes supposés à l'origine du vieillissement mnésique.

La **Partie I** de ce travail exposera les aspects théoriques permettant la formulation des objectifs et hypothèses de recherche. Le **Chapitre 1** de ce travail présentera les différentes conceptions de l'accès aux événements spécifiques, le **Chapitre 2** sera consacré à la présentation des mécanismes de la distinctivité, le **Chapitre 3** mettra en évidence que les codes mnésiques sur lesquels la distinctivité se produit portent en partie sur le composant sensoriel. Il s'agira plus largement de présenter l'intérêt d'aborder la mémoire dans un cadre incarné et situé de la cognition à travers la notion d'équivalence fonction-

nelle entre mémoire et perception. Dans le **Chapitre 4**, nous explorerons le phénomène du vieillissement mnésique comme modèle théorique de la réduction de la spécificité des traces à travers les changements perceptifs.

La **Partie II** portera sur l'évaluation des mécanismes qui sous-tendent l'activité de discrimination mnésique. Le **Chapitre 5** sera consacré à tester l'hypothèse selon laquelle la richesse (multi)sensorielle des traces favorise l'activité de discrimination en réduisant le chevauchement entre les traces similaires. Le **Chapitre 6** sera consacré à tester l'hypothèse selon laquelle les activités de catégorisation et de discrimination sont respectivement facilitées par la similarité et la distinctivité des stimulations visuelles, et relèvent de deux activités mutuellement répulsives.

La **Partie III** visera à déterminer si le vieillissement mnésique (et par extension, cognitif) peut être appréhendé comme un biais vers l'activité de catégorisation au détriment de l'activité de discrimination. Le **Chapitre 7** évaluera l'hypothèse selon laquelle les changements des processus neurophysiologiques perceptifs dans le vieillissement biaisent le système vers la catégorisation, ce qui en retour, réduit la spécificité des souvenirs des adultes âgés et induit une confusion entre les traces similaires. Il s'agira par ailleurs de mettre en évidence l'importance d'appréhender les changements neurophysiologiques au sein d'une conception intégrée du fonctionnement cognitif. Le **Chapitre 8** sera consacré à tester l'hypothèse selon laquelle les changements mnésiques des adultes âgés sont principalement marqués par une réduction de la spécificité au sein d'un système corporel (neuro)physiologique intégré.

Enfin, la **Partie IV** de ce travail portera sur la discussion des différents résultats, ainsi que des perspectives théoriques et pratiques de cette thèse. Nous examinerons plus précisément les enjeux épistémologiques relatifs à l'approche incarnée et située de la cognition d'une part, et l'intérêt de cette approche pour le développement des programmes de stimulation cognitive, d'autre part. Par ailleurs, nous discuterons de la façon dont les résultats de ce travail pourraient fournir des pistes de réflexions pour le développement du modèle Act-In.

Chapitre 1

L'accès aux souvenirs spécifiques

La capacité à mémoriser et accéder à des souvenirs spécifiques associés à un contexte spatio-temporel est essentielle dans la vie d'un individu. Cette compétence participe notamment à construire l'histoire personnelle d'un individu et consitue donc une part importante de l'identité (e.g., Conway, 2001 ; Piolino et al., 2008). Ainsi, nous pouvons revivre un événement personnellement vécu ; ce que Tulving qualifie de « *voyage mental dans le temps* » (Tulving, 1983). L'accès aux souvenirs spécifiques correspondrait alors à l'une des facultés les plus évoluées au niveau ontogénétique et phylogénétique (Tulving, 1995). À ce titre, les mécanismes qui sous-tendent l'accès à ce type de souvenirs seraient particulièrement complexes à réaliser pour le système mnésique (Picard et al., 2009 ; Versace et al., 2009). Toutefois, et comme nous le développerons au cours de ce chapitre, définir les mécanismes qui sous-tendent l'accès aux souvenirs spécifiques nécessite de décrire les différentes conceptions de la mémoire, en ce sens que les mécanismes à l'origine de ce type de souvenir sont dépendants de la conception sous-jacente de la mémoire.

1.1 Des souvenirs spécifiques récupérés

Dans le langage quotidien, nous désignons l'acte de se remémorer, comme un acte de récupération. Telle une bibliothèque, la mémoire nous permettrait de ranger (stocker) des informations qui pourraient ensuite être récupérées au sein de ce stock. Cette vision commune est en réalité très proche de la conception scientifique classique de la mémoire. En effet, les processus mnésiques sont généralement classés en trois types : l'*encodage*, le *stockage* et la *récupération* (Melton, 1963 ; Squire, 2009). L'encodage consiste à « déposer » l'information à apprendre dans l'espace mnésique, le stockage représente l'espace qui contient l'ensemble des souvenirs, tandis que la récupération correspond à l'évocation du souvenir à partir de l'accès au sein de cet espace. Le stockage suppose alors l'existence de représentations plus ou moins stables ; notion centrale de l'approche computationelle

et structurale développée par Fodor (1986). Prenant appui sur la théorie du traitement de l'information (Shannon & Weaver, 1949), l'approche computationelle propose de décrire le fonctionnement cognitif comme une série de traitements (i.e., calculs) au sein de modules distincts, spécialisés et encapsulés. Le système cognitif serait composé de modules périphériques (sensorimoteurs) permettant d'interagir avec l'environnement extérieur, et de modules centraux dédiés à représenter ce monde extérieur. L'une des particularités des modules centraux serait de transformer (i.e., traduire) les signaux du monde extérieur en un code amodal (i.e., priver de ses composants sensorimoteurs d'origines) afin de réaliser un traitement davantage propositionnel (Pylyshyn, 1984). Bien que la question du format des représentations (*amodal ou ancré dans les modalités sensorimotrices d'origines*) soit centrale dans les débats portants sur l'approche (et l'architecture) adéquate à adopter pour étudier la mémoire, elle ne sera approfondie que dans le **Chapitre 3**, lorsque nous décrirons les interactions qui se produisent entre les fonctions perceptives et mnésiques.

L'approche computationelle propose que les systèmes périphériques se divisent en plusieurs modules qui sont spécialisés dans le traitement d'un type d'information donnée. Chaque module traite les informations selon un code spécifique à son domaine de spécialisation. Un module est d'une part régi par des règles qui lui son propre, et d'autre part, il possède une architecture neuronale (une structure) spécifique. Ainsi, cette approche a largement conduit la recherche en (neuro)science cognitive à étudier le fonctionnement cognitif à partir d'une perspective structurale selon laquelle la cognition se compose de diverses fonctions qui peuvent être étudiées et donc comprises de façon distincte (Fodor, 1986). Le structuralisme avance que la définition des structures est considérée comme un pré-requis à la compréhension des fonctions et processus sous-jacents (Versace et al., 2002 ; Surprenant & Neath, 2009a). Par exemple, l'attention serait une fonction distincte de la mémoire, et ces fonctions seraient elles-mêmes subdivisées en modules et sous-modules plus spécialisés qui traitent des représentations de différentes natures. Cette approche a considérablement orienté la recherche sur la mémoire en donnant naissance à une perspective multi-systèmes (e.g., Tulving, 1995 ; Squire, 2004). Ainsi, la mémoire est conçue comme structurée de plusieurs systèmes distincts plus ou moins indépendants, chacun régit par différentes lois, principes et prenant en charge des représentations différentes (e.g., Foster & Jelicic, 1999 ; Schacter et al., 2000 ; Wang & Morris, 2010). Selon cette perspective, identifier comment le système mnésique accède à des souvenirs spécifiques nécessite donc de comprendre le système responsable du stockage de ces informations, afin de déterminer les différences inhérentes de ce système par rapport aux autres. Il est donc nécessaire de décrire davantage la perspective multi-systèmes de la mémoire.

1.1.1 La perspective multi-systèmes

La variété de défis rencontrés par l'être humain au cours de l'évolution aurait conduit à l'apparition de multiples systèmes de mémoire (Sherry & Schacter, 1987). Cette perspective

multi-systèmes de la mémoire est principalement soutenue par deux types d'arguments : les *dissociations fonctionnelles* mise en évidence par les études expérimentales, et les études de cas mettant en évidence des *dissociations neuropsychologiques* chez des patients ayant des lésions cérébrales. La dissociation fonctionnelle consiste à évaluer l'effet d'une variable expérimentale sur des tâches distinctes, censées faire appel à deux systèmes mnésiques distincts. Une dissociation apparaît lorsque la manipulation expérimentale produit un effet sur l'une des tâches, mais sur pas l'autre. La dissociation neuropsychologique empreinte la même logique, à ceci près qu'au lieu de manipuler une variable expérimentale, il s'agit d'étudier les performances d'un patient à différentes tâches, censées faire appel à des système distincts, en fonction de la localisation d'une lésion cérébrale. L'argument le plus fort avancé pour justifier la pluralité des systèmes mnésiques consiste alors à mettre en évidence une *double dissociation* (Dunn & Kirsner, 2003 ; Schacter & Tulving, 1994). La logique de la double dissociation propose que si une lésion A est associée à une baisse des performances à une tâche A, mais n'impacte pas les performances à une tâche B, et qu'à l'inverse une lésion B est associée à une baisse des performances à une tâche B, mais n'impacte pas les performances à une tâche A, alors cela refléterait l'existence de deux systèmes distincts. Le raisonnement étant que l'effet spécifique de la lésion sur les traitements nécessaires à la réalisation de l'une des deux tâches met en évidence que ces tâches ne mobilisent pas les mêmes ressources cognitives. Ainsi, il doit exister deux structures fonctionnellement distinctes.

Une première distinction majeure rapportée dans la littérature porte sur la distinction entre mémoire à *court-terme* (mémoire permettant le maintient d'un nombre limité durant quelques secondes) et *long-terme*[1] (mémoire permettant le stockage d'informations pendant une durée non-limitée) (e.g., Baddeley & Hitch, 1974 ; Baddeley, 2000). De nombreuses données supportent l'hypothèse selon laquelle les processus mnésiques à court et long-terme sont sous-tendus par des mécanismes spécifiques, dont des arguments issus de la dissociation expérimentale et la double dissociation neuropsychologique. Historiquement, cette distinction a été expérimentalement mise en évidence, dès la fin du XIXe siècle par Ebbinghaus (1885). Ses données ont montré que le rappel des items d'une liste à apprendre était meilleur pour les premiers (*effet de primauté*) et derniers (*effet de récence*) items de la liste. Ces effets auront par la suite été répliqués de nombreuses fois (Greene, 1992) et sont classiquement interprétés comme l'intervention de différents systèmes mnésiques (voir Surprenant & Neath, 2009b). L'avantage mnésique pour les derniers items de la liste traduirait un maintien de l'information en mémoire à court-terme, tandis que l'avantage pour les premiers items de la liste résulterait d'un stockage en mémoire à long-terme. Sur le plan neuropsychologique, cette distinction est par exemple soutenu par les célébres

1. Selon le modèle proposé par Atkinson & Shiffrin (1968), le registre *à court-terme* serait lui-même séparé de la *mémoire sensorielle*. La mémoire sensorielle capterait l'ensemble des stimulations de l'environnement. Ensuite, une sélection des informations serait réalisée et transférée dans le registre à court-terme.

patients H.M. et K.F. Suite à une opération chirugicale réalisée pour traiter son épilepsie et consistant en une résection du lobe temporal médian (dont l'amygdale, l'uncus, le gyrus hippocampique, et les deux tiers de l'hippocampe), le patient H.M. présentait un déficit dans la mémorisation à long-terme d'information nouvelles (amnésie antérograde), mais pouvait correctement restituer des informations temporairement maintenues en mémoire à court-terme (Corkin, 2002 ; Scoville & Milner, 1957). À l'inverse le patient K.F. ayant des atteintes de la régions pariéto-occipital gauche du cerveau (Warrington & Shallice, 1969) présentait une atteinte dans la capacitée à restituer des informations temporairement maintenues, mais il avait des capacités d'apprentissage en mémoire à long-terme préservées (Shallice & Warrington, 1970).

Après la première moitié du XXe siècle, d'autres distinctions seront proposées, à la fois au sein du registre à court-terme (e.g., Baddeley & Hitch, 1974 ; Baddeley, 2000) que celui du registre à long-terme (e.g., Tulving, 1972, 1995 ; Squire, 1992). Nous décrirons plus particulièrement le modèle *Serial, Parallel, Independant* (SPI, Tulving, 1995), car il regroupe la plupart des caractéristiques des modèles multi-systèmes. De plus, il décrit la distinction très populaire entre la *mémoire épisodique* et la *mémoire sémantique* (Tulving, 1972) qui permet de détailler la nature des représentations de chacun de ces systèmes. Cette nature des représentations permet d'aborder les spécificités des mécanismes qui sous-tendent l'accès aux représentations spécifiques dans l'approche multi-systèmes de la mémoire. La mémoire sémantique désigne nos connaissances générales sur le monde et langagières. La mémoire épisodique, quant à elle, renvoie à nos souvenirs personnels qui sont inscrits dans un contexte spatio-temporel spécifique et associés à un sentiment de reviviscence. Ces représentations épisodiques sont considérées comme étant plus ou moins des enregistrements ou transcriptions fidèles des expériences vécues par l'individu (Tulving, 1972). Après cette première distinction entre mémoire épisodique et mémoire sémantique proposée en 1972, Tulving développera le modèle SPI comprenant cinq systèmes hiérarchiques afin de proposer une architecture complète de la mémoire (Tulving, 1995). Ce modèle propose qu'en plus de la mémoire épisodique et sémantique, la mémoire soit constituée de *la mémoire procédurale*, du *système de représentations perceptives* et de la *mémoire de travail*. Selon Tulving, ces cinq systèmes seraient hiérarchisés pour des raisons phylogénétiques et ontogénétiques. Ainsi, du plus ancien au plus récent, se succèdent le système de mémoire procédurale, le système de représentations perceptives, le système de mémoire sémantique et le système épisodique. Le système d'acquisition, le type de représentations, mais aussi le niveau de conscience associée à chaque système sont définis comme étant propres à chaque système.

La mémoire procédurale prend en charge les habiletés motrices et cognitives automatisées acquises par les expériences d'actions. Ce système est associé à une conscience *anoetic*, qui permet l'expression de l'action sans conscience subjective. Il est important de noter que ce système est qualifié de *système d'action*, en ce sens qu'il est le seul à ne pas

conserver et traiter des représentations du monde. Le système de représentations perceptives est défini comme conservant les propriétés perceptives afférentes des objets physiques du monde afin de les rendre manipulables par les autres systèmes de mémoire sémantique, de travail et épisodique. L'acquisition des connaissances du système sémantique est réalisée à partir d'une restructuration interne de l'information, permettant le stockage de représentations abstraites (i.e., *amodales*) et associé à une conscience *noetic* qui se manifeste par la simple conscience des connaissances sur la base d'un sentiment de familiarité. C'est-à-dire, la simple conscience de connaissances sans relation à un événement spatio-temporel donné. Le système de mémoire de travail permet le maintien temporaire et la manipulation de l'information. Les représentations du système épisodique relient les événements associés à l'identité personnelle de l'individu dans l'espace et le temps, et sont ainsi associées au plus haut niveau de conscience possible permettant un sentiment de conscience de sa propre identité dans un continuum d'espace-temps (conscience dite *autonoetic*).

Concernant les processus d'encodage, de stockage et de récupération, le modèle SPI propose que l'information soit encodée de façon *sérielle* au sein des cinq systèmes, du système de mémoire procédural vers le système épisodique. Les représentations épisodiques sont encodées dans chaque système à chaque étape si l'information est de cette nature, mais l'encodage dans un système est subordonné au succès de l'encodage des systèmes qui le précèdent. Un souvenir épisodique doit donc notamment d'abord être encodé au niveau perceptif et sémantique, avant que le système épisodique ne traite le contexte de cet événement. L'information est donc associée à un changement d'état en fonction du système dans lequel elle est encodée. Le stockage de l'information est quant à lui défini comme *parallèle* au sein des différents systèmes. Plus précisément, chaque système stocke des propriétés spécifiques de l'information dans un format propre. Enfin, la récupération de l'information est définie comme *indépendante* au sein de chaque système. Par la suite, Tulving abandonnera le système de mémoire procédurale et le système de mémoire de travail, et mettra ainsi l'emphase sur les relations entre mémoire perceptive, mémoire sémantique et mémoire épisodique (e.g., Tulving, 2001).

Ainsi, selon la perspective multi-systèmes de la mémoire, l'accès aux événements spécifiques serait sous-tendu par des processus d'encodage, de stockage et de récupération d'informations représentants les caractéristiques spatio-temporelles de l'événement au sein d'un système épisodique ; système distinct des autres sous-systèmes. Puisque le stockage est supposé relativement fiable une fois l'encodage effectué, l'évaluation de la mémoire a alors naturellement été envisagée sous l'angle de la quantité d'informations restituées.

1.1.2 L'évaluation quantitative de la mémoire

La perspective selon laquelle la mémoire est un lieu de stockage de représentations à conduit la recherche à aborder l'évaluation mnésique selon une perspective quantitative

(*The Quantity-Oriented Storehouse Conception*, voir Koriat et al., 2000). Si les représentations sont stockées, alors les performances mnésiques peuvent être évaluées en termes de quantité d'informations récupérées. La mémoire est considérée comme moins efficiente lorsqu'elle récupère une moindre quantité d'informations apprises. Bien que cette récupération puisse être évaluée à travers différents paradigmes, tels que le rappel libre, indicé ou encore la reconnaissance, l'absence de récupération est généralement considérée comme le reflet d'un oubli, par exemple en lien avec une dégradation temporelle de la trace (*decay*, e.g., Barrouillet et al., 2011), ou d'une inaccessibilité temporaire de récupération (Tulving & Pearlstone, 1966). Cette inaccessibilité serait alors la conséquence d'une limite quantitative que le système peut récupérer en comparaison de la quantité qu'il peut stocker.

Sur le plan expérimental, de nombreuses études ont évalué la mémoire épisodique a partir d'une conception quantitative en utilisant des tâches d'apprentissage d'une liste d'items (e.g., McDaniel & Einstein, 1986 ; Siefke et al., 2019). L'évaluation dans ce type de tâche se décompose généralement en plusieurs phases. Dans une première phase dite d'*apprentissage*, le participant est exposé à une liste d'items. Cette phase peut être réalisée avec une consigne d'apprentissage explicite (le participant est informé qu'il devra rappeler les items) ou à partir d'un apprentissage incident (le participant n'est pas informé qu'il devra rappeler les items). Lors d'une deuxième phase dite *distractrice*, le participant est invité à réaliser une autre tâche sans rapport afin de s'assurer que le rappel ne relève pas d'un maintien de l'information dans le registre à court-terme. Enfin, durant une troisième phase de *test*, le participant a pour consigne de rappeler (ou reconnaître parmi des intrus), les stimuli auxquels il avait été exposé durant la phase d'*apprentissage*, ou certaines de leurs caractéristiques. La performance mnésique correspond alors à la proportion d'items rappelés ou reconnus en comparaison du nombre total d'items présentés. Ainsi, des nombreuses études ont porté sur les facteurs permettant d'influencer la quantité d'informations restituées, et notamment ceux agissant lors de la récupération.

1.1.3 Le processus de récupération

Le processus de récupération en mémoire dépendrait à la fois de l'efficience avec laquelle l'information a été encodée et donc stockée (Tulving, 1972, 1995), et du degré d'activation de la représentation au sein du système dans lequel elle est stockée. À ce titre, l'attention portée, ou le type de traitement effectué, sur les stimuli lors de l'encodage, influence la façon dont ils seront récupérés (Craik & Lockart, 1972 ; Craik et al., 1983). Puisque la représentation épisodique conserve le contexte spatio-temporel du moment de l'encodage, elle peut bénéficier des indices de ce contexte lors du processus de récupération (Tulving, 1983). Les indices contextuels favorisent la récupération des traces mnésiques s'y rapportant en entrant en résonance avec elles à travers un processus d'*ecphorie synergétique* (Tulving, 1982). Le succès de la récupération est alors fonction de la relation de correspondance entre les informations de l'encodage et celles de la récupération (voir le *principe de*

Spécificité de l'Encodage, Tulving & Thomson, 1973 ; le *principe de Transfert Approprié du Traitement*, Morris et al., 1977). Le rappel d'une liste d'items est alors meilleur lorsque le contexte environnemental de récupération est similaire à celui de l'encodage que lorsque ce contexte est dissimilaire (Godden & Baddeley, 1975 ; Smith et al., 1978). L'importance de la récupération des indices ne se limiterait toutefois pas à ceux des stimulations de l'environnement ; les indices autogénérés par les participants améliorent également les performances de rappel (Hunt & Smith, 1996 ; Slamecka & Graf, 1978). L'influence de l'accès au contexte d'encodage pour le processus de récupération est également confirmée par les observations selon lesquelles la récupération d'informations est meilleure en condition de rappel indicé en comparaison d'une condition de rappel libre (Craik et al., 1983 ; Craik, 1986, 1990 ; Tulving & Pearlstone, 1966). En raison de l'importance des indices dans le processus de récupération d'un épisode et du caractère conscient de l'information épisodique (i..e., conscience autonoétique), certains auteurs ont cherché à déterminer les mécanismes favorisant l'accès à ces indices. Aussi, il a été proposé que cet accès soit déterminé par des processus de contrôles stratégiques (Moscovitch, 1992 ; Reder, 1988).

1.1.4 Les processus de contrôles

Selon Koriat et al. (2000), l'individu pourrait mettre en place des stratégies lors de la récupération d'une information en mémoire, en particulier lorsque cette récupération nécessite un effort. L'individu réaliserait une évaluation générale de la disponibilité de l'information en mémoire d'une part, et de l'effort pour y accéder d'autre part. Lorsque ce sentiment de familiarité évoqué par l'information est élevé, l'individu chercherait ensuite à circonscrire le contexte de recherche afin de récupérer des éléments du souvenir. À chaque étape de récupération partielle, une nouvelle recherche serait effectuée afin de compléter le rappel. Ce contrôle de la présence de l'information en mémoire (« *memory-monitoring* », Hart, 1965) ou *monitoring* (Koriat, 1993) serait sous-tendu par un module (un système) en charge de vérifier que la cible est présente en mémoire avant de tenter sa récupération.

L'idée d'une recherche stratégique par l'individu renvoie à un administrateur central (Baddeley, 1996) ou un centre exécutif (Norman & Shallice, 1986) qui répartirait des ressources afin d'orienter le processus de récupération. Toutefois, la théorisation d'un administrateur central ne s'explique pas seulement par son intérêt pour la recherche stratégique, mais aussi par le caractère multi-systèmique de la mémoire. En effet, de multiple systèmes indépendants les uns des autres nécessite l'intervention d'un centre de contrôle permettant de coordonner et de répartir les ressources entre les différents systèmes (Versace et al., 2002). Dans cette perspective, les activités de la vie quotidienne peuvent être réalisées de façon automatique à partir de la récupération de routines qui nécessitent peu de ressources attentionnelles, mais lorsque ces routines d'actions automatiques sont insuffisantes pour répondre de manière adaptée à la situation, alors des processus de contrôle plus coûteux seraient sollicités. Plus qu'un processus général et unique, les mécanismes de contrôles se-

raient en réalité composés de plusieurs systèmes. Par exemple, selon le modèle de Miyake et al. (2000), ces fonctions dites « *exécutives* » se composent de l'aptitude à alterner l'engagement de l'attention vers plusieurs stimuli successivement (*flexibilité*), la capacité d'ignorer des informations (*inhibition*) ou encore la gestion des objectifs *via* un contrôle des représentations en mémoire de travail (*mise à jour*). Ces différentes composantes sous-tendraient le contrôle lors de la récupération, et le coût de recrutement serait d'autant plus élevé que les indices fournis par la situation sont peu nombreux. Ainsi, l'approche structurelle de la cognition a non seulement influencé le développement des modèles multi-systèmes de la mémoire, mais également celui des fonctions exécutives. Les modules mnésiques sont conçus comme étant sous le contrôle d'autres sous-modules exécuctifs qui seraient largement impliqués dans les performances de rappel de l'information (e.g., Baddeley, 1996 ; Eustache & Desgranges, 2008). Le développement des modèles de mémoire (mais aussi d'autres fonctions cognitives) s'est ainsi accompagné d'une multiplication des systèmes. Toutefois, la tendance qui consiste à expliquer les observations de façon *a posteriori* à travers l'ajout d'un système s'est vue faire l'objet de plusieurs critiques, car toutes les différences, quel que soit leur sens, peuvent en principe être considérées comme une preuve de l'existence d'un module distinct. Autrement dit, les critères d'acception ou de rejet d'un nouveau système sont flous, ce qui a conduit à une absence de consensus sur le nombre de modules qui sous-tendent les fonctions cognitives (voir e.g., Surprenant & Neath, 2009a).

1.1.5 Limites de l'approche multi-systèmes

1.1.5.1 Vers une approche fonctionnaliste

L'approche multi-systèmes de la mémoire, et par extension, l'approche structurelle de la cognition, ont largement participé à améliorer notre compréhension de cette fonction, par exemple, au travers de la mise en évidence de sous-compétences mnésiques (e.g., Tulving, 1972, 1995) ou encore en fournissant une description des états de conscience associés à ces compétences (e.g., Tulving, 1985, 1995). Néanmoins, plusieurs limites ont pu être soulevées (e.g., Cowan, 1988, 1993 ; Versace et al., 2002 ; Wilson, 2001 ; Surprenant & Neath, 2009a, 2009b). L'indépendance entre les sous-systèmes mnésiques est principalement soutenue par la double dissociation, méthode pourtant très contestée sur cette capacité interprétative (voir, Chater, 2003 ; Dunn, 2003 ; Dunn & Kirsner, 2003 ; Ryan & Cohen, 2003). En effet, il n'est par exemple pas possible d'exclure qu'une dissociation s'explique par une différence de processus requis par les tâches plutôt que par des systèmes séparés (e.g., Brown & Lamberts, 2003 ; Hintzman, 1990 ; Nosofsky & Zaki, 1998). Au-delà du choix des tâches, mettre en évidence une indépendance entre des systèmes nécessiterait de prouver qu'une lésion impacte une tâche relevant d'un système A, sans impacter d'aucune façon un système B. Or, prouver une absence d'effet nécessiterait (notamment) une mesure à la précision infinie (e.g., Chalmers, 1976). À ce titre, certains auteurs ont proposé qu'il serait plus adéquat de rendre compte de la mémoire à partir d'une approche fonctionnelle plutôt que

structurelle (e.g., Hintzman, 1986 ; Versace et al., 2002, 2009, 2014 ; Surprenant & Neath, 2009a, 2009b).

Selon le fonctionnalisme, la compréhension de la mémoire doit non seulement se baser sur la recherche des spécificités entre les mécanismes impliqués dans une tâche donnée, mais doit également porter sur les similarités et principes généraux entre les tâches mnésiques (Versace et al., 2002 ; Surprenant & Neath, 2009a). Ainsi, cette approche propose d'étudier la mémoire à partir des mécanismes mis en jeu dans une tâche (e.g., profondeur de traitement, voir Craik & Lockart, 1972) plutôt qu'à partir du système de mémoire. Les dissociations sont alors supposées refléter des différences de mécanismes (e.g., Hintzman, 1990). Ensuite, la nécessité d'une instance de contrôle pour répartir les ressources parmi les différents systèmes a été critiquée pour son caractère épistémologiquement coûteux (e.g., Safron, 2021 ; Versace et al., 2002 ; mais voir aussi Baddeley, 2012). Il semble également difficile de mettre en évidence l'implication d'un contrôle de l'individu sur son propre fonctionnement qui ne relève pas d'influences externes ou de mécanismes renforcés au cours des expériences vécues. Enfin, l'approche selon laquelle la mémoire stocke des représentations qui sont ensuite récupérées prédit principalement que la mémoire peut échouer à retrouver une information, mais celle-ci est supposée demeurer fidèle à l'événement encodé. Par conséquent, elle semble moins adéquate pour rendre compte des distorsions mnésiques (Schacter, 2001).

1.1.5.2 Le cas des distorsions mnésiques

Depuis la fin du XXe siècle, la recherche sur la mémoire a non seulement rapporté que les individus pouvaient oublier une information apprise, mais aussi et surtout qu'ils pouvaient déformer le souvenir d'un événement, et même avoir le sentiment de se rappeler d'un épisode qui ne s'était pas produit (e.g., Belli & Loftus, 1996 ; Braun et al., 2002). Ainsi, la mémoire est de plus en plus décrite selon un processus de (re)construction plutôt que comme un processus de récupération (e.g., Schacter & Addis, 2007a, 2007b ; Surprenant & Neath, 2009a ; Versace et al., 2009, 2002, 2014).

L'hypothèse selon laquelle la mémoire récupère des informations distordues plutôt que fidèles est généralement attribuée à Bartlett (1932), mais ce sont les travaux plus récents de l'équipe d'Elisabeth Loftus qui ont véritablement popularisé et contribué à considérer les distorsions mnésiques comme centrales pour la compréhension du fonctionnement de la mémoire. Dans une expérience célèbre, ils ont par exemple rapporté que des participants mentionnaient avoir rencontré Bugs Bunny dans un Disney land après avoir été exposés à de fausses publicités pour Disney mettant en scène Bugs Bunny (Braun et al., 2002). Le problème étant que ce personnage appartient à la firme concurrente Warner Bross, il est donc peu probable qu'ils aient rencontré ce personnage dans ce lieu. Les distorsions mnésiques ont par la suite été étudiées à partir de paradigmes variés (pour une revue, voir

Langevin et al., 2009). Ainsi, d'autres résultats ont par exemple mis en évidence, à partir de tâche de reconnaissance, que des participants peuvent reconnaître à tort des items sur la base de la convergence thématique d'une liste de mots, ou encore lorsque l'item nouveau est perceptivement similaire à un item étudié (Brainerd & Reyna, 2005 ; Deese, 1959 ; Leal & Yassa, 2018 ; Roediger & McDermott, 1995 ; Schacter, 2001).

De nombreuses hypothèses non-mutuellement exclusives ont été proposées pour rendre compte de ces observations. Selon la théorie de la trace floue (Reyna & Brainerd, 1995), les distorsions mnésiques s'expliqueraient par un encodage et/ou un rappel dirigé par le sens général des items (*Gist information*) au détriment de leurs aspects détaillés (*Verbatim information*). Alors que la production de vrais souvenirs serait sous-tendue par la récupération conjointe des deux types de traces, les distorsions mnésiques seraient le reflet d'une récupération principalement sous-tendue des traces codant la signification générale des items. Plus un item s'apparente aux traces générales et moins les traces des aspects détaillés sont nombreuses, et plus la probabilité de faux souvenir serait élevée. En lien avec les processus de contrôle lors de la récupération, il a également été proposé que les distorsions mnésiques pourraient relever de l'utilisation de critères laxistes lors du contrôle de la source, basés sur des informations auto-générées comme preuve d'événements externes qui ne se sont jamais produits (e.g., Johnson et al., 1993 ; Johnson, 1997). Enfin, une troisième grande classe d'hypothèses avance que les erreurs de mémoire pourraient être la conséquence d'un processus d'interférence produit par les traces qui se chevauchent en mémoire (i.e., informations similaires). En effet, la capacité à récupérer un événement donné s'appuierait sur l'activation de pattern spécifique représentant les différents composants, notamment sémantiques et perceptifs (Schacter et al., 1998). Ces différents attributs doivent donc être suffisamment spécifiques et distincts pour que l'épisode ne soit pas confondu avec d'autres en mémoire. À ce titre, il est crucial pour le système d'encoder et de stocker des représentations spécifiques afin de réduire les interférences[2] lors de la récupération (voir Leal & Yassa, 2018, pour revue).

Cette gestion des interférences par le système mnésique a largement été décrit au sein de la littérature portant sur les mécanimses neurophysiologiques à travers le principe général de codage des informations qui se base sur la théorie fonctionnelle de l'hippocampe (e.g., Marr, 1971 ; Rolls, 2013). Selon cette théorie, l'accès aux souvenirs spécifiques repose sur deux mécanismes : le mécanisme de séparation des patterns (*Pattern separation*) et le mécanisme de complétion des patterns (*Pattern completion*). La séparation des patterns est définie comme la capacité à réduire les interférences de percepts similaires en traitant des représentations qui ne se chevauchent pas, tandis que la complétion des patterns permettrait de rappeler un souvenir complet à partir d'un signal d'entrée incomplet en complétant

2. S'il est vrai que la distinction entre interférence proactive et rétroactive peut se poser, cette distinction n'est généralement pas abordée au sein de cette littérature.

(activant) les composants manquants. Les signaux d'entrée projetés par le cortex sensoriel, puis par le cortex entorhinal, seraient transformés en un pattern non-chevauchant dans le gyrus denté. Ce pattern spécifique serait ensuite projeté en tant que représentation distincte dans le sous-champ de la Corne d'Ammon (CA)3 de l'hippocampe, puis la représentation pourrait être réactivée par CA3 en diffusant l'activation vers le cortex (complétion des patterns, Pishdadian et al., 2020 ; Rolls, 2016). Ainsi, lorsque les patterns se chevauchent, le mécanisme de complétion des patterns pourrait entrer dans un attracteur [3] instable en activant d'autres traces et ainsi conduire à des distortions mnésiques (Ekstrom & Yonelinas, 2020). Il a toutefois été proposé que les processus mnésiques, dont la séparation des patterns, ne se limiteraient pas à l'hippocampe et impliqueraient d'autres régions du lobe temporal médian (Cowell et al., 2019 ; Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Kent et al., 2016). À un niveau neurophysiologique, les souvenirs spécifiques impliqueraient donc l'activation de nombreuses unités de traitement réparties au sein d'un large réseau cérébral interconnecté. À ce titre, la mémoire a de plus en plus été décrite en tant que processus de reconstruction au sein d'un large réseau cérébral tel que défini par le connexionnisme.

1.2 Des souvenirs spécifiques (re)constructuits

1.2.1 Vers une approche distribuée et émergente

Prenant appui sur l'observation selon laquelle l'apprentissage est basé sur la plasticité du cerveau (e.g., Kandel et al., 2000 ; Martin et al., 2000), le connexionnisme propose que tous les types de représentations en mémoire sont sous-tendus par un ensemble (réseau) de neurones (McClelland & Rumelhart, 1986) dans lequel les connexions forment des boucles dans un système dynamique (Hopfield, 1984). Ces connexions suivent les principes avancés par la loi de Hebb (1949) selon laquelle l'activité simultanée et répétée de deux neurones adjacents entraîne une baisse de la résistance synaptique entre ces deux neurones. Aussi, la répétition des connexions entre les unités définit le poids des connexions. Ces modifications abaissent le seuil nécessaire pour déclencher un potentiel d'action qui permet une diffusion de l'activation qui se propage aux autres unités connectées. L'activité de chaque neurone dépend alors de la somme pondérée des activités neuronales des signaux afférents. Chaque nouvel événement modifierait le poids des connexions entre les unités au sein du réseau (Hintzman, 1990). La mémorisation (quelle que soit le type de représentation) refléterait les modifications dans les valeurs des poids entre les unités, de sorte que le rappel dépendrait de la capacité du système à reproduire le « bon » pattern d'activation. Dans cette perspective, les représentations mnésiques sont définies comme émergentes et non plus comme des entités uniques et complexes stockées en l'état. Autrement dit, les représentations refléteraient une activation temporaire se produisant au sein d'un réseau distribué et dynamique et non une entité complexe stockée en l'état (e.g., McClelland & Rumelhart, 1986 ; Schreiber et al.,

3. Un attracteur est un réseau de neurones, souvent connectés de manière récurrente, dont la dynamique temporelle s'établit sur une représentation stable.

1991). Cette approche de la mémoire suggère alors que le système cognitif ne stocke pas des représentations, mais garde plutôt des traces d'activation d'unités plus élémentaires, à partir desquelles les représentations constituent une propriété émergente de l'activation conjointe de nombreux neurones. En ce sens, les représentations ne sont plus définies dans un sens *fort*, c'est-à-dire une représentation stockée et stable. Elles sont plutôt à comprendre dans un sens *faible*, c'est-à-dire comme une émergence transitoire et fondamentalement dynamique.

Dans la lignée de cette perspective distribuée des processus mnésiques, Antonio Damasio (1989) proposera une théorie de l'apprentissage basée sur la notion d'interconnexions entre les différentes régions du cerveau (voir Figure 1.1). Lors de la formation d'un épisode au cours duquel un individu réalise une activité, le cerveau produirait des activations synchrones au sein d'un ensemble de neurones dans les régions sensorimotrices primaires. Cette activation provoquerait en retour une diffusion de l'activation vers une zone de *convergence locale* située dans les régions associatives unimodales qui enregistreraient la simultanéité des activations. Ensuite, les neurones activés dans chaque zone de convergence locale activeraient une zone de *convergence non-locale* (i.e., régions multimodales) qui encode la simultanéité des signaux des différentes régions unimodales. Lorsque l'individu est par la suite exposé à une stimulation sensorielle similaire, cela produirait un pattern qui activerait la zone de convergence locale de la stimulation, puis la zone de convergence non-locale. En accord avec le mécanisme de complétion des patterns, les interconnexions permettraient en retour, de recréer le pattern d'activation qui avait été enregistré lors de la formation du souvenir à partir de la diffusion de l'activation dans les zones de convergence locale et non-locale.

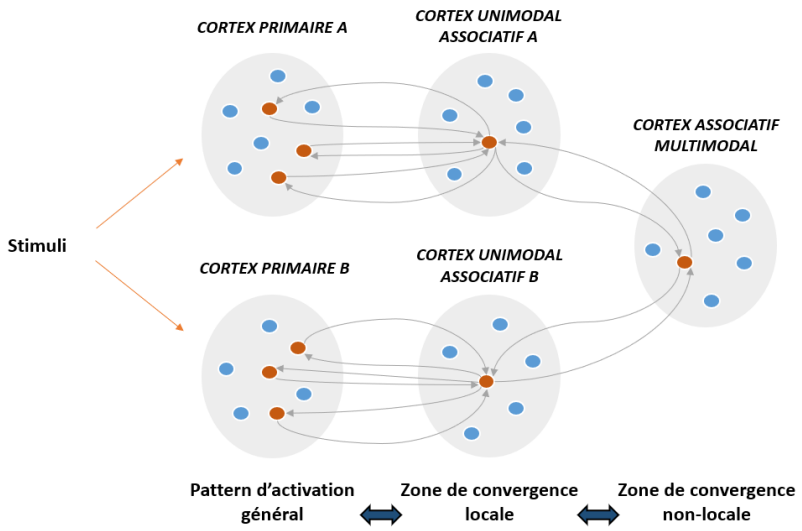


FIGURE 1.1 – Illustration du modèle de Damasio (1989).

Un système mnésique dont les représentations émergent d'unités de traitement distribuées au sein d'un réseau interconnecté présente de nombreux avantages. Il permet une plus grande résistance à une dégradation isolée des neurones du système, puisque les représentations ne seraient pas stockées par un neurone unique, ou groupe restreint de neurones, mais au contraire, elles émergeraient de l'activation conjointe d'un ensemble de neurones. En outre, un système mnésique émergeant et dynamique est également hautement adaptatif dans un environnement présentant des défis variés, en ce sens qu'il permet d'effectuer des reconstructions partielles de patterns d'activation, ce qui permet la mise en oeuvre de comportements flexibles. Une reconstruction partielle des patterns d'activation ouvre la voie à de nombreuses facultés adaptatives, telles que la capacité à faire preuve de créativité (Addis et al., 2016), ou encore l'anticipation et l'imagination du futur (Schacter et al., 2017). Ainsi, un tel système dynamique permettrait non seulement de ré-expérimenter de façon plus ou moins flexible ce qui s'est passé (i.e., rétrospection) mais aussi de pré-expérimenter (anticiper) ce qui pourrait se passer (i.e., prospection). Cette capacité à envisager ce qui pourrait se passer fournit un avantage cognitivo-social fondamental pour gérer les défis de la vie quotidienne et future en évaluant les conséquences de la mise en oeuvre de divers comportements possibles (Macrae et al., 2012). À ce titre, il a été proposé que la mémoire pourrait avoir été façonnée par l'évolution pour permettre l'anticipation du futur (Suddendorf & Busby, 2005). À l'appui de cette hypothèse, il a par exemple été rapporté que le rappel d'une liste de mots était supérieur lorsque cette liste avait été encodée dans un contexte d'imagination futur plutôt que dans un contexte d'imagination passé, atemporel ou de survie (e.g., Klein et al., 2010, 2011). Bien que l'hypothèse selon laquelle la mémoire (et plus spécifiquement sa composante épisodique) sous-tendrait les capacités de prospection avait déjà été proposée par Tulving dès les années 1980 (voir Tulving, 1985), l'importance de cette perspective fonctionnelle basée sur les comportements orientés vers un but, ne deviendra centrale dans l'étude de la mémoire que des années plus tard. Ainsi, la mémoire pourrait avoir été façonnée par les mécanismes sélectifs de l'évolution (e.g., Bonin & Bugaiska, 2014 ; Nairne et al., 2007, 2013) pour gérer les situations nouvelles en planifiant et en imaginant des contingences futures (Klein et al., 2002, 2010, 2011 ; Suddendorf & Corballis, 2007) afin de pouvoir adopter un comportement adapté à la situation présente (Glenberg, 1997). À ce titre, depuis le début du XXIe, la mémoire est plus fréquement décrite de façon fonctionnelle à partir d'un processus de (re)construction.

1.2.2 La simulation épisodique constructive

La perspective selon laquelle la mémoire relève d'un processus de (re)construction plutôt que de recupération a été largement formalisée par l'équipe de Schacter à travers l'hypothèse de la simulation constructive épisodique (*Constructive Episodic Simulation Hypothesis*, Schacter & Addis, 2007a, 2007b). Selon ces auteurs, bien que les distorsions mnésiques puissent engendrer des conséquences néfastes dans la vie quotidienne (e.g., lors d'un

témoignage oculaire, Belli & Loftus, 1996), elle refléterait le caractère hautement adaptatif d'un processus de (re)construction, permettant la mise en place de processus prospectifs flexibles (e.g., Addis et al., 2016 ; Schacter et al., 2008, 2017 ; Schacter, 2012a ; Schacter & Madore, 2016). Aussi, la reconstruction des souvenirs épisodiques fournirait la « *matière première* » pour la production d'événements futurs (Schacter et al., 2007). Les processus d'imagination ou de prospection seraient obtenus à partir de mécanismes d'extraction des fragments d'informations stockés de divers épisodes, couplés à une recombinaison flexible en un épisode imaginé. Schacter réfère à ce processus en tant que « *simulation épisodique constructive* » (e.g., Schacter et al., 2007 ; Schacter, 2012a). Plus précisément, ce processus est défini comme la construction imaginative d'un hypothétique événement ou scénario (Schacter et al., 2008).

Cette hypothèse s'appuie principalement sur l'observation selon laquelle les processus cognitifs prospectifs et rétrospectifs partageraient un certain nombre de mécanismes communs et dépendraient en partie des mêmes substrats neuronaux (e.g., Buckner & Carroll, 2007 ; Szpunar et al., 2007). À un niveau neuronal, diverses régions (le lobe temporal médian, le cortex cingulaire postérieur, le cortex préfrontal médian et les régions temporales pariétales latérales) montrent une forte activation à la fois lorsque des participants se remémorent des événements passés, mais également lorsqu'ils imaginent des événements futurs (e.g., Schacter et al., 2007). De même, il a été rapporté que des patients ayant des lésions du lobe temporal médian présentaient à la fois des déficits dans la description d'événements rétrospectifs, mais également dans la description d'événements prospectifs (e.g., patient K.C., Tulving, 1985 ; Tulving et al., 1988). Enfin, sur le plan ontologique, ces habilités émergeraient à un âge similaire, vers l'âge de 3 à 5 ans (Suddendorf & Busby, 2005). Cette approche de la mémoire place donc l'étude des processus mnésiques dans une perspective fonctionnelle et dynamique basée sur les mécanismes adaptatifs d'un système en interaction avec son milieu. Selon cette perspective, la mémoire ne s'apparente pas à un stockage de représentations plus ou moins fidèles qui sont ensuite récupérées. Au lieu de cela, les représentations seraient (re)construites de façon dynamique. Cela remet alors en cause la pertinence d'évaluer la mémoire selon une approche basée sur la quantité d'informations restituées.

1.2.3 La nécessité d'une évaluation qualitative de la mémoire

Si la mémoire n'est pas un processus de récupération, mais plutôt un processus de (re)construction, alors il convient de l'étudier sous l'angle qualitatif plutôt que quantitatif (*The Accuracy-Oriented Correspondance Conception*, Koriat et al., 2000). Ce déplacement progressif d'une évaluation de la mémoire en tant que récupération fidèle des éléments d'un stock, vers une évaluation à partir de l'adéquation entre ce que les participants récupèrent d'un événement et ce qui s'est réellement produit semble inévitable si l'on considère la mémoire comme un processus (re)constructif qui induit des distorsions mnésiques (e.g.,

Schacter, 2001). Sous cet angle, la mémoire réaliserait une activité de perception du passé (Koriat et al., 2000 ; Koriat & Goldsmith, 1996). Comme toute activité perceptive, elle peut entraîner des déformations de la réalité, en fonction de la correspondance entre ce qui est perçu et ce qui s'est réellement passé. En somme, la précision de ce qui est remémoré importerait davantage que la quantité d'informations remémorées (Koriat & Goldsmith, 1996). En effet, il ne semblerait pas judicieux de considérer qu'un individu qui est en mesure de rappeler l'intégralité d'une liste de mots par exemple, aurait une bonne mémoire si ce grand nombre s'accompagne de nombeuses intrusions (i.e., que l'individu rappel des mots qui n'ont pas été étudiés).

Dans la lignée de cette approche qualitative de l'évaluation de la mémoire, il a été proposé que les tâches nécessitant l'accès à un événement spécifique (e.g., « mon voisin s'est promené dans le sentier du colombier ») génèrent plus souvent des réponses imprécises (e.g., oublis, erreurs de mémoire) que les tâches qui demandent la récupération d'un événement basé sur les informations générales (e.g., « mon voisin s'est promené dans la nature à proximité de Clermont-Ferrand »). Cette constatation a été formalisée sous l'appellation de « principe de spécificité » (*The Specificity Principles*, Surprenant & Neath, 2009a). Plus la tâche exige un rappel précis, plus l'accès à des représentations spécifiques qui sous-tend l'accès à des détails serait crucial. Cette perspective (re)constructive de la mémoire suggère que la difficulté du système mnésique n'est pas de faire émerger des représentations générales sur le monde (i.e., connaissances sémantiques), lesquelles relèveraient de l'activation de propriétés non-spécifiques et communes à divers événements (voir par exemple, McClelland et al., 1995 ; Versace et al., 2009, 2014), mais plutôt de faire émerger des représentations spécifiques et détaillées d'un événement spatio-temporel donnée sans induire de confusion avec d'autres événements similaires. Ainsi, l'émergence de représentations spécifiques s'apparenterait davantage à une activité de discrimination des traces mnésiques les unes par rapport aux autres.

Bien que les modèles connexionnistes suggèrent que l'émergence des représentations spécifiques s'apparente à une activité de discrimination, ils ne fournissent qu'un cadre général qui ne prédit pas clairement l'architecture de la mémoire. À ce titre, ils ne permettent pas de décrire précisement cette discrimination. En effet, le connexionnnisme peut tout autant implémenter des modèles multi-systèmes que des modèles système unique de la mémoire (Farah, 1994). Le connexionnisme ne permet donc pas de déterminer la nature des traces à l'origine des différentes formes de représentations et donc la façon dont la mémoire discrimine les traces les unes des autres. Les traces qui sous-tendent l'émergence des concepts sont-elles différentes de celles qui sous-tendent les épisodes, ou ces deux types de représentations, émergent-elles de traces communes ? Il est nécessaire de répondre à ces questions pour déterminer précisement les traces entre lesquelles l'activité de discrimination doit être réalisée. À l'inverse, les modèles à traces multiples non-abstractifs décrivent

la mémoire de façon heuristique comme une accumulation de traces au sein d'un système unique sans faire intervenir l'idée d'une transformation de l'information. À ce titre, ils ont décrit avec précision les mécanismes qui distinguent les différentes formes de représentations, et donc la façon dont les représentations spécifiques émergent de la discrimination des traces les unes par rapport aux autres. Par conséquent, nous nous nous attacherons à décrire ces modèles.

1.3 Des souvenirs spécifiques émergents d'une actvité discriminante

1.3.1 L'apport des modèles à traces multiples

L'hypothèse selon laquelle l'accès aux souvenirs spécifiques repose sur la discrimination des traces mnésiques s'explique naturellement dans le cadre des modèles à traces multiples. En accord avec la perspective connexionniste de la mémoire, ces modèles proposent une description fonctionnelle des processus mnésiques à partir des mécanismes en jeu dans l'émergence des représentations. Plus précisément, les différents phénomènes mnésiques (e.g., souvenirs spécifiques, connaissances générales) seraient le reflet de mécanismes spécifiques réalisés au sein d'un système mnésique unitaire, dont les représentations émergeraient de l'activation de multiples composants. Dans ces modèles, les représentations sont émergentes, et les souvenirs spécifiques relèveraient de la discrimination des traces les unes par rapport rapport aux autres. Afin de préciser les mécanismes en jeu dans l'activité de discrimination, nous decrirons deux modèles, le modèle MINVERVA 2 (Hintzman, 1984, 1986) et le modèle de Whittlesea (Whittlesea, 1987, 1989) (mais voir aussi le modèle *Activation-Intégration*, Versace et al., 2009, 2014, présenté dans le **Chapitre** 3).

Le modèle MINERVA 2 (Hintzman, 1984, 1986) est un modèle computationnel de mémoire unitaire qui propose que chaque expérience engendre une trace épisodique qui reflète la situation actuelle. Chaque trace code les multiples traits ou attributs d'une expérience (propriétés dites *primitives*). En ce sens, et contrairement aux modèles multi-systèmes, l'information ne subit pas de transformation (d'où le qualifitatif de modèle *non-abstractionniste*). La mémoire est représentée par une matrice dans laquelle chaque ligne correspond à une trace, et chaque colonne correspond aux traits des traces (voir Figure 1.2). La similarité entre deux expériences est fonction du nombre de traits qu'elles partagent, et chaque expérience créera une propre trace mnésique même lorsque la situation présente est extrêmement proche de celle d'une expérience antérieure. Les représentations émergent d'un processus d'appariement global (*Global matching*) à partir de l'activation de multiples traces, en fonction des contraintes d'activation de la situation présente. L'appariement global peut être définit comme le couplage entre les stimulations présentes de l'environnement et les traces contenues dans le système. L'émergence des représentations

est décrite en deux étapes. Tout d'abord, la *sonde* qui est équivalente à la perception, code les propriétés de la situation actuelle et active l'ensemble du contenu du système. L'intensité de l'activation de chaque trace dépend alors de la valeur de correspondance avec la sonde. Chaque trait peut prendre la valeur +1 (activation de la propriété), la valeur -1 (inhibition de la propriété) ou la valeur 0 (indétermination). Ensuite, les traces activées renvoient un *écho* qui reflète le degré de correspondance global entre la sonde et la mémoire (pour une description détaillée du fonctionnement du modèle, voir Rousset, 2000). L'émergence de représentations catégorielles (e.g., sémantiques) serait obtenue à partir de l'activation d'un grand nombre de traces (correspondant à une synthèse des activations des expériences obtenues avec la connaissance), et permet ainsi l'activation des propriétés communes au détriment des spécificités de chaque événement. Inversement, l'émergence de souvenirs spécifiques nécessiterait l'activation d'un nombre très restreint de traces afin de recréer au plus proche l'état du système lors de l'expérience vécue. En ce sens, l'émergence des souvenirs spécifiques correspond à la discrimination des traces les unes par rapport aux autres. Cette discrimination serait d'autant plus complexe à réaliser pour le système que le contenu de l'écho n'est jamais un reflet parfait du contenu d'une seule trace isolée. En effet, des mécanismes d'interférences *proactives* et *rétroactives* entre les traces successives se produisent à chaque étape de l'émergence des représentations.

En somme, ce modèle permet de définir l'accès aux événements spécifiques à partir d'une activité de discrimination d'un ensemble de traces communes à l'émergence de toute forme de représentation. Toutefois, ce modèle présente certaines limites. Premièrement, il ne propose pas de description concernant la relation entre les primitives. Or, les contraintes biologiques du cerveau en terme de connectivité des neurones mises en avant par le connexionnisme suggèrent qu'il est peu probable qu'une nouvelle trace soit fondamentalement indépendante des traces passées. Secondement, il ne prend pas en compte le rôle de l'activité de l'individu au moment de la formation de la trace. Pourtant la littérature portant sur le rappel de souvenirs spécifiques a depuis longtemps établi que le contenu de la mémoire dépend de l'activité du participant (voir e.g., les travaux sur la profondeur de traitement, Craik & Lockart, 1972). Ces limites sont levées dans le modèle suivant.

Dans le modèle de Whittlesea (Whittlesea, 1987, 1989), chaque expérience de l'individu génère une trace mnésique comprenant non seulement les stimulations de la situation présente (i.e., la perception), mais également le type de traitement effectué par l'individu. Le traitement réalisé sur un item produit des indices qui, d'une part, vont activer les traces des composants similaires, et d'autre part faciliter le traitement en cours. Selon le type de traitement effectué dans une situation, la trace pourra intégrer les propriétés les unes avec les autres, ou bien les dissocier[4]. Le degré d'intégration des différentes propriétés serait

4. Le degré d'intégration entre les propriétés est à concevoir comme un continuum plutôt que comme un processus de tout ou rien.

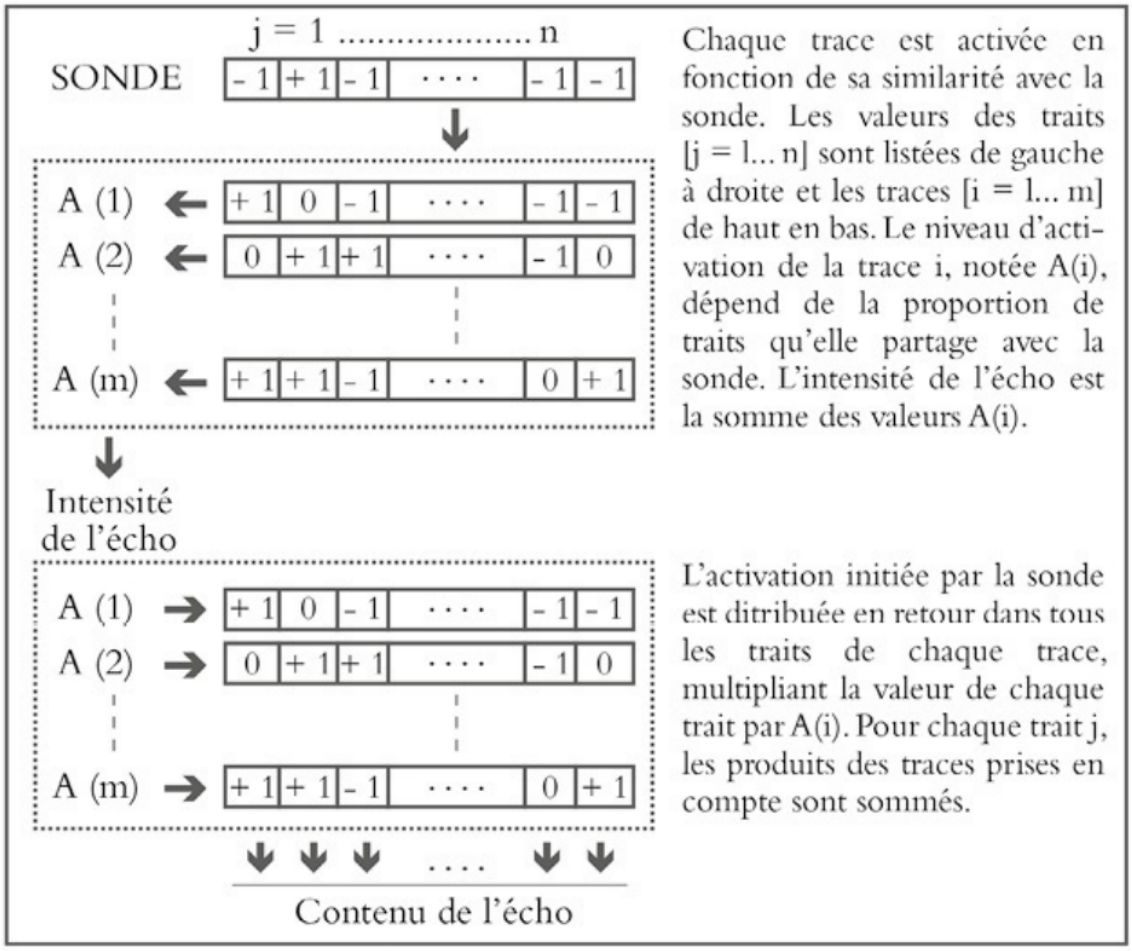


FIGURE 1.2 – Illustration du modèle de Hintzman (1986), extraite de Versace et al., (2002).

dépendant du type de traitement effectué et de l'attention portée lors de la formation de la trace. La trace n'est donc pas un simple reflet de la simulation, mais plutôt un enregistrement du traitement perceptif réalisé par le système qui peut conduire à intrégrer ou dissocier les stimulations. Orienter le traitement sur certains éléments d'un item, ou au contraire sur l'item dans sa globalité influencerait donc le degré d'intégration des éléments de l'item et donc la trace qui en résulte. L'importance du type de traitement réalisé sur l'item dans l'intégration des éléments de l'item a été mise en évidence par Whittlesea & Brooks (1988). Dans une phase d'apprentissage de pseudo-mots, ils ont demandé à des participants, soit de traiter les pseudo-mots dans leur globalité, soit de traiter les lettres de façon individuelle. Dans une phase de test subséquente dans laquelle des lettres étaient présentées de façon intégrée, ou de façon isolée au sein des pseudo-mots, il était rapporté que les participants obtenaient de meilleures performances dans la condition intégrée lorsque les pseudo-mots avaient été traités de façon globale durant la phase d'apprentissage. À l'inverse, les participants obtenaient de meilleures performances dans la condition isolée lorsque les lettres avaient été traitées de façon individuelle durant la phase d'apprentissage.

Les mêmes stimulations (ici des lettres), conduisent donc à la formation de trace différentes selon le type de traitement effectué. La capacité du système à discriminer les traces doit alors non seulement se baser sur les propriétés des stimulations de la situation, mais également sur le traitement effectué par l'individu en fonction des besoins et consignes de la tâche.

1.3.2 Activité de discrimination et continnum de spécificité

Les modèles à traces multiples proposent que les souvenirs spécifiques émergent de la discrimination des traces contenues dans le système. Contrairement aux modèles multi-systèmes, non seulement les représentations spécifiques (e.g., épisodiques) et catégorielles (e.g., sémantiques) sont émergentes et non pas récupérées *per se*, mais surtout elles ne relèvent pas de systèmes mnésiques distincts. Au lieu de cela, les représentations spécifiques et catégorielles émergeraient des particularités de l'activation qui se produisent au sein d'un système mnésique unique contenant le même stock de traces. À l'appui de cette conception, les données de neuroimagerie rapportent un chevauchement important des activations cérébrales pour des tâches impliquant des souvenirs spécifiques et des connaissances générales (pour une méta-analyse, voir Kim, 2016), ce qui a conduit à une remise en cause de l'existence de systèmes épisodique et sémantique distincts depuis une trentaine d'années (pour une revue, voir Renoult et al., 2019). Plutôt qu'une séparation nette entre plusieurs systèmes, ces différents types de représentations seraient mieux définis selon un continuum allant des représentations les plus concrètes aux plus abstraites (e.g., Irish & Vatansever, 2020 ; Craik, 2002). Ce degré d'abstraction/concrétude pourrait refléter la spécificité de la représentation en fonction du nombre de traces activées (Hintzman, 1986 ; Versace et al., 2009, 2014 ; Keresztes et al., 2018 ; voir aussi Craik, 2002). Plus ce nombre serait important, et plus la représentation émergente inclurait les traits communs des événements au détriment de leurs caractéristiques spécifiques (e.g., McClelland et al., 1995 ; Kumaran & McClelland, 2012 ; Brunel et al., 2013). Cette émergence non-spécifique pourrait ainsi s'apparenter à une tâche de catégorisation (Versace et al., 2009, 2014). Inversement, plus le nombre de traces activées serait faible, et plus le système serait en mesure d'activer (i.e., retrouver) les détails spécifiques d'un événement donné. Le sentiment de reviviscence associé lors de la remémoration d'un souvenir (Tulving, 1985, 1995) résulterait alors de la propagation de l'activation d'une trace spécifique permise par l'activation limitée à un faible nombre de traces (Brunel et al., 2010 ; Craik, 2002 ; Hintzman, 2001). Ainsi, l'émergence de ce type de représentation pourrait s'apparenter à une tâche de discrimination entre les traces qui se chevauchent (Brown et al., 2007 ; Neath & Brown, 2006 ; Surprenant & Neath, 2009a ; Versace et al., 2009, 2014). L'augmentation de la difficulté d'une tâche de mémoire spécifique à mesure que la tâche requiert un accès à des détails précis (i.e., principe de spécificité, Surprenant & Neath, 2009a) s'expliquerait par le fait que l'accès aux détails précis contraint le système mnésique à devoir discriminer plus fortement les traces

les unes des autres en comparaison d'une tâche dans laquelle le participant peut répondre sur la base d'informations générales. Autrement dit, plus la tâche nécessite d'accéder à des détails, moins le système doit activer de traces afin que l'écho (pour reprendre la terminologie de MINVERVA 2) puisse faire émerger les détails de l'événement donné. L'émergence de représentations spécifiques nécessiterait donc de limiter l'activation des autres traces du système.

Si le souvenir d'un événement spécifique nécessite de limiter l'activation des traces similaires, et que l'activation dépend des stimulations de la situation présente, alors la capacité du système à activer des propriétés spécifiques d'un événement devrait être facilitée par le nombre de détails et indices spécifiques fournis par la situation présente. Plus la situation présente comprend un degré de correspondance avec un nombre important de détails spécifiques à un événement, et plus l'activation des traces spécifiques à cet événement devrait permettre de limiter l'activation des traces similaires, mais qui ne contiennent pas l'ensemble de ces détails spécifiques. À l'appui de cette hypothèse, de nombreuses expériences ont rapporté que les indices de la situation d'apprentissage (Craik et al., 1983 ; Craik, 1986, 1990 ; Mäntylä, 1986 ; Tulving & Pearlstone, 1966), y compris les indices autogénérés (Hunt & Smith, 1996), et la similarité entre la situation présente et celle vécue durant la formation du souvenir augmentent les performances de mémoire (Godden & Baddeley, 1975 ; Smith et al., 1978). À l'inverse, la performance mnésique diminue à mesure que le nombre d'informations associées à un indice de récupération particulier augmente (e.g., Bower, 1972 ; Earhard, 1977 ; Mäntylä, 1986 ; Mathews, 1954).

Il est toutefois important d'insister sur le fait que la simple considération de la correspondance entre l'encodage et la récupération d'une information ne peut pas prédire la récupération. Pour faciliter l'accès à la représentation spécifique, il faut non seulement qu'il y ait une forte correspondance entre la situation présente et la situation dans laquelle l'information a été encodée, mais aussi que cette situation présente soit distincte des autres traces en mémoire (voir le *principe d'Encodage-Récupération*, Surprenant & Neath, 2009a). Une situation avec moins d'indices de correspondance à un événement A sera davantage bénéfique qu'une situation avec plus d'indices correspondants à l'événement A, si cette seconde condition s'accompagne d'une plus grande correspondance avec d'autres événements B et C. En effet, lorsque la correspondance est plus élevée, mais qu'elle conduit par ailleurs à augmenter la correspondance avec d'autres événements similaires, elle activera d'autres traces et perturbera donc l'activité de discrimination (Nairne, 2002). Ainsi, non seulement le fait de fournir des informations supplémentaires au moment de la récupération (e.g., « un animal à quatre pattes ») n'améliorait pas les performances lorsque les indices étaient communs à d'autres traces (e.g., toutes les cibles étaient des animaux à quatre pattes, Goh & Lu, 2012), mais la présentation d'un indice spécifique associé à un indice commun nuisait aux performances mnésiques en comparaison d'une condition dans laquelle seul l'in-

dice spécifique était présenté (Poirier et al., 2012 ; Badham et al., 2016). Autrement dit, les indices augmentant la correspondance encodage-récupération ne sont bénéfiques que s'ils améliorent la discrimination entre la trace de l'information recherchée et les traces des autres informations en mémoire (Badham et al., 2016). La probabilité que la correspondance encodage-récupération facilicite la discrimination des traces est alors dépendante de la façon dont les traces se distinguent les unes des autres (Nairne, 2006). L'émergence des représentations spécifiques repose donc à la fois sur la correspondance entre la situation présente et celle du moment de la formation de la trace mnésique, mais aussi et surtout de la distinctivité des traces (Surprenant & Neath, 2009a).

En résumé, les modèles à traces multiples permettent de rendre compte de l'émergence des représentations en mémoire à partir de l'activation des traces induite par la situation présente au sein d'un système mnésique unique. Dans ce type de modèle, les représentations spécifiques émergent de l'activation de traces qui ne sont pas distinctes de celles qui sous-tendent l'émergence des autres formes de représentations (e.g., connaissances générales sur le monde). Plus précisement, l'émergence des représentations spécifiques s'apparenterait à une activité de discrimination des traces. Les traces ne seraient toutefois pas de simples enregistrements des stimulations de l'environnement, en ce sens que le type de traitement réalisé sur les stimuli influence la façon dont les caractéristiques des stimuli seront intégrées et stockées (Whittlesea & Brooks, 1988). Puisque la représentation émergente dépend de l'appariement entre la situation présente et la situation de formation de la trace, la correspondance encodage-récupération est un facteur facilitateur important. Toutefois, cette simple correspondance n'apparait bénéfique que si elle participe à activer spécifiquement la trace de l'événement à faire émerger (Badham et al., 2016 ; Nairne, 2006, 2006). À ce titre, la distinctivité des traces devrait être le facteur le plus important dans l'émergence des représentations spécifiques. Le rôle et l'importance de la distinctivité des traces pour réaliser une activité de discrimination seront donc l'objet du chapitre suivant (**chapitre 2**).

Synthèse intermédiaire

Dans ce chapitre, nous avons abordé les mécanismes qui sous-tendent l'accès aux représentations spécifiques. Les réponses apportées sont largement dépendantes de la conception (architecture) sous-jacente de la mémoire. Selon l'approche multi-systèmes, la mémoire stockerait des informations sur l'environnement dans de multiples systèmes distincts (sémantiques, épisodiques, etc.), sous forme de représentations relativement stables. Ainsi, accéder à une représentation spécifique consisterait à récupérer une information préalablement stockée dans le système épisodique. Cette perspective multi-systèmes conduit logiquement à évaluer la mémoire selon une conception quantitative. Toutefois, l'observation de distorsions mnésiques met en évidence la limite d'appréhender la mémoire selon un processus de récupération quantitative de représentations relativement stables. Ainsi, dans la lignée des principes du connexionnisme, une seconde conception propose de décrire la mémoire comme une (re)construction à travers une évaluation davantage qualitative. L'accès à un événement spécifique consisterait à recréer le pattern d'activité cérébrale le plus proche de celui du moment de l'événement. Bien que cette seconde conception permette de répondre à de nombreuses limites de l'approche multi-systèmes, le connexionnisme ne constitue qu'un cadre général qui ne prédit pas clairement l'architecture de la mémoire. En ce sens, il ne permet pas de déterminer si les mécanismes qui sous-tendent l'émergence des représentations spécifiques relèvent d'un système épisodique spécifique distinct. À l'inverse, les modèles à traces multiples proposent que les différents phénomènes mnésiques (e.g., souvenirs spécifiques, connaissances générales) soient le reflet de mécanismes spécifiques réalisés au sein d'un système mnésique unique stockant des traces, dont les représentations émergeraient de l'activation de multiples composants de ces traces. Les traces ne seraient pas seulement un reflet des entrées sensorielles du système mnésique, mais elles seraient également dépendantes des traitements que l'individu réalise sur ces informations. Accéder un souvenir spécifique s'apparente alors à réaliser une activité de discrimination, en ce sens qu' 'il s'agirait de limiter l'activation des traces à celles correspondant à l'événement donné. Puisque dans ces modèles, les représentations émergent de l'appariement entre les informations de la situation présente, et les traces en mémoire, la correspondance encodage-récupération est un facteur facilitateur important. Toutefois, cette simple correspondance n'est bénéfique que si elle participe à activer spécifiquement la trace de l'événement à faire émerger. À ce titre, la distinctivité des traces devrait être le facteur le plus important dans l'émergence des représentations spécifiques. Dans le chapitre suivant, nous décrirons donc les mécanismes qui sous-tendent la distinctivité des traces.

Chapitre 2

La distinctivité des traces mnésiques

Nous avons tous fait l'expérience qu'une information qui se démarque semble plus facilement mémorable. Il peut par exemple s'agir d'un événement particulièrement marquant sur le plan émotionnel, une idée qui nous semble très originale ou encore une situation bizarre. Pour qu'une information soit distincte, il faut qu'il y ait comparaison avec d'autres informations. Si l'on reprend l'exemple d'un événement émotionnellement marquant, il ne peut se démarquer que s'il est mis en parallèle avec d'autres événements non- (ou moins) marquants. Autrement dit, si tout était émotionnellement marquant, alors aucun événement ne se distinguerait des autres. Ce sentiment subjectif d'un bénéfice de la distinctivité pour la mémorisation a largement été confirmé par la littérature scientifique.

Historiquement, le bénéfice de la distinctivité pour les tâches de mémoire spécifique a été mis en évidence à travers l'effet Von Restorff (Von Restorff, 1933 ; pour une discussion de ces résultats, voir Hunt, 1995). Dans ses travaux, Von Restorff a montré qu'un item était mieux rappelé lorsqu'il était mémorisé en condition dite d'*isolation*. L'isolation peut être définie comme la formation d'un contexte dans lequel un item donné (isolé) lorsqu'il ne partage pas les mêmes propriétés que les autres items qui forment eux-mêmes une catégorie à partir d'une certaine proportion d'items similaires. Ainsi, Von Restorff a par exemple rapporté que les lettres « QXK » était mieux rappelé lorsqu'elles apparaissaient parmi des chiffres (e.g., 7, 2, 3) en comparaison d'une condition où elles apparaissaient parmi une liste d'autres séries triptiques de lettres (e.g., TOZ, DUQ, HOL). L'effet d'isolation constitue sans doute l'un des phénomènes les plus étudiés, mais la distinctivité ne se résume pas à cet effet. Von Restorff proposa alors le terme de distinctivité pour qualifier le rappel supérieur

pour les événements mémorables, car ils sont *distincts* des autres. Par la suite, le concept de distinctivité sera largement enrichi.

2.1 Définitions générales

2.1.1 Un phénomène complexe et varié

Depuis les travaux princeps de Von Restorff, de nombreuses études ont mis en évidence un bénéfice de la distinctivité pour les tâches de mémoire spécifique. À ce titre, plusieurs études ont fait état d'un rappel presque parfait (*near-perfect memory*, Hunt, 2013) lorsque les items étaient distinctifs. Par exemple, il a été rapporté que lors d'une phase de test, des participants pouvaient rappeler plus de 90 % des items d'une liste de 600 mots à partir d'un indice distinctif qu'ils avaient généré lors de la phase d'apprentissage (Mäntylä, 1986). Un grand nombre d'études aux méthodologies variées ont par la suite utilisé la distinctivité comme explication à l'augmentation des performances mnésiques dans les tâches nécessitant une activité discriminantes, que se soit à travers la manipulation de la relation entre les caractéristiques des items par l'isolation, la *bizarrerie* (i.e., meilleure mémorisation pour les items jugés bizarres) ou encore de l'*orthographie* (i.e., meilleure mémorisation pour les mots ayant une orthographe peu fréquente) (Hunt, 2006, 2013). Cette hétérogénéité méthodologique ne se manifeste pas seulement dans les paradigmes utilisés, mais également par les propriétés intrinsèques des items. À ce titre, les items ont été rendus distincts sur la base de leur caractère *sémantique*, *perceptif*, *émotionnel* (Siefke et al., 2019), ou encore à partir d'une manipulation du délai de présentation entre les items (i.e., *distinctivité temporelle*, e.g., Glenberg & Swanson, 1986 ; Neath, 1993).

Il est important de noter que la distinctivité n'a pas seulement été utilisée comme variable expérimentale, mais également comme explication au bénéfice mnésique des consignes d'orientation lors de l'encodage (i.e., le traitement effectué sur les items à apprendre). L'effet de distinctivité a rendrait par exemple compte du *niveau de traitement* (i.e., i.e., une meilleure mémorisation pour l'information traitée en profondeur, Craik & Lockart, 1972), de la *génération* (i.e., une meilleure mémorisation pour les informations auto-générées en comparaison des informations externes, Slamecka & Graf, 1978), ou encore de l'*effet de production* (i.e., une meilleure mémorisation pour les mots lus à haut voix en comparaison d'un lecture silencieuse, Hopkins & Edwards, 1972). Enfin, la distinctivité a aussi bien été évoqué pour rendre compte de l'augmentation d'un nombre d'items correctement rappelé ou reconnu que de la diminution du nombre d'erreurs de mémoire (e.g., Hunt, 2013). Cette hétérogénéité de la littérature suggère que la distinctivité peut être bénéfique sur un large spectre de tâches mnésiques et conduit à considérer ce phénomène comme relativement universel dans l'émergence de connaissances spécifiques. Toutefois, cela soulève la difficulté de rendre compte des effets de distinctivité dans leur ensemble (Siefke et al., 2019), ce qui a conduit à de multiples classifications.

2.1.2 La classification des phénomènes de distinctivité

Schmidt (1991) a proposé que les phénomènes de distinctivité peuvent être classés en trois catégories : la *distinctivité émotionnelle*, la *distinctivité primaire* et la *distinctivité secondaire*. La distinctivité émotionnelle correspond à la charge émotionnelle d'une situation donnée. Ainsi, des photos de personnes nues par exemple, étaient mieux rappelées que des photos de personnes en situation usuelle (Schmidt, 2002). La distinctivité primaire (ou intra-liste) quant à elle, correspond à une information qui est distincte par rapport à un contexte spécifique. La distinctivité primaire la plus connue correspond au paradigme d'isolation décrit par Von Restorff (1933). Dans la lignée de ces travaux, il a par exemple été rapporté que le mot football de la catégorie « sport » était mieux rappelé lorsqu'il apparaîssait au sein d'autres mots d'une autre catégorie telle que « poisson », plutôt que lorsqu'il apparaissait au sein d'autres mots de la même catégorie (Hunt & Lamb, 2001). Enfin, la distinctivité secondaire est définie comme une information qui est distincte par rapport aux connaissances en mémoire. Plusieurs effets de distinctivité secondaire ont été mis en évidence. Tout d'abord, l'effet de *bizarrerie* (McDaniel & Einstein, 1986) qui se caractérise par un item considéré comme « bizarre » sur la base des expériences antérieures. Par exemple, la phrase « raser le kiwi » était mieux rappelé que la phrase « peler le kiwi » (Knopf, 1991). Ensuite, l'effet d'*orthographie* (Hunt & Elliot, 1980) qui caractérise quant à lui le meilleur rappel des mots à l'orthographe peu fréquente. Par exemple, le mot « kiwi » était mieux rappelé que « pomme » (Geraci & Rajaram, 2002).

Par la suite, McDaniel & Geraci (2006) ont proposé une ré-interprétation de cette classification selon que l'effet soit supposé agir durant l'*encodage* ou la *récupération*. L'effet de distinctivité à l'encodage dépendrait principalement des ressources disponibles de l'individu au moment de la formation de la trace mnésique. Cette hypothèse est corroborée par les observations selon lesquelles l'effet d'orthographie se réduit lorsque l'attention est divisée (e.g., Geraci & Rajaram, 2002), tandis que l'effet de bizarrerie disparaît totalement lorsque l'item est présenté rapidement (e.g., Kline & Groninger, 1991). La distinctivité survenant lors de l'encodage serait d'une part associée à une meilleure élaboration (i.e., rehaussement attentionnel) de l'item distinct, ce qui engendrerait en retour une « saillance mnésique ». D'autre part, lorsque les traces sont plus distinctes les unes des autres, cela réduirait l'activation de traces similaires durant l'encodage (i.e., réduction d'un encodage des relations) et réduirait donc la probabilité de reconnaitre à tort un item non-étudié, mais similaire, lors d'une phase test de reconnaissance (e.g., Arndt & Reder, 2003 ; Roediger et al., 2001).

Plusieurs explications ont été avancée pour rendre compte de la distinctivité qui se produit lors de la récupération. Une première hypothèse propose une explication en termes de relation entre l'item distinct et les autres traces en mémoire au moment de la récupération. Selon l'hypothèse de la surcharge d'indices (*cue-overload*, Watkins & Watkins,

1975), « *l'efficacité d'un indice fonctionnel de récupération pour effectuer le rappel d'un élément diminue à mesure que le nombre d'éléments qu'il englobe augmente* » [1] (Watkins & Watkins, 1975, p. 443). Ainsi, la probabilité de se souvenir des items d'une catégorie peu fréquente (i.e., items distinctifs) est supérieure à la probabilité de se souvenir des items d'une catégorie plus fréquente (Mäntylä, 1986 ; Tulving & Pearlstone, 1966). Schacter et al. (1999) ont par la suite avancé l'influente hypothèse de l'*heuristique de distinctivité* pour rendre compte plus spécifiquement de la réduction des fausses reconnaissances. Selon cette hypothèse, la distinctivité permettrait une meilleure récupération des informations détaillées. Si de telles informations détaillées ne sont pas retrouvées par le participant, alors celui-ci rejettera l'item à reconnaître comme n'ayant pas été étudié, car il n'évoque pas de souvenir précis.

Tandis que la classification proposée Schmidt (1991) vise plus particulièrement un objectif de définition des différentes formes de distinctivité, celle de McDaniel & Geraci (2006) porte sur les mécanismes qui sous-tendent ce phénomène mnésique. À ce titre, ces différentes classifications doivent être davantage être conçues comme complémentaires plutôt que comme exclusives. Toutefois, si la classification de Schmidt (1991) apparait comme compatible avec toutes les approches de la mémoire, la classification McDaniel & Geraci (2006) est davantage restreinte à l'approche multi-systèmes, en ce sens que la distinction entre encodage et récupération s'estompe dans les modèles unitaires à traces multiples (voir e.g., Versace et al., 2009). Par conséquent, dans la suite de ce travail, si nous référerons à la classification des différentes formes de distinctivité de Schmidt (1991), nous ne nous baserons pas sur celle proposée par McDaniel & Geraci (2006). Au-delà de la considération encodage/récupération, deux grandes approches ont été avancées dans la littérature pour tenter de définir, et par extension, de décrire les mécanismes qui sous-tendent la distinctivité (Burns, 2006) : une approche en terme de *double processus* (Hunt, 2006, 2013) et une approche *processus unique* basée sur la *réduction du chevauchement* entre les traces mnésiques (e.g., Surprenant & Neath, 2009a).

2.2 Les différentes conceptions de la distinctivité

2.2.1 La distinctivité en tant que double processus

La première grande approche de la distinctivité correspond à celle proposé par Reed Hunt et s'appuie sur un double processus mnésique (Hunt, 2006, 2013 ; voir aussi Schmidt, 1991). Pour comprendre pourquoi la distinctivité repose sur un double processus, il est nécessaire de présenter les quatres conditions majeures proposées par cet auteur pour définir la distinctivité.

1. Traduction proposée pour la citation suivante : « The efficiency of a functional retrieval cue in effecting recall of an item declines as the number of items it subsumes increases » (Watkins & Watkins, 1975, p. 443).

1. *La distinctivité n'est pas une propriété intrisèque du matériel à mémoriser* (« distinctiveness is not a property of to-be remembered material »). Selon Hunt, la distinctivité est un phénomène psychologique ; une caractéristique attribuée au stimulus, et non une propriété intrinsèque du stimulus. Ainsi, un mot orthographiquement distinct conduit à des meilleures performances dans une tâche de mémoire spécifique seulement lorsqu'il est présenté dans une liste avec mots à l'orthographe commune, mais il n'y a pas d'effet d'orthographie pour une liste comprenant uniquement des mots ayant une orthographe peu fréquente (Hunt & Elliot, 1980). Par conséquent, un même item peut-être distinct ou non selon son contexte d'apparition. La distinctivité doit donc être appréhendé en tant que propriété émergente plutôt que comme une caractéristique indépendante du contexte de stimulation et des expériences antérieures de l'individu.

2. *La saillance n'est pas nécessaire* (« Salience is not necessary »). Le bénéfice mnésique pour la distinctivité peut évoquer un effet de surprise qui suggérerait que cet effet serait sous-tendu par des mécanismes attentionnels. Toutefois, plusieurs études ont remis en cause l'hypothèse selon laquelle un rehaussement attentionnel serait nécessaire pour obtenir un effet de distinctivité. À ce titre, l'effet d'isolation a été répliqué lorsque l'item isolé était placé en début de liste (e.g., Hunt, 1995 ; Kelley & Nairne, 2001). Puisque dans ce cas, le contexte de la liste n'est pas établi, il ne peut pas induire une capture de l'attention (Hunt, 2006). De plus, il a été rapporté que le jugement des participants sur leur capacité à rappeler des items était différents des items contrôles lorsque l'item isolé était placé au milieu de la liste, mais pas lorsqu'il était placé en début de liste (Dunlosky et al., 2000). Étant donnée que ces jugements sont influencés par la saillance (Koriat, 1997), cela confirme que la distinctivité ne peut pas intégralement s'expliquer par une attention particulière portée à l'item isolé.

3. *La différence n'est pas suffisante* (« difference is not sufficient »). Selon Hunt, la distinctivité n'est pas un processus unique, mais repose à la fois sur un traitement des *différences* et des *similitudes* entre les items (i.e., approche double processus de la distinctivité). Plus précisément, l'effet de distinctivité résulterait d'une différence d'un item par rapport à un ensemble d'autres items partageant des propriétés communes. La distinctivité dépendrait alors du traitement parallèle des dimensions communes à tous les items d'un événement (*relationnal processing*) et du traitement des propriétés d'un item qui ne sont pas partagées par les autres items de l'événement (*item-specific processing*, Hunt & Einstein, 1981). Ainsi, lorsque des participants devaient effectuer une tâche de rappel de pairs de mots (reliés : e.g., chat-chien *vs.* non-reliés : e.g., chat-bière) et que durant la phase d'encodage, ils devaient lister les différences ou les similarités, le rappel des paires reliées était meilleur après le jugement de différence, tandis qu'il était meilleur pour les paires non-reliés après le jugement de similarité (Begg, 1978). Ces résultats suggèrent que le traitement de la différence seule n'est pas particulièrement bénéfique. En effet, cela montre qu'indépendamment des caractéristiques des paires des mots, les items pour lesquels les participants devaient réaliser un jugement de différence n'étaient pas mieux rappelés que

ceux pour lesquels ils devaient réaliser un jugement de similarité. De même, l'observation selon laquelle les paires reliées étaient mieux rappelés lors de l'évaluation des différences plutôt que lors de l'évaluation de similarité suggère que la similarité n'est bénéfique qu'en combinaison d'un traitement parallèle de spécificité.

4. *La distinctivité est relative* (« distinctiveness is relative »). Selon Hunt, la distinctivité est un processus qui opère en lien avec le contexte dans lequel un stimulus apparaît. Ce quatrième point pourrait correspondre à la synthèse des trois premiers. La distinctivité n'est pas une propriété intrinsèque d'un item, mais un processus qui émerge d'un traitement conjoint des similarités et différences entre les items. En ce sens, la distinctivité est relative à un contexte particulier (Einstein & McDaniel, 1987). Elle peut prendre plusieurs formes - telles que celles présentées dans la classification de Schmidt (1991), mais selon cette approche, il n'est possible de parler de distinctivité que dans le cas d'un double processus qui traite conjointement des spécificités et des relations entre les items.

L'approche de la distinctivité en tant que double processus repose sur la théorie de l'alignement structurel (*Structural Alignment*, Gentner & Markman, 1994 ; Markman, 1996 ; Markman & Gentner, 2005). Selon cette théorie, le processus de comparaison entre des stimuli s'appuie à la fois sur le traitement des différences liées aux points communs (*différences alignées*) et des différences non-liées aux points communs (*différences non-alignées*). À ce titre, les jugements de *similitude* et de *différence* ne sont pas toujours antonymes, de sorte qu'il est possible pour un individu de juger des stimuli comme étant à la fois plus différents, mais aussi plus similaires à d'autres stimuli. En effet, il a par exemple été rapporté que des participants jugeaient une triade de stimuli visuels B comme étant à la fois plus similaire et plus différente de la triade T que de la triade A (voir Figure 2.1, Medin et al., 1990). En effet, dans cet exemple, les triades T et B ont en commun de partager la relation "même teinte de remplissage" (same filling shade), ce qui permet de juger la triade B comme étant plus similaire à la triade T qu'à la triade A. En revanche, la teinte de remplissage de chacun des items de la triade T est plus différentes de celle de la triade B que ceux de la triade A. Il est donc également possible de juger la triade B comme étant plus différente de la triade T que de la triade A. Ce type de résultats met donc en évidence l'idée contre intuitive selon laquelle le traitement de différence lors d'un jugement perceptif n'est pas toujours antonyme du traitement de similarité. Concernant les jugements de différence *per se*, la théorie de l'alignement structurel avance que les différences alignées (i.e., différences au sein des points communs) serait plus marqués que les différences non-alignées (i.e., différences non-liées aux points communs). À ce titre, Gentner & Markman (1994) ont par exemple rapporté que des participants généraient plus facilement des différences et en plus grand nombre pour des paires d'objets similaires (e.g., Vin-Bière) que pour des paires d'objets différents (e.g., Vin-Chien). Cela suggère que l'évaluation du degré de différence est plus importante lorsque les différences opèrent en lien avec un traitement de similarité que lorsqu'elles sont traitées indépendamment de la

similarité. Hunt propose alors que les mécanismes qui sous-tendent le traitement de la différence en mémoire soient similaires à ceux qui sous-tendent la différence perceptive, de sorte que la « saillance mnésique » induite par la distinctivité nécessiterait à la fois un traitement des différences et des similarités (Hunt, 2006, 2013).

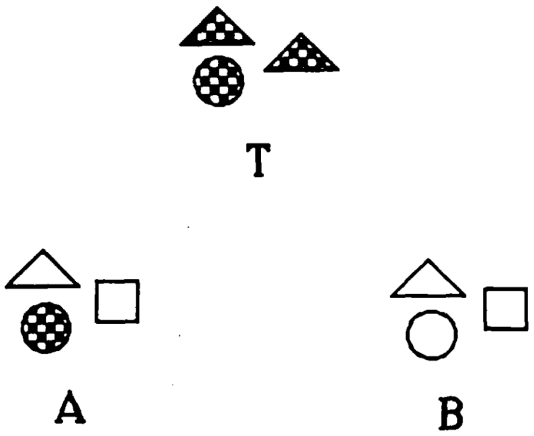


FIGURE 2.1 – Exemple de jugement de différence et similitude non-inverse à partir de la comparaison de trois triades de stimuli (tiré de Medin et al., 1990).

2.2.2 La distinctivité en tant que réduction du chevauchement des traces

2.2.2.1 Le modèle SIMPLE

La seconde grande approche de la distinctivité consiste à appréhender ce phénomène comme la mesure dans laquelle un indice particulier (ou un ensemble d'indice) signe un événement spécifique en excluant les autres événements (e.g., Badham et al., 2016 ; Brown et al., 2007 ; Forrin et al., 2012 ; Jamieson et al., 2016 ; MacLeod et al., 2010 ; Nairne, 2006 ; Oker & Versace, 2014 ; Watkins & Watkins, 1975). Dans ce cadre, un souvenir spécifique est considéré comme distinct, lorsqu'il est plus facilement discriminable des autres (i.e., qu'il présente un plus faible degré de chevauchement) (Surprenant & Neath, 2009a). Cette approche repose sur l'idée que le chevauchement nuit à la discrimination des traces en générant des interférences. Ce chevauchement peut impliquer toutes les dimensions (e.g., perceptive, sémantique, temporelle), mais il est généralement proposé que le chevauchement impacte plus particulièrement la dimension la plus impliquée dans la tâche (e.g., dimension temporelle pour le rappel sériel) (e.g., Brown et al., 2007). Ainsi, plus les traces en mémoire sont distinctes, et plus le système devrait être en mesure de les discriminer. Cette meilleure discrimination facilitera alors l'émergence de représentations spécifiques (e.g., Bowman et al., 2019). Cette conception de la distinctivité a été avancé dès la fin des années 1970 (Eysenck, 1979 ; Nelson, 1979) et a fait l'objet d'une modélisation par l'équipe de Neath, Brown et leurs collaborateurs à travers le modèle SIMPLE (*Scale, Independante, Memory, Perception, and Learning*, Brown et al., 2007 ; Neath & Brown, 2006). SIMPLE est un modèle de simulation computationnel et unitaire de la mémoire dans lequel une

trace est stockée pour chaque événement (comme MINVERVA 2, Hintzman, 1984, 1986). Le modèle repose sur quatre principes (Brown et al., 2007) :

1. *La dimension temporelle des traces mnésiques* (« temporal memory ») : les traces en mémoire sont en partie représentées en tenant compte de la distance temporelle entre les items par rapport au présent.

2. *La similarité des mécanismes à différentes échelles temporelles* (« scale similarity ») : la récupération en mémoire sur plusieurs échelles de temps (e.g., mémoire à court-terme, mémoire à long-terme) est régie par des mécanismes communs.

3. *Le principe de distinctivité locale* (« local distinctiveness ») : les performances d'une large gamme de tâche de mémoire sont déterminées par les interférences des voisins psychologiques, c'est-à-dire les traces similaires stockées dans le système (e.g., sur les dimensions temporelles et/ou perceptives selon la nature de la tâche).

4. *L'oubli basé sur l'interférence* (« interference-based forgetting ») : toute perte du souvenir résulte des interférences et non de la dégradation temporelle (« decay ») de la trace.

Ce modèle propose que l'émergence des représentations spécifiques s'apparente à une activité de discrimination entre les traces mnésiques, selon des mécanismes comparables à ceux en jeu dans une tâche de discrimination perceptive (Surprenant & Neath, 2009a). À ce titre, les auteurs ont proposé que le modèle puisse être combiné avec les modèles à traces multiples de la mémoire (Brown et al., 2007). SIMPLE à produit de nombreux résultats intéressant, en ce sens que ses modélisations ont par exemple permis de rendre compte des résultats de trois tâches (*Brown-Peterson*, *Complex span* et *Continual distractor*) qui sont supposés solliciter la mémoire à court-terme, la mémoire de travail et la mémoire à long-terme, à partir de la seule notion de réduction de l'interférence produite par les traces qui se chevauchent (voir Neath et al., 2014). Ce modèle permet donc d'expliquer des tâches initialement pensées pour relever de différents systèmes à travers la description de mécanismes communs au sein d'une approche unitaire de la mémoire.

Dans SIMPLE, la mémoire est conçue comme un espace géométrique à haute dimensionnalité, où chaque item étudié correspond à des coordonnées données dans cet espace. Les items distincts (i.e., les items qui diffèrent des autres en mémoire) sont situés dans des régions clairsemées. Les items non-distinctifs (i.e., les items qui ne diffèrent pas beaucoup des autres items en mémoire) sont situés dans des régions denses. L'émergence d'un souvenir n'apparaît pas spontanément, mais est plutôt guidés par des indices (voir *the Cue-Driven Principle*, Surprenant & Neath, 2009a ; voir aussi Tulving, 1983). Ainsi, lorsqu'un individu cherche à retrouver une information à partir d'un indice, la mémoire active les traces des items situées à proximité. La récupération d'un item distinct (i.e., située dans une région clairsemée) engendre la récupération de très peu de voisins proches. En revanche, la récupération d'un item peu distinct engendre nécessairement la récupération de nombreux

voisins proches. Les items distinctifs sont alors récupérés plus clairement que les éléments peu distinctifs, car ils sont associés à un nombre plus faible d'interférence en raison de la récupération de moins d'items similaires. Autrement dit, la distinctivité permettrait de réduire la *confusion* entre les traces. Le modèle SIMPLE offre alors une interprétation de l'effet de distinctivité basé sur le contraste (i.e., degré de chevauchement) entre les traces mnésiques lors de la récupération. Ce modèle reproduit l'effet Von Restorff sans supposer l'intervention de deux processus séparés (relationel *vs.* spécifique) dans le traitement du stimulus isolé. La seule différence de l'item isolé concerne sa « représentation » au sein d'un espace particulièrement peu peuplé lors de la récupération en comparaison des autres items (Brown et al., 2007). Dans ce modèle, la dimension pertinente à considérer pour calculer les valeurs de chevauchement entre les traces peut varier en fonction de la tâche et inclure une variété de facteurs tels que la dimension perceptive (Neath et al., 2006 ; Surprenant et al., 2006) ou la position de l'item au sein d'une liste (Neath & Brown, 2006). La dimension temporelle serait par exemple particulièrement impliquée pour le rappel sériel (Brown et al., 2007). S'inscrivant dans une approche fonctionelle de la mémoire, ce modèle insiste sur la similarité qualitative lors de la récupération en mémoire à toutes les échelles de temps (e.g., mémoire à court-terme, mémoire à long-terme). Il est toutefois important de noter que SIMPLE et l'approche en termes de double processus (Hunt, 2006, 2013) ne sont pas complètement contradictoires (Neath et al., 2014). L'encodage à travers les dimensions peut être comparé au traitement relationnel, tandis que l'espacement entre les items peut être comparé au traitement spécifique de l'item. En revanche, selon le modèle SIMPLE, les items distincts ne bénéficient pas d'un traitement particulier ; il n'y a pas deux traitements parallèles. Au lieu de cela, le rappel est seulement déterminé par le degré de chevauchement entre la valeur d'un item et celle de ses voisins.

En accord avec la théorie de l'alignement structurel, le traitement conjoint de la similarité et de la spécificité (différences alignées), tel celui mis en œuvre dans l'isolation, doit produire des bénéfices mnésiques plus important que ceux qui se basent seulement sur un traitement des différences (différences non-alignées) (Surprenant & Neath, 2009a). En revanche, et contrairement à l'approche en terme de double processus de Hunt, une simple réduction du chevauchement peut tout de même engendrer un bénéfice mnésique (e.g., Surprenant et al., 2006). L'avantage supérieur du traitement conjoint de la similarité et de la différence peut sembler paradoxal, mais pas si l'on considère la demande en terme de discrimination dans son intégralité (Nairne, 2006). Certes, l'accès à l'item cible dépend de la capacité du système à dicriminer les items au sein de la liste, mais il dépend également de sa capacité à restreindre l'activation sur l'ensemble des traces. Bien que la similarité peut perturber la discrimination des items de la liste, elle permet de limiter très efficacement l'activation de l'ensemble de discrimination (i.e., elle rend plus salliant un sous-ensemble de traces).

En somme, ce que propose que le modèle SIMPLE, c'est qu'un item distinct (e.g., dans une liste) correspond simplement à un item qui subit peu d'interférences (i.e., chevauchement) par rapport aux items concurrents (e.g., les autres mots de la liste). Plus les items sont proches les uns des autres sur une dimension donnée, moins ils sont discriminables et plus ils sont difficiles à restituer dans une tâche de mémoire spécifique. Ce modèle présente l'avantage de rendre compte du bénéfice supérieur des items qui sont spécifique au sein d'un ensemble de trace partageant des caractéristiques (Hunt, 2006), sans supposer l'intervention de plusieurs processus. À ce titre, non seulement il apparait comme plus parcimonieux que l'approche en terme de double processus, mais il permet également de définir la distinctivité selon une conception moins restrictive. Dans ce cadre, même si des traces qui présentent des différences en relation avec des similarités (différences alignées) doivent être davantage facilitatrice pour les activitées mnésiques discriminantes, un plus faible chevauchement peut tout de même produire un bénéfice en comparaison d'une situation de plus fort chevauchement. Par conséquent, et bien que dans la suite de ce travail de thèse, nous ne nous baserons pas directement sur les modélisations compatationelles de SIMPLE, nous garderons l'idée selon laquelle la distinctivité relève d'un faible chevauchement entre les traces. En effet, cette définition moins restrictive pourrait présenter l'avantage d'expliquer d'autres effets qui ne sont généralement pas directement décrits comme relevant d'un effet de distinctivité au sein d'une approche en terme de double processus. En ce sens, elle semble plus adéquat pour rendre compte des mécanismes communs à diverses tâches, et fournit donc l'opportunité d'avancer vers une perspective unificatrice des processus mnésiques en jeu dans l'émergence des représentations spécifiques. Notre objectif n'est pas de proposer une liste exhaustive des effets, mais seulement d'illustrer que le chevauchement des traces comme facteur perturbant l'émergence des représentations spécifiques, présente l'avantage de rendre compte de nombreuses tâches relevant d'une activité de discrimination en mémoire.

2.2.2.2 Chevauchement des traces et autres tâches mnésiques

La réduction du chevauchement des traces mnésiques pourrait tout d'abord rendre compte des effets de similarité en mémoire de travail. En effet, il est largement admis que la similarité réduit les performances de rappel sériel en mémoire de travail, qu'il s'agisse d'une similarité phonologique (Baddeley, 1966 ; Conrad & Hull, 1964), motrice (Downing-Doucet & Guérard, 2014 ; Poizner et al., 1981) ou encore visuelle (Avons & Mason, 1999). Basé sur la conception selon laquelle la limite de la capacité de la mémoire de travail serait dans une large mesure dépendante des interférences (Nairne, 1990 ; Oberauer & Kliegl, 2006), ce type de résultat pourrait refléter l'effet des interférences produites par le chevauchement des stimuli similaires (Oberauer et al., 2016 ; Surprenant & Neath, 2009a).

L'effet délétère du chevauchement des traces pour l'émergence des représentations spécifiques peut ensuite être illustré à travers l'effet d'éventail (*Fan Effect*). L'effet d'éven-

tail correspond à l'observation selon laquelle les temps de réaction et le nombre d'erreurs augmentent dans les tâches de mémoire lorsque le nombre d'items associés augmente. Dans son étude princeps, Anderson (1974) a demandé à des participants d'apprendre une série de 26 énoncés, dont chacun prenait la forme suivante : un personnage se trouvait dans un lieu donné (e.g., un hippie est dans le parc ; un marin est dans l'église). Le personnage et le lieu pouvaient apparaître une ou deux fois dans la liste. Il y avait quatre types de phrases : (1) le personnage apparaît une fois et lieu une fois ; (2) le personnage apparaissait deux fois et le lieu une fois ; (3) le personnage apparaissait une fois et le lieu deux fois ; et (4) le personnage apparaissait deux fois et le lieu deux fois. Les participants étudiaient le matériel jusqu'à ce qu'ils puissent tous s'en souvenir avec précision, puis ils étaient invités à réaliser un test de reconnaissance. Dans ce dernier, une phrase était présentée et le participant devaient indiquer, aussi rapidement que possible, s'il s'agissait d'une des phrases qu'ils avaient eu à mémoriser. La principale observation est que plus un item était apparut fréquemment, plus le temps de réponse était long. Pour les phrases dans lesquelles le personnage et le lieu n'apparaissaient chacun qu'une fois, le temps de réponse moyen était de 1,11 s. Pour les phrases dans lesquelles le personnage et le lieu apparaissaient deux fois, le temps de réponse était plus long (1,21 s). Pour les phrases dans lesquelles soit le personnage apparaissait deux fois et le lieu une fois, soit le personnage une fois et le lieu deux fois, les temps de réponse se situaient entre les deux, à 1,17 s. Le temps nécessaire pour reconnaître correctement une phrase augmentait donc avec le nombre d'énoncés étudié sur le personnage et avec le nombre d'énoncés étudiés sur le lieu. Ainsi, plus un mot-indice est associé à un nombre important d'autres mots, moins l'indice est efficace pour la récupération d'un mot cible spécifique (Nelson et al., 1998). En accord avec les modèles à traces multiples, la probabilité de récupérer une trace dépend de son activation par rapport à l'activation des autres traces : plus le nombre d'items associé à un même contexte est élevée, plus la probabilité de récupérer spécifiquement un item cible est faible (Wixted, 2005).

Ces exemples mettent en évidence que la simple réduction du chevauchement des traces peut être bénéfique dans les tâches nécessitants de faire émerger des représentations spécifiques. Ce type de résultat apparaît alors compatible avec les modèles à traces multiples selon lesquels ce type de représentation émerge d'une activité de discrimination (e.g., Versace et al., 2009, 2014). Toutefois, l'observation selon laquelle la simple réduction du chevauchement peut faciliter l'émergence de représentations spécifiques soulève une contradiction apparente avec l'approche double processus de la distinctivité, en ce sens que cette dernière prédit que le traitement des spécificités ne devrait être efficace qu'en combinaison d'un traitement relationnel (Hunt, 2006, 2013). Aussi, de nombreuses études n'ont pas observé d'effet bénéfique d'un faible chevauchement des items en comparaison d'items dont le chevauchement était plus élevé (e.g., Hunt & Elliot, 1980). Il convient alors de déterminer plus précisement les conditions dans lesquels un faible chevauchement est bénéfique,

et celles dans lesquelles les spécificités des items ne sont bénéfiques qu'en combinaison des relations entre les items.

2.3 Les conditions à l'apparition d'un effet du chevauchement entre les traces

De nombreux auteurs ont proposé que la distinctivité permettait à la fois d'augmenter le nombre d'items correctement rappelés ou reconnus, mais aussi de réduire les erreurs de mémoire (e.g., Gunter et al., 2007 ; Huff & Bodner, 2013 ; Huff & Aschenbrenner, 2018), À l'inverse, d'autres chercheurs ont proposé que la distinctivité n'agissait pas de la même manière sur ces deux types de mesures (Hunt, 2006, 2013 ; Hunt et al., 2011). Par exemple, des nombreuses études ont mis en évidence que la présentation d'items signifiants sous un format d'images peut réduire les fausses reconnaissances en comparaison d'une présentation auditive (e.g., Israel & Schacter, 1997 ; Parker et al., 2017 ; Smith & Hunt, 1998). La présentation d'images favoriserait un encodage enrichi des traces, ce qui en retour les rendrait plus distinctes Smith & Hunt (2020). Aussi, il a été mis en évidence que le type de présentation affectait les performances de fausses reconnaissances, mais pas celles de bonnes reconnaissances (Smith & Hunt, 1998).

Cette hétérogénéité des résultats s'explique sans doute par la diversité des tâches et des variables mise en jeu pour manipuler la distinctivité. Si l'on considère la distinctivité comme une réduction du chevauchement, alors il est probable que son effet soit dépendant du degré de discrimination que la tâche nécessite. En d'autres termes, à quel point la tâche nécessite que le participant fasse émerger une représentation spécifique. En accord avec le principe de spécificité (Surprenant & Neath, 2009a), plus le degré de spécificité serait élevé (i.e., plus la tâche nécessite d'accéder des caractéristiques précises) et plus la demande de discrimination serait élevée. Une manipulation mineure du degré de distinctivité - telle que le simple chevauchement entre les traces - pourrait alors être particulièrement favorable pour réduire les erreurs de mémoire, car le participant doit accéder à de nombreux détails de l'information et ainsi la demande de discrimination entre les traces est très élevée (Surprenant et al., 2006). À ce titre, de nombreuses études ont établi que le chevauchement sémantique (e.g., Roediger & McDermott, 1995) ou perceptif (e.g., Migo et al., 2013) entre les stimuli présentés durant phase d'apprentissage augmente la probabilité ultérieure de faussement reconnaître des leurres (i.e., items qui présentent un chevauchement avec les items étudiés) lors de la phase de test. De même, un leurre perceptif présenté durant la phase de test, favorise les fausses reconnaissance en comparaison des items tests pour lesquels le chevauchement est plus faible (pour une revue, voir Leal & Yassa, 2018). En revanche, une configuration plus complexe - telle que l'isolation - pourrait être nécessaire pour augmenter le nombre d'items rappelés ou reconnus afin de rendre la trace « saillante » en mémoire. Pour ce type de mesure, le degré de spécificité de la représentation né-

cessaire pour réaliser la tâche est moins important puisque les erreurs sont généralement ignorées[2] (Hunt & Elliot, 1980). À ce titre, les différences non-alignées (simple réduction du chevauchement) seraient insuffisante pour générer des effets significatifs ; des différences alignées (différence au sein de la similarité) réduisant davantage le chevauchement serait alors nécessaire.

L'hypothèse selon laquelle l'effet du chevauchement des traces dépend du degré de discrimination (i.e., de précision de la réponse nécessaire à la tâche) est compatible avec les résultats rapportés par Parker et al. (2017). En se basant sur l'observation selon laquelle la présentation d'images en comparaison d'une présentation de mots diminue le taux de fausse reconnaissance (e.g., Israel & Schacter, 1997), ces auteurs ont étudié l'effet de la perturbation des traitements visuelles au travers d'un masque visuel dynamique (*Dynamic Visual Noise*, DVN). L'hypothèse était que si la présentation des images réduit les fausses reconnaissances à travers une distinctivité induite par des caractéristiques visuelle supplémentaires de la trace, alors le DVN devait en réduire l'effet bénéfique. D'une part, les résultats ont répliqué l'observation selon laquelle le type de présentation n'affecte pas les bonnes reconnaissances, mais diminue le taux de fausses reconnaissances en condition image en comparaison des mots. D'autre part, le DVN réduisait cette effet bénéfique de la présentation visuelle, mais uniquement pour les fausses reconnaissances. Ainsi, le bénéfice de la présentation d'images semble bien sous-tendu par un traitement perceptif qui permet d'augmenter la distinctivité des traces (Ensor et al., 2019). De plus, ce bénéfice semble limité aux fausses reconnaissances.

Ces résultats pourraient alors refléter une plus faible demande de discrimination des essais pour lesquels l'item test présente un fort chevauchement avec les items étudiés en comparaison de ceux où l'item test correspond à l'item étudié. En effet, tandis que dans la condition de rejet du leure, le chevauchement favorise l'activation d'un grand nombre de traces des items étudiés, et peut ainsi induire le sentiment que l'item a été étudié, dans la condition où l'item doit être reconnu, celui-ci active spécifiquement la bonne trace en mémoire. La condition de rejet de leurre nécessite donc de discriminer traces les unes des autres de façon particulièrement prononcé afin de déterminer que l'item présenté n'a pas été étudié. En revanche, dans la condition où l'item test correspond à l'item étudié, la présentation de l'item active spécifiquement la trace en mémoire et ne nécessite donc pas une forte discrimination. Ainsi, ces résultats suggèrent d'une part, que la demande en termes de discrimination est plus faible pour reconnaitre un item étudié que pour rejeter un leurre. D'autres part, ils mettent en évidence que la réduction du chevauchement des traces semble limitée aux essais pour lesquels cette demande de discrimination est élevée.

Les modèles à traces multiples de la mémoire suggèrent toutefois que cette distinction

2. Dans les tâches classiques de reconnaissance, les erreurs peuvent être considérées, mais elles portent sur la capacité du participant à rejeter un intrus pour lequel le chevauchement est très faible. Par conséquent, la demande en termes de discrimination pour ces items reste peu élevée.

des mécanismes de distinctivité à partir de la simple différenciation du degré de spécificité nécessaire à la tâche pourrait s'avérer insuffisante. En effet, ces modèles proposent que la formation d'une trace soit influencée par l'activation des traces antérieures induite par la situation présente (Hintzman, 1986 ; Logan, 1988 ; Whittlesea, 1987, 1989). Plus précisement, dans une approche émergente de la représentation, et en particulier dans les modèles à traces multiples, la formation d'une nouvelle trace dépend des traces passées, en ce sens qu'il n'y a pas de perception brute (voir Versace et al., 2009, 2014). Par conséquent, l'impact des traces mnésiques antérieures sur la formation d'une nouvelle trace pourrait être particulièrement dépendant de la similarité du contexte de la situation actuelle avec le contexte des autres traces en compétition. Autrement dit, lorsque le contexte est similaire, les traces de la situation actuelle pourrait davantage inclure (i.e., intégrer) les traces passées similaires que lorsque le contexte est différent (voir Brunec et al., 2020 ; voir aussi Ezzyat & Davachi, 2021). En effet, il ne serait pas adapté pour un système que les diverses stimulations qui se produisent au sein d'un même contexte soient dissociées, car cela perturberait la capacité à ré-activer une trace mnésique dans sa totalité (i.e., perturberait le mécanisme de complétion des patterns, Zotow et al., 2020). Par exemple, la capacité d'un individu à se rappeler d'un événement dans sa globalité, nécessite bien d'intégrer les différents moments de l'événement les uns avec les autres. En revanche, lorsque des traces qui sous-tendent des événements différents se chevauchent, l'intégration des caractéristiques du contexte permettrait de réduire le chevauchement (Brunec et al., 2020 ; Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Kent et al., 2016).

À un niveau neurophysiologique, cette intégration du contexte pourrait faire intervenir un mécanisme de séparation des patterns (Ekstrom & Yonelinas, 2020) qui permet de générer un modèle d'activité neuronal distincts au sein du lobe temporal médian lorsque les percepts d'entrée présentent un fort chevauchement (Hainmueller & Bartos, 2020 ; Riphagen et al., 2020). Cette réduction du chevauchement des traces par le mécanisme de séparation des patterns permet alors de rendre la trace plus distincte et produit des effets comportementaux mesurables (Zotow et al., 2020). La séparation des patterns ne semble toutefois pas totalement supprimer le chevauchement entre les traces (Kumaran & McClelland, 2012) ; sans quoi un système unique de mémoire serait difficilement en mesure de produire des représentations catégorielles en extrayant les régularités des stimulations répétées durant des expériences similaires (Quiroga, 2020).

On peut alors supposer que lorsque le contexte varie fortement entre les événements, l'apport de la réduction du chevauchement des traces devrait être considérablement réduit, voire inefficient, car l'intégration de caractéristiques contextuelles permettrait de réduire le chevauchement entre les traces des stmuli similaires. Cette proposition fait écho à une récente définition de la distinctivité avancée par Siefke et al. (2019). Selon ces auteurs, l'effet de distinctivité pourrait se caractériser par un changement de représentation du contexte spatiotemporel. Ils ont rapporté que le rappel de la source d'un mot (la couleur) était

meilleur pour ceux pour lesquels un changement de contexte se produisait (changement de couleurs du cadre dans lequel le mot été présenté), que pour les mots pour lesquels le contexte était établi (*Expérience 1*). De plus, ce bénéfice du changement de contexte se retrouvait seulement lorsque le changement était peu fréquent et permettait ainsi d'établir un contexte, mais pas lorsqu'il était trop fréquent de sorte qu'il ne permettait pas d'installer un contexte stable (*Expérience 2*). Ainsi, lorsque les items appartiennent à un même contexte, la simple réduction du chevauchement des stimuli pourrait être fortement bénéfique en mémoire (*distinctivité intra-contexte*), car les différentes caractéristiques de l'événement ne pourraient pas bénéficier d'une réduction du chevauchement au travers du mécanisme de séparation des patterns. À l'inverse, lorsque les items peuvent bénéficier d'un changement de contexte (*distinctivité inter-contexte*), le chevauchement des caractéristiques des stimuli produirait des effets modestes (ou non-mesurables) parce qu'un mécanisme de séparation des patterns réduirait déjà suffisamment le chevauchement entre les traces en intégrant davantage de caractéristiques contextuelles (Brunec et al., 2020). À l'appui de cette hypothèse, il a été rapporté que les informations rencontrées au cours d'un même événement sont davantage intégrées et présente un chevauchement plus élevé que ceux appartenant à des événements distincts (Ezzyat & Davachi, 2021). Puisque la réduction du chevauchement de traces par le mécanisme de séparation des patterns dans les conditions de distinctivité inter-contexte ne serait toutefois pas parfaite (Kumaran & McClelland, 2012 ; Quiroga, 2020), un plus faible taux de chevauchement des stimuli pourrait tout de même produire des effets bénéfiques lorsque la demande en terme de discrimination est très élevée (Surprenant & Neath, 2009a).

En somme, deux principaux facteurs semblent pertinent à considérer lorsqu'il s'agit de manipuler la distinctivité dans les tâches relevant d'une activité de discrimination selon une définition de faible chevauchement entre les traces. Tout d'abord, une faible distinctivité apparaît perturbatrice seulement lorsque l'individu doit accéder à une représentation spécifique, riche et détaillée. Ensuite, la distinctivité semble d'autant plus utile que le contexte est invariant (distinctivité intra-contexte), car le mécanisme de séparation des patterns ne permet pas de réduire le chevauchement entre les traces à travers l'intégration de caractéristiques contextuelles. Les caractéristiques contextuelles seraient particulièrement efficace pour réduire le chevauchement des traces. Il apparaît donc pertinent de préciser les mécanismes qui sous-tendent ce bénéfice du contexte pour réduire le chevauchement des traces.

2.4 L'importance de la richesse de la trace

L'ajout d'un contexte favorise la discrimination mnésique (Vogt & Magnussen, 2007). Le bénéfice du contexte pour réduire le chevauchement des traces, et donc l'activité de discrimination pourrait s'expliquer par un enrichissement de la trace. En effet, un nombre plus élevé de composants de la trace est associé à une probabilité réduite de chevauchement

entre les traces du système (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Jamieson et al., 2016). Cette facilitation de la discrimination par une plus grande richesse de la trace nécessiterait que les différents composants soient intégrés les uns avec les autres (Versace et al., 2009). L'intégration des composants se produit à plusieurs niveaux de traitement. Tout d'abort, à un niveau perceptif (Treisman, 1995, 1999) les différents signaux unisensoriels (*intégration unisensoriel*), puis les signaux multisensoriels sont intégrés les uns avec les autres (*intégration multisensoriel*) (Dieuleveult et al., 2017). Ensuite, à un niveau plus élevé, les différentes composants d'un événement peuvent être liées entre eux (i.e., *binding*, Yonelinas, 2013) afin d'intégrer par exemple les informations d'un événement à son contexte spatial et temporel (Tulving, 1972, 1993). Le binding promeut la formation d'une représentation cohérente et unifiée d'un événement et favorise ainsi l'accés à un souvenir spécifique (Tulving, 1983).

Le modèle Représentationnel Hiérarchique (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010) permet d'illustrer l'importance de l'intégration des composants dans l'activité de discrimination. En accord avec l'approche connexionniste, les représentations sont supposées être largement distribuées, mais ce que propose ce modèle, c'est que cette distribution de la représentation se produit dans un système où les caractéristiques des objets et des scènes sont progressivement intégrées à travers un processus de *conjonction* (i.e., un processus d'intégration). De plus, les représentations mnésiques émergeraient de l'activation des unités de traitement perceptives. Ainsi, la discrimination mnésique résulterait des mêmes processus cérébraux que la discrimination perceptive. Toutes les représentations visuelles par exemple, sont traitées de manière hiérarchique le long de la voie ventrale (voie qui traite les les informations visuelles du cortex visuel primaire vers le lobe temporal interne), des traitements de conjonctions le plus simple au sein du cortex visuel, aux traitements de conjonctions les plus complexes dans l'hippocampe (Cowell et al., 2019). De façon remarquablement similaire au processus de séparation des patterns, les conjonctions permettraient de réduire le chevauchement entre les représentations qui se chevauchent (voir Kent et al., 2016 pour une revue). Les interférences sensorielles entre les caractéristiques individuelles du stimulus (e.g., lignes, couleurs) peuvent être résolues dans le cortex sensoriel. Lorsque des caractéristiques plus complexes sur le plan perceptif sont introduites (e.g., objets), les interférences peuvent être résolues à un niveau de traitement plus élevé (e.g., cortex périrhinal). Enfin, les codes combinatoires (e.g., les représentations conjonctives de scènes d'objets dans un contexte spatial) sont traités au sein de l'hippocampe (voir Figure 2.2). De même que Hunt propose de rapprocher les jugements de différences perceptives et les mécanismes de distinctivité en mémoire (Hunt, 2006, 2013), ce modèle propose que les conjonctions seraient à la fois à l'origine de la réduction des interférences produites par des représentations qui se chevauchent en mémoire, mais aussi de la levée de l'ambiguïté entre plusieurs stimuli visuels similaires dans une simple tâche perceptive. À ce titre, les conjonctions ne seraient pas seulement cruciales pour réduire les interférences en mémoire,

mais permettraient également de lever l'ambiguïté de stimuli visuellement similaires dans des tâches supposées non-mnésiques.

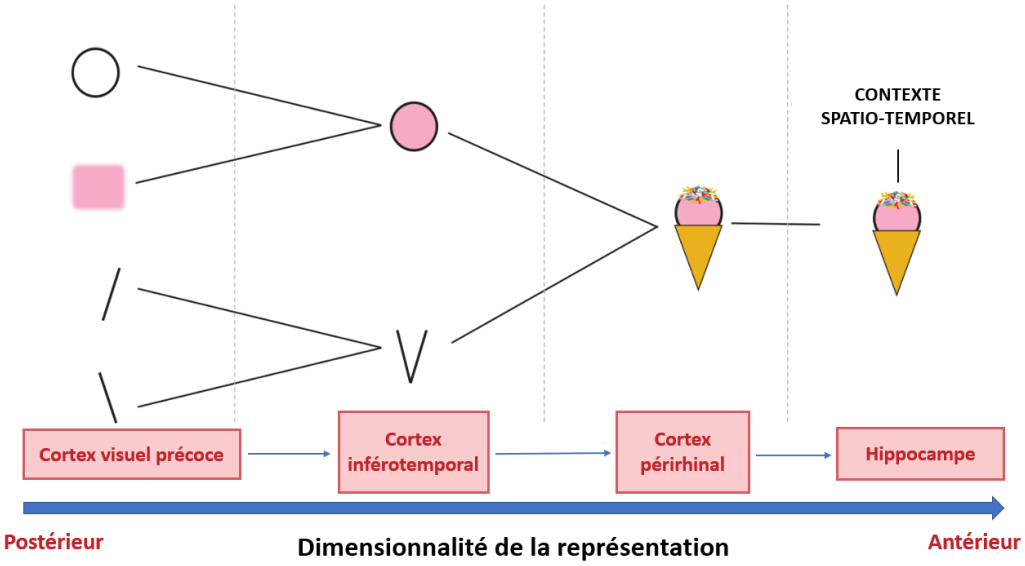


FIGURE 2.2 – Illustration du modèle représentationnel hiérarchique (adpaté de Cowell et al., 2019).

À l'appui de cette hypothèse, il a été rapporté que le cortex périrhinal était impliqué dans le traitement perceptifs d'objets complexes (Barense et al., 2007 ; Buckley et al., 2001 ; Bussey et al., 2002) et des lésions de ce cortex induisaient des fausse reconnaissances à partir des interférences générées par les souvenirs similaires (Burke et al., 2010 ; McTighe et al., 2010). De même, de plus en plus de données indiquent que l'hippocampe sous-tend à la fois le traitement des conjonctions d'informations spatiales complexes en mémoire (e.g., Girardeau et al., 2009), mais aussi dans des tâches présumées non-mnésiques (voir Lee et al., 2012, pour une revue). En accord avec les principes de l'émergence, l'intégration serait particulièrement efficace pour réduire le chevauchement entre les traces, car la trace intégrée aurait des propriétés qui ne sont pas réductibles à la somme de ses parties (e.g., Baker et al., 2002 ; Sripati & Olson, 2010). En ce sens, Kent et al. (2016) propose que la réduction des interférences par le mécanisme de séparation des patterns s'apparente à un traitement de conjonctions. Ainsi, l'intégration des différents composants permettrait d'augmenter la richesse des traces et favoriserait ainsi l'activité de discrimination nécessaire à l'émergence des représentations spécifiques. Plus la tâche nécessite de faire émerger une représentation spécifique en réduisant le chevauchement entre les traces, plus elle nécessiterait d'intégrer les différents composants d'une trace. À ce titre, en s'inspirant de Leritz et al. (2006), Brunel (2010) propose que les tâches de mémoire puissent être représentées sur un continuum d'exigence de récupération en fonction du degré d'intégration des différents composants les uns avec les autres. En accord avec les modèles à traces multiples de la mémoire, plus la tâche nécessite une activité de discrimination afin de réduire le nombre de traces activées

et plus l'intégration des composants serait facilitatrice. Autrement dit, l'intégration des composants permettrait de rendre les traces distinctes les unes des autres, afin que le système soit en mesure de limiter la propagation de l'activation des traces ; propagation qui favorise l'activité de catégorisation, mais perturbe l'activité de discrimination.

Ce bénéfice de la distinctivité induite par l'intégration afin de réduire l'activation d'un grand nombre de traces peut être illustrée par les résultats rapportés par Brunel et al. (2013, voir aussi 2010). L'expérience se basait sur un paradigme d'amorçage intersensorielle qui se déroulait en trois phases. Dans *une première phase associative*, les participants étaient exposés à une présentation simultanée de formes et de sons afin de créer une association entre ces stimuli. La tâche des participants consistait à déterminer si le son présenté était aigu ou grave ; l'association était alors réalisée de façon incidente. Trois quarts des formes étaient présentés en même temps qu'un son (bruit blanc), tandis que le dernier quart restant était présenté sans son (et inversement pour l'autre catégorie de forme). Ainsi, parmi les quatre formes de deux catégories, l'une se distinguait (condition d'*isolation*), soit par sa propriété sonore parmi les formes non-sonores, soit par sa propriété non-sonore parmi les formes sonores. Dans *une seconde phase d'amorçage*, les participants devaient à nouveau déterminer si les sons présentés étaient aigus ou graves, mais la présentation d'un son était précédé par l'une des formes présentées durant la première phase. La forme géométrique devait réactiver en mémoire le son associé et induire un amorçage qui devait se traduire par une facilitation (i.e., diminution du temps de réponse) du traitement de catégorisation du son (voir Brunel et al., 2009). Les résultats ont montré qu'en condition de *faible distinctivité* (niveau de gris similaire entre les formes d'une catégorie), la présentation de la forme isolée (non-sonore parmi les formes sonores) entrainait une diminution des temps de réponse pour catégoriser les cibles sonores, mais aucun effet d'amorçage n'était observé lorsque la forme isolée était sonore parmi des non-sonore. Selon les auteurs, l'absence de caractéristique distinctive aurait induit un processus de généralisation des traces similaires, ce qui aurait respectivement conduit à ce que la forme isolée acquière la propriété sonore lorsqu'elle était présentée parmi des formes similaires sonores, et ce qu'elle perde sa propriété sonore lorsqu'elle était présentée parmi des formes non-sonores. En accord avec cette interprétation, ce phénomène de généralisation n'était pas observé en condition de *forte distinctivité*, c'est-à-dire, lorsque les formes correspondaient à des niveaux de gris plus distincts. Dans cette condition, la présentation de la forme sonore isolée en amorce induisait un effet d'amorçage. En raison de la forte distinctivité des traces, la forme sonore isolée aurait pu être discriminée des autres formes, et ainsi, l'activation ne se seraient pas propagée aux autres traces car trop dissimilaires. Cette interprétation est confirmée par les résultats de *la troisième phase* dans laquelle les participants étaient invités à réaliser une *tâche de reconnaissance*. Alors qu'ils n'étaient pas en mesure de désigner la forme sonore ou non-sonore isolée parmi les autres formes non-isolées en condition de faible distincti-

vité (réponse au niveau du hasard), ils identifiaient correctement la forme isolée dans la condition de forte distinctivité.

En somme, la distinctivité pourrait relever d'une réduction du chevauchement entre les traces, et cette réduction pourrait être obtenue en rendant les traces plus riches au travers d'une conjonction (i.e., intégration) des différents composants de la trace. Le traitement de la spécificité au sein de la similarité est plus efficace que la simple réduction du chevauchement pour favoriser l'émergence de représentation spécifique (e.g., Hunt, 2006). Toutefois, un plus faible degré de chevauchement semble produire des bénéfices (e.g. Anderson, 1974 ; Surprenant et al., 2006) lorsque (1) le degré de spécificité/précision pour réaliser la tâche est très élevé, et ceux d'autant plus que (2) la demande de la tâche ne permet pas d'induire un changement de contexte de la représentation. En cas de changement de contexte, le mécanisme de séparation des patterns pourraient fortement réduire le chevauchement entre les traces similaires à travers l'intégration de caractéristiques contextuelles. Cela rendrait alors moins efficaces les manipulations de la distinctivité des stimuli en termes de simple chevauchement. Lorsque la tâche ne nécessite pas de rappeler précisément l'information et/ou que le contexte varie entre les informations a rappeler, alors un item ne serait distinctif que s'il induit une « saillance mnésique » au moyen d'un configuration plus complexe en terme de spécificité au sein d'une similarité (différences alignées). Toutefois, si la réduction du chevauchement est sous-tendue par l'intégration des différents composants de la trace, il est alors nécessaire de déterminer le contenu des traces en mémoire. Dans le **Chapitre 1**, nous avons briévement abordée l'idée selon laquelle le format des représentations diffèrent entre les conceptions multi-systèmes et les conceptions uni-système de la mémoire. Dans la lignée des modèles non-abstractif à traces multiples l'approche incarnée et située de la cognition propose que les traces mnésiques soient principalement de nature sensorimotrices. À ce titre, et en accord avec le modèle représentationnel hiérarchique, les unités de traitements mnésique ne seraient pas dissociées des unités de traitement perceptive. Cela suggère que la spécificité des traces en mémoire ne peut être correctement caractérisée qu'en considérant les processus perceptifs sous-jacent. Ainsi, le **Chapitre 3** vise à déterminer l'implication des systèmes sensoriels dans l'émergence des représentations en mémoire, mais aussi plus largement à définir cette approche dans le champ des (neuro)sciences cognitives actuelles.

Synthèse intermédiaire

Dans ce chapitre, nous avons abordé les mécanismes qui sous-tendent la distinctivité des traces en mémoire. Deux grandes conceptions de la distinctivité ont été proposées. Selon la conception en terme de double processus, la distinctivité repose à la fois sur un traitement conjoint des différences (i.e., traitement spécifique) et des similarités (i.e., traitement relationnel). Selon une conception de la distinctivité en tant que réduction du chevauchement des traces, elle correspondrait à la mesure dans laquelle les caractéristiques d'une trace signent un événement spécifique en excluant les autres. Dans ce cadre, un souvenir spécifique est considéré comme distinct, lorsqu'il est plus discriminable des autres en raison d'un plus faible chevauchement. Cette seconde conception de la distinctivité présente l'avantage d'être moins restrictive, mais l'effet d'un faible chevauchement des traces pourraient ne se manifester que sous certaines conditions. Un plus faible chevauchement serait bénéfique pour l'émergence de représentations spécifique lorsque la tâche nécessite d'accéder à des détails précis, et que le contexte demeure invariant. En cas de variation du contexte, le mécanisme de séparation des patterns réduirait le chevauchement entre les traces à travers l'intégration de caractéristiques contextuelles. Ainsi, les caractéristiques contextuelles, et plus largement l'intégration (i.e., la conjonction) de davantage d'informations permettrait d'enrichir la trace. En retour, cela permettrait de réduire le chevauchement et favoriserait donc la discrimination entre les traces. Selon le modèle Représentationnel Hierarchique, l'intégration de plus en plus complexe des composants visuels, le long de la voie ventrale ne faciliterait pas seulement la discrimination des traces mnésiques, mais aussi la discrimination perceptive. En accord avec l'approche incarnée et située de la cognition, les unités de traitements mnésiques présenterait *a minima* un recouvrement avec celles impliquées dans les processus perceptifs. Dans le chapitre suivant, nous décrirons les mécanismes incarnés qui sous-tendent les relations entre les processus perceptifs et mnésiques.

Chapitre 3

Les « sens » de la mémoire

Jordan Mille[1], Valentin Magnon[1], Rémy Versace[2], Guillaume T. Vallet[1]

[1] *Université Clermont Auvergne, CNRS, LAPSCO (UMR6024), F-63000 Clermont-Ferrand, France*

[2] *Université Lyon 2, EMC (EA3082), Lyon, France*

Mille, J., Magnon, V., Versace, R., & Vallet, G.T., (2021). Les « sens » de la mémoire. *Intellectica*, *74*, 185-209.

3.1 Résumé

L'approche incarnée et située prédit des interactions directes entre les traitements sensorimoteurs et cognitifs. Cet article présente les arguments en faveur de telles interactions en se concentrant sur le fonctionnement sensoriel et mnésique chez le jeune adulte, ainsi que sur la question des mécanismes qui sous-tendent ces interactions. Ces mécanismes incarnés et situés s'accompagnent non seulement d'interrogations épistémologiques fondamentales sur la notion de représentation et de modularité des fonctions cognitives, mais aussi d'enjeux d'ordre appliqué, en particulier lorsque l'approche incarnée et située est appréhendée selon un critère de fécondité épistémique. Cette fécondité est illustrée avec l'étude du vieillissement cognitif, car le vieillissement est marqué par des changements concomitants dans le traitement sensorimoteur et mnésique.

Mot-clés : cognition incarnée, mémoire, perception, distinctivité, vieillissement, épistémologie

3.2 Introduction

Dans son acception générale, l'approche incarnée et située de la cognition place le corps et l'environnement au centre du fonctionnement cognitif. La cognition naîtrait de l'interaction de l'individu avec son milieu, ce qui induit naturellement un intérêt marqué pour l'étude de l'action et par extension de la motricité. Néanmoins, les études qui abordent le fonctionnement sensoriel pour lui-même sont moins nombreuses et l'intérêt pour la perception est parfois réduit aux interactions qui se produisent avec le fonctionnement moteur (voir par exemple Gentsch et al., 2016). Pourtant, étudier l'incarnation de la cognition implique tout autant de considérer les sensations et la perception. L'objectif de cet article est de s'interroger sur le rôle du fonctionnement sensoriel dans la cognition à travers la question de la mémoire. Cet objectif répond à des enjeux épistémologiques fondamentaux et appliqués, en particulier lorsque l'approche incarnée et située de la mémoire est appréhendée selon un critère de fécondité épistémique. À ce titre, l'article se clôturera sur la capacité d'une vision incarnée, fondamentalement interactionniste entre les fonctionnements sensoriels et mnésiques, à rendre compte du vieillissement cognitif, ainsi qu'à fournir des pistes de recherche en termes de stimulation cognitive dans cette population.

3.3 Approche épistémologique de la cognition incarnée et située

Il y a bien des manières de définir l'approche incarnée et située de la cognition (voir par exemple Wilson, 2002). D'un point de vue étymologique, cette approche propose non seulement que la cognition doit être comprise à travers les contraintes de la situation (cognition située), mais aussi, et surtout, qu'elle est « enracinée » dans les spécificités d'un corps physique (cognition incarnée). Ainsi, cette approche pourrait être définie à un premier niveau à partir des mécanismes qui sous-tendent le caractère situé ou incarné de la cognition. Étudier le caractère incarné de la cognition reviendrait alors à donner une interprétation du fonctionnement de l'individu qui tient compte du corps. Il pourrait s'agir d'étudier le rôle de la posture corporelle dans les performances de mémoire (par ex., Dijkstra et al., 2007). Néanmoins, l'approche incarnée et située de la cognition s'accompagne bien souvent de revendications davantage méta-théoriques et d'ordre épistémologique qui supposent un second niveau de définition.

Ce second niveau de définition fait intervenir la façon dont cette approche envisage la notion de représentation. En effet, la cognition est classiquement appréhendée selon une approche « computo-symbolique ». Le monde externe serait représenté au sein d'un système cognitif grâce à la transformation des signaux captés de ce monde en codes (symboles) utilisés par des modules cognitifs. Ces derniers seraient sous-tendus par des structures cérébrales différentes (encapsulées) et effectueraient chacun un type de traitement particulier (spécia-

lisé) à partir d'un type de représentation donnée (Fodor, 1986). Toutefois, la particularité de cette forme de représentation serait d'être détachée des propriétés sensorimotrices (représentation dite amodale), ce qui permettrait un traitement d'ordre propositionnel comme en informatique (Pylyshyn, 1984).

Une approche incarnée et située de la cognition propose à l'inverse d'appréhender la cognition selon une vision fondamentalement distribuée du cerveau (telle que définie par le connexionnisme) dans laquelle les diverses fonctions cognitives (par ex., attentionnelles, mnésiques) ne sont ni localisées au sein d'une région cérébrale unique, ni cloisonnées les unes des autres. Il s'agit d'une vision interactionniste qui est associée à une conception modale (i.e., sensorimotrice) de la représentation. Autrement dit, les interactions produites entre le corps – à travers les fonctions sensorimotrices – et le monde laisseraient des traces de même nature sensorimotrice au sein du système cognitif. Les représentations ne seraient plus amodales et relativement stables, mais à l'inverse, elles seraient plutôt dynamiques et émergeraient de la simulation (i.e., re-création) des traces sensorimotrices cérébrales passées en fonction des contraintes de la situation présente (Barsalou, 1999 ; Barsalou et al., 2003). Il peut être important de noter qu'une vision plus radicale de l'approche incarnée et située propose d'envisager la cognition comme un simple couplage corps-environnement (approche autopoïètique) sans faire intervenir la notion de représentation (voir le paradigme enactiviste, Varela et al., 1993). Cette nouvelle conception de la représentation pourrait alors s'apparenter à un changement de paradigme, tel que défini par Thomas Khun (1983 ; voir par exemple, Varela et al., 1993). Autrement dit, l'approche incarnée et située de la cognition constituerait un changement d'une vision cohérente du monde, dans laquelle la cognition ne correspondrait plus à des calculs sur des représentations du monde externe sous une forme stable et abstraite (i.e., représentation amodale). Au lieu de cela, la cognition correspondrait aux capacités d'auto-organisation d'un organisme en interaction (à travers son corps) avec un environnement. Une telle position épistémologique radicale ne semble cependant pas nécessaire pour qualifier le processus de recherche d'approche incarnée et située. Ainsi, tous les chercheurs s'inscrivant dans cette approche n'adoptent pas pour autant une posture anti-représentationniste, mais une grande majorité semble s'accorder sur, 1) la nature sensorimotrice des connaissances et, 2) le caractère dynamique et émergeant des connaissances à partir des interactions sensorimotrices du corps et de l'environnement (par ex., Versace et al., 2009). En raison de ces points communs et ces divergences entre les chercheurs, il serait pertinent de définir cette approche à partir d'une vision plus pragmatique, d'ordre socio-épistémologique, à travers la notion de programme de recherche (Woloszyn & Hohol, 2017), comme nous allons le voir.

La notion de programme de recherche a été développée par le disciple de Karl Popper, et philosophe des sciences, Imre Lakatos (1976). Elle s'inscrit dans une approche hypothético-déductive classique, mais a été proposée afin de répondre aux limites du fal-

sificationnisme naïf[1] (Chalmers, 1976). Les programmes de recherche sont constitués d'un noyau dur (concept proche de la notion d'axiome) qui n'a pas pour but d'être falsifié (i.e., testé), mais qui permet aux chercheurs de ce programme de développer des prédictions spécifiques (*hypothèses auxiliaires*). Ces prédictions permettent à leur tour de construire des théories distinctes, théories qui seront alors testables, ajustables ou réfutables. Définir l'approche incarnée et située comme un programme de recherche permet de rendre compte de la diversité des propositions tenues par les chercheurs se revendiquant de cette approche (Wilson, 2002). Les programmes de recherche ne doivent donc pas nécessairement être vus comme des positions, ou paradigmes concurrents – en ce sens que leur objectif dépasse ce simple but – mais plutôt comme un déplacement progressif des questions de recherche. Autrement dit, un programme constituerait un « socle » théorique qui offrirait des opportunités de recherche qui ne sont pas permises (ou moins évidentes) au sein d'un autre programme de recherche. La réussite d'un programme doit alors être considérée à partir de la fécondité des connaissances produites[2], et son échec à partir d'un déplacement dégénératif des questions de recherches. Le *noyau dur* de la cognition incarnée et située pourrait correspondre à un objectif de définition et de circonscription des principes généraux de la relation corps-environnement de la cognition d'une part, et des mécanismes en jeu selon certaines variables d'autre part (besoin de la tâche, contraintes corporelles ou situationnelles, buts de l'individu, etc.). Il s'agirait notamment de considérer que les connaissances sont ancrées dans des constituants sensorimoteurs. Cela suggère une place centrale des sensations et de la perception d'un individu dans l'émergence des connaissances. Les *hypothèses auxiliaires* du programme de recherche de la cognition incarnée correspondraient, quant à elles, à la poursuite des questions de recherche que l'étude de la relation corps- environnement fait naître. Autrement dit, l'ancrage sensorimoteur des connaissances permet le développement d'*hypothèses auxiliaires* testables selon lesquelles, par exemple, la mémoire et la perception devraient produire des interactions directes et réciproques. À ce titre, la fécondité de ce programme – dont les modèles reposent généralement sur des expériences réalisées auprès de jeunes adultes, pourrait être évaluée à travers la capacité des modèles incarnés et situés à prédire des interactions directes et réciproques entre mémoire et perception chez d'autres populations, mais aussi à rendre compte plus précisément des mécanismes à l'origine de ces interactions. Nous proposons d'illustrer la fécondité de ce programme à travers l'étude du vieillissement qui se caractérise par un déclin sensoriel et mnésique conjoint.

1. Chalmers (1976) propose trois grandes limites au falsificationnisme : 1) la dépendance de l'observation par rapport à la théorie et la faillibilité des falsifications, 2) l'existence d'hypothèses auxiliaires non considérée dans la situation de test, 3) l'inadéquation du falsificationnisme dans l'étude de l'histoire des sciences modernes.

2. Dans cette approche et lorsque deux programmes de recherche (ou plus) sont en concurrence, le meilleur programme pourra être défini comme le plus fructueux, c'est-à-dire, celui qui conduit au plus grand nombre de découvertes.

3.4 Les interactions entre mémoire et perception

3.4.1 Vers une place centrale des sens dans la cognition

La perception a toujours été reconnue comme essentielle à la cognition, mais rarement en tant que composante constitutive de celle-ci. Ainsi, selon l'approche classique – computo-symbolique –, la perception est le plus souvent définie comme l'entrée du système cognitif (conformément au noyau dur de cette approche selon lequel les traitements cognitifs sont séquentiels et modulaires, voir par exemple Fodor, 1986). Elle constituerait la principale source d'informations sur le monde extérieur et permettrait à un individu de connaître une situation donnée. Dans le cas de la perception visuelle par exemple, les organes périphériques visuels (les yeux) capteraient et enverraient les signaux en provenance du monde extérieur vers le système nerveux central (le cerveau) qui « créerait » par étapes successives une série de représentations de plus en plus complexes. Le modèle de Marr (1982) propose par exemple de rendre compte de la perception à travers une série de représentations (appelées « sketches »). Le sketch primaire et la représentation en 2,5D (i.e., construction d'un environnement tridimensionnel à partir de la projection rétinienne en 2 dimensions) permettraient de construire une représentation de l'objet à partir des formes et des surfaces qui le composent. Ensuite, le sketch 3D serait associé à une interprétation des formes et surfaces en tant qu'objet ou ensemble d'objets. Il est important de noter que cette dernière étape est supposée opérer sur des représentations mnésiques stables pour un objet donné. Autrement dit, les organes périphériques d'entrée permettant la perception recevraient des informations du monde externe. Ces informations seraient ensuite traitées au sein de différents (sous-)systèmes et associées à un changement d'état (de nature) de l'information au sein de chaque système. Le traitement au sein des différents systèmes permettrait la construction d'une représentation amodale en mémoire. Ainsi, cette représentation serait stable et privée des composants sensorimoteurs constitutifs de ce qu'elle est censée représenter. Le rôle de la perception n'est toutefois pas cantonné à l'entrée du système. Lorsque nous revivons un souvenir personnel spécifique à un contexte spatio-temporel (souvenir dit « épisodique »), nous sommes capables de revoir, ré-entendre, ressentir les détails de l'épisode (reviviscence, Tulving, 1983). Néanmoins, ces détails sensoriels seraient des réactivations *a posteriori* d'éléments associés au souvenir, mais non le souvenir lui-même (Tulving, 1972, 1995).

Une vision de la mémoire en termes de programme de recherche implique que l'approche incarnée et située de la cognition prenne appui sur un tout autre *noyau dur* et conduit à repenser le rôle de la perception dans la cognition. En effet, l'approche incarnée et située de la cognition propose, d'une part, que les représentations à l'origine du fonctionnement cognitif sont contraintes par la situation (cognition située) et, d'autre part, que ces mêmes représentations demeurent ancrées (cognition incarnée) dans leurs composants sensorimoteurs constitutifs (Barsalou et al., 2003). Cet ancrage s'explique par les interactions

produites entre le corps et l'environnement qui s'effectuent nécessairement par les sens et la motricité. Plus précisément, les représentations ne seraient pas stockées puis récupérées en mémoire, mais elles émergeraient de la simulation qui se produit sur des unités plus élémentaires sensorimotrices qui, ensemble, constituent des traces de nature sensorimotrice. Une trace correspondrait à un pattern d'activations cérébrales signant un événement particulier. La simulation correspondrait quant à elle, à la recréation automatique et nécessaire des activités cérébrales des systèmes perceptifs et moteurs (voire émotionnels), générées lors des expériences passées (Barsalou, 2008 ; Barsalou et al., 2003). Autrement dit, la simulation peut être définie comme la ré-activation des composants sensorimoteurs d'une ou plusieurs traces. Une telle vision de la mémoire se distingue principalement de l'approche computo-symbolique par la prédiction selon laquelle les connaissances générales sur le monde ne sont pas amodales. Au contraire, elles resteraient ancrées dans leurs composants sensorimoteurs d'origine (pas de transformation du code de l'information). À ce titre, les études qui font état d'un ancrage de ce type de connaissances constituent sans doute l'un des arguments les plus forts pour soutenir la vision incarnée de la mémoire.

3.4.2 L'ancrage sensorimoteur des connaissances générales sur le monde

Plusieurs types de résultats sont compatibles avec l'hypothèse d'un ancrage sensorimoteur des connaissances générales sur le monde. Tout d'abord, différents travaux de neuro-imagerie rapportent une même activation cérébrale lorsqu'il est demandé à un participant d'effectuer un simple traitement perceptif (visuel, auditif, gustatif, etc.) que celle observée lorsque ce même participant traite un concept fortement associé à des informations de la même modalité sensorielle (par ex., olfaction et images d'aliments, Simmons et al., 2005). Ces travaux suggèrent une association des sens aux concepts, mais ne permettent pas de tester directement l'ancrage des connaissances. En effet, et bien que ces données soient compatibles avec l'hypothèse selon laquelle les concepts soient ancrés dans les composants sensoriels et émergent de la simulation sensorimotrice, elles le sont également avec l'hypothèse computo-symbolique selon laquelle les concepts sont amodaux. Ces résultats pourraient alors s'expliquer par une simple cascade d'activation des systèmes perceptifs vers le système sémantique (Mahon & Caramazza, 2008). Autrement dit, ces travaux ne permettent pas de dissocier un simple épiphénomène de celui d'un rôle causal des systèmes perceptifs dans le traitement des concepts. Une manière plus convaincante de soutenir l'hypothèse selon laquelle les systèmes perceptifs (et moteurs) jouent un rôle causal dans le traitement des concepts consiste à tester l'effet de la perturbation (ou la suppression) de ces systèmes avec le traitement des connaissances conceptuelles (Mahon & Caramazza, 2008).

Ce type d'argument par la perturbation des systèmes sensoriels a par exemple été fourni par Vallet et al. (2010). Dans une première phase, les participants devaient catégoriser des sons comme correspondant à des sons d'animaux (par ex., aboiement, hululement) ou d'objets (par ex., son de piano, klaxon). La moitié des sons était présentée en même

temps qu'un masque visuel (image abstraite comme la mire d'une télévision) connu pour perturber les traitements visuels, tandis que l'autre moitié était présentée sans ce masque (Figure 3.1). L'hypothèse était que si les concepts sont ancrés dans les composants sensorimoteurs, alors l'écoute du son (e.g, aboiement) devait automatiquement activer l'image correspondante (chien). Dans ce cas, le masque devait perturber l'activation visuelle (simulation équivalente à la perception) lors de l'écoute d'un son et donc perturber l'activation du concept, puisque l'accès aux propriétés sensorielles est défini comme étant nécessaire pour accéder à cette connaissance (ancrage sensoriel du concept de chien). À l'inverse, l'approche computo-symbolique prédit que le masque ne devrait pas perturber le traitement de l'amorce, car le son devrait activer la représentation amodale dont les composants sensorimoteurs ne sont pas constitutifs du concept. L'activation du concept devrait suffire à activer de manière descendante (« top-down ») la représentation visuelle associée. Lors de la deuxième phase, les participants devaient réaliser la même tâche de catégorisation en vivant/non-vivant, mais cette fois sur des photographies d'animaux et d'objets. Un tiers de ces images correspondait à des stimuli dont le son associé n'avait pas été présenté en première phase, un tiers dont le son associé avait été présenté avec le masque en première phase. Le dernier tiers des images présentées avait été associé aux sons présentés sans masque. Les résultats ont montré un effet d'amorçage (temps de réaction plus court) pour catégoriser les images amorcées par le son en première phase par rapport à des images « nouvelles » (aucun son n'était associé en première phase.). Ce résultat est tout à fait habituel et attendu. En revanche, cette facilitation ne survenait que dans la condition non-masquée. L'interprétation était que le masque aurait perturbé l'activation (simulation) visuelle de la forme prototypique associée au son. Selon l'approche incarnée et située de la cognition, cette activation est automatique et nécessite de simuler cette forme dans les mêmes aires que celles de la vision. Ainsi, le fait de devoir traiter visuellement le masque en entendant le son n'a pas permis cette simulation, les aires visuelles étant « occupées » par le traitement du masque. Le masque aurait ainsi interféré avec l'effet d'amorçage. Il est important de noter qu'une seconde expérience a rapporté des résultats similaires à partir d'une amorce visuelle et un masque auditif sur une cible auditive. L'observation selon laquelle des résultats similaires étaient obtenus avec une variation de la modalité sensorielle permet donc une certaine forme de généralisation de ce type de mécanisme (voir aussi Dabic et al., 2018 ; Rey et al., 2014). De plus, d'autres résultats ont permis d'exclure l'hypothèse selon laquelle l'effet d'interférence du masque observée dans ces expériences s'expliquerait par une réduction de l'attention portée à l'amorce plutôt que par une perturbation de la simulation (Vallet et al., 2013b).

En somme, les résultats de neuro-imagerie et comportementaux suggèrent que les composants sensoriels sont fortement impliqués dans le fonctionnement cognitif – y compris dans les connaissances générales sur le monde (connaissances sémantiques). Cet ancrage sensoriel des connaissances implique que les connaissances en mémoire émergeraient bien

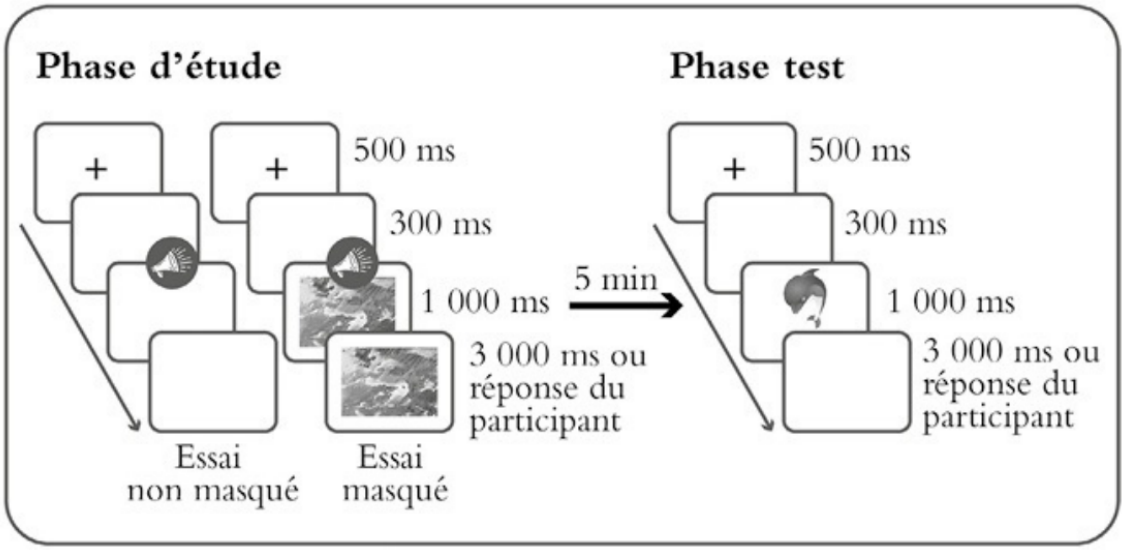


FIGURE 3.1 – Illustration de la procédure utilisée par Vallet, Brunel, et Versace (2010).

de la simulation de la perception, ou *a minima*, qu'elles s'appuieraient sur des unités de traitement sensoriel. En effet, l'observation selon laquelle la perturbation des traitements sensoriels dégrade le traitement des connaissances sémantiques tend à montrer que la perception joue un rôle de nature causale dans le traitement des concepts (i.e., unités sensorielles constitutives des concepts). À ce titre, une *hypothèse auxiliaire* serait que si la perception et la mémoire partagent des unités de traitement et que les connaissances en mémoire émergent de la simulation de ces unités communes, alors la mémoire et la perception devraient être fonctionnellement équivalentes (par ex., Rey et al., 2015, 2017). Par principe d'économie, ces fonctions devraient s'appuyer sur les mêmes composants sensorimoteurs et la distinction perception/mémoire devient alors simplement une question de composants présents (perception) ou simulés (mémoire).

3.4.3 L'équivalence fonctionnelle de la perception et la mémoire

L'hypothèse d'une équivalence fonctionnelle repose sur l'idée que la perception ne précède pas la mémoire (en opposition à l'aspect séquentiel de l'approche computo-symbolique), mais plutôt que la perception et la mémoire partagent les mêmes processus et ressources, voire les mêmes unités de traitement. Appliquée à la notion de programme de recherche, cette vision permet la formulation d'*hypothèses auxiliaires* selon lesquelles les manipulations expérimentales qui affectent les tâches mnésiques devraient également impacter les tâches perceptives. En effet, une équivalence fonctionnelle entre mémoire et perception ne suppose pas seulement que la mémoire doit prendre appui sur des unités des traitements sensoriels, mais aussi que la perception devrait dépendre des connaissances en mémoire. Cette hypothèse a été testée par Rey et al. (2015) à partir de l'illusion d'optique d'Ebbinghaus. Cette illusion correspond à l'observation selon laquelle un disque de référence

entouré d'autres disques (inducteurs) de petite taille est perçu comme étant plus grand qu'un disque de même taille entouré d'inducteurs de grande taille (Figure 3.2).

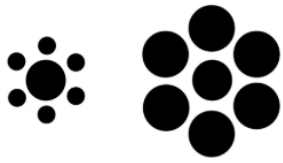


FIGURE 3.2 – Illustration de l'illusion d'Ebbingaus. Les inducteurs correspondent aux six cercles entourant le cercle central.

L'illusion d'Ebbinghaus correspond donc à un biais de jugement perceptif. Les auteurs ont émis l'hypothèse suivante : si la perception et la mémoire sont fonctionnellement équivalentes, alors une taille des inducteurs induite par la mémoire (i.e., réactivée en mémoire) devrait produire le même biais perceptif que la perception effective d'inducteurs (Rey et al., 2015). L'expérience menée était divisée en plusieurs phases. Une première phase permettait de réaliser une association entre une couleur et une taille. Un nombre important de présentations successives permettait d'associer par exemple un disque rouge à une grande taille et un disque bleu à une petite taille. Dans une seconde phase, les inducteurs présentés gardaient la même taille perceptive que la référence, mais ils pouvaient être rouges ou bleus. La couleur devait ainsi réactiver la petite ou grande taille des inducteurs en mémoire. Les résultats ont montré que le biais de jugement perceptif était reproduit, alors même que la taille des inducteurs n'était pas perceptivement manipulée durant la seconde phase. Des résultats similaires de l'influence de propriétés réactivées en mémoire ont pu être observés dans d'autres tâches perceptives comme celle de la recherche visuelle (Riou et al., 2011).

Les résultats présentés suggèrent d'une part que les connaissances en mémoire émergent de la simulation de composants en partie sensoriels (ancrage des connaissances). D'autre part, ils mettent en évidence que les connaissances en mémoire influencent les traitements perceptifs. Le caractère bidirectionnel de ces interactions est compatible avec une conception d'équivalence fonctionnelle de la mémoire et de la perception. Toutefois, la démonstration de cette équivalence est difficile à établir. Les résultats montrant que la perturbation des unités de traitement perceptif interfère avec les processus mnésiques (par ex., Vallet et al., 2010) fournissent des arguments forts en ce sens. L'hypothèse d'une équivalence fonctionnelle se distingue de celle d'une vision en termes d'interaction réciproque de nature top-down et bottom-up, par le fait que les interactions entre mémoire et perception sont supposées être le reflet d'un partage d'unités de traitement plutôt que d'unités de traitement séparées en interactions réciproques. Afin d'évaluer si ces interactions sont le reflet d'un partage des unités de traitement perceptives et mnésiques ou de systèmes séparés, il apparaît alors nécessaire de déterminer les structures qui sous-tendent ces interactions.

3.4.4 Les unités de traitement perceptivo-mnésique

De façon cohérente avec le principe modulaire de la cognition, *noyau dur* de l'approche computo-symbolique, il a longtemps été admis que le cerveau comprenait des systèmes dédiés à la mémoire au sein du lobe temporal médian (par ex., Squire & Zola-Morgan, 1991), anatomiquement distinct des représentations perceptives (Schacter & Tulving, 1994) au sein des régions postérieures. Par exemple, l'hippocampe supporterait la mémoire contextualisée (mémoire épisodique et spatiale), tandis que le cortex périrhinal supporterait la mémoire décontextualisée (mémoire sémantique et reconnaissance basée sur la familiarité, par ex., Squire & Zola-Morgan, 1991 ; Squire et al., 2004). Les arguments les plus convaincants à l'appui de la modularité des fonctions sont probablement les observations de doubles dissociations auprès de patients souffrant de lésions cérébrales. Le principe de la double dissociation repose sur le fait qu'un patient peut présenter une atteinte d'une *fonction A* sans atteinte d'une *fonction B* et inversement chez un autre patient. De telles observations ont été rapportées dans les domaines de la perception et la mémoire (par ex., Bartolomeo et al., 1997 ; Shuren et al., 1996). Toutefois, la conclusion selon laquelle les doubles dissociations constituent des preuves de modules dissociés ont fortement été remise en cause (par ex., Chater, 2003 ; Dunn, 2003 ; Dunn & Kirsner, 2003). Ainsi, il a été proposé que le fonctionnement cognitif pourrait être mieux appréhendé à travers l'étude de ses mécanismes neurocognitifs plutôt que ses structures (par ex., Versace et al., 2002, 2009 ; Kent et al., 2016 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Graham et al., 2010).

En suivant cette approche fonctionnelle, il semblerait que le lobe temporal médian sous-tende les traitements de conjonction de nature perceptive et mnésique plutôt que les processus mnésiques, seuls, traitant ainsi les signaux afférents des régions postérieures. En effet, les conjonctions au sein du lobe temporal médian réduisaient non seulement l'interférence visuelle des « souvenirs » (contenu mnésique), mais éliminaient également l'ambiguïté perceptive de stimuli visuellement similaires dans des tâches non-mnésiques (par ex., Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Graham et al., 2010 ; Nadel & Peterson, 2013). Par exemple, le cortex perirhinal était impliqué dans le traitement d'objets perceptifs complexes (Barense et al., 2007 ; Buckley et al., 2001 ; Bussey et al., 2002), ainsi que dans les erreurs mnésiques pour des objets similaires (par ex., Burke et al., 2010 ; McTighe et al., 2010). De même, l'hippocampe sous-tendrait les traitements de conjonction d'informations spatiales complexes dans la mémoire (Girardeau et al., 2009), mais aussi les traitements de conjonction impliqués dans des tâches présumées non-mnésiques (voir Lee et al., 2012 pour une revue). Les représentations, qu'elles soient impliquées dans des tâches mnésiques ou perceptives, seraient donc largement distribuées dans le cerveau et traitées à partir d'unités communes, à travers des conjonctions de plus en plus complexes, le long de la voie ventrale (des régions postérieures jusqu'au sein de l'hippocampe, voir le modèle représentationnel hiérarchique, Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010). À ce titre, et en accord avec une vision en termes d'équivalence fonctionnelle entre la mémoire

et la perception, une vision non-modulaire de ces fonctions semble davantage en accord avec le principe de parcimonie (voir par exemple, Kent et al., 2016 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Graham et al., 2010).

Ces données issues du champ de la neurophysiologie suggèrent que les régions unimodales et hétéromodales pourraient constituer des unités de traitement communes à la mémoire et la perception. Ces observations sont compatibles avec les données provenant des expériences comportementales utilisant des paradigmes de masquage. En effet, les travaux portant sur les effets de masquage supposent généralement une interférence avec la simulation sensorielle qui se produit au niveau des traitements sous-tendus par les aires cérébrales sensorielles (par ex., Vallet et al., 2013b ; Versace et al., 2009, 2014 ; Barsalou, 2008). L'hypothèse usuelle étant que le masque produit des afférences sensorielles qui devront être traitées par ces aires cérébrales sensorielles (par ex., visuelle). Le traitement de ces afférences engendrerait alors des interférences avec la simulation sensorimotrice qui se produirait au sein de ces mêmes aires cérébrales. Néanmoins, et puisque les traitements perceptifs opèrent à de nombreux niveaux, des organes sensoriels jusqu'aux aires les plus intégratives du cerveau, la question du niveau de l'ancrage, et par extension de la simulation modale, reste posée. Autrement dit, est-ce que la simulation sensorielle qui sous-tend l'émergence des connaissances en mémoire est restreinte aux aires sensorielles, ou est-ce qu'elle se produit sur l'ensemble du corps (des organes jusqu'aux aires sensorielles) ? L'hypothèse d'une équivalence fonctionnelle entre la mémoire et la perception ne semble pas s'opposer *a priori* à l'idée d'un partage d'unités de traitement se produisant jusqu'au niveau des organes sensoriels [3]. Peu d'études semblent avoir abordé cette question (mais voir Wynn et al., 2019, 2020 pour une revue sur l'implication des mouvements oculaires dans les processus mnésiques de récupération), et il semble donc difficile d'affirmer un partage des unités de traitement aux niveaux les plus précoces de la perception. Il est toutefois possible de mentionner une étude récente qui a rapporté des données corrélationnelles entre le fonctionnement mnésique à court terme et le comportement de dilatation de la pupille (Zokaei et al., 2019). Dans plusieurs expériences, les participants devaient maintenir en mémoire de travail (mémoire de l'ordre de quelques secondes) l'orientation d'une grille lumineuse ou sombre. L'une des grilles était présentée à gauche et l'autre à droite. Un signal auditif indiquait ensuite au participant la grille (gauche ou droite) pour laquelle il devait rappeler (et donc maintenir en mémoire) l'orientation. Les résultats ont tout d'abord montré que l'observation et le maintien en mémoire de la grille sombre étaient associés à une dilatation de la pupille plus élevée que pour le maintien de la grille lumineuse. De plus, les participants obtenaient de meilleures performances de mémoire lorsque le taux de dilation de

3. Il est important de noter qu'un partage total des unités de traitements semble peu probable. En effet, cela poserait la question de la différentiation de l'expérience de la perception avec celle de la mémoire. Si l'intégralité des unités de traitement de ces fonctions est partagée, comment le système cognitif pourrait différencier une perception de l'activation en mémoire d'une connaissance qui s'apparente à la ré-activation de cette même perception ?

la pupille était compatible avec la luminosité de la grille (par ex., forte dilation et grille sombre), alors même que l'écran de présentation n'affichait plus les grilles au moment du rappel. Autrement dit, un rappel correct de l'orientation de la grille était associé à une dilatation de la pupille, durant l'intervalle de rétention de la grille, équivalente à celle observée pour traiter l'orientation de la grille à mémoriser. Ces résultats sont préliminaires et de nature corrélationnels [4]. À ce titre, d'autres recherches plus approfondies sont nécessaires pour déterminer les mécanismes à l'origine de ces effets (Zokaei et al., 2019). Toutefois, ces données suggèrent que la mémoire pourrait inclure l'état pupillaire. Les traces sensorielles en jeu dans l'émergence des connaissances en mémoire pourraient alors s'étendre aux organes externes et ne pas être circonscrites aux régions unimodales et hétéromodales du cerveau. À ce titre, la simulation pourrait impliquer la recréation de l'état des organes perceptifs lors de l'expérience d'origine vécue – telle que l'état pupillaire pour la vision dans cet exemple. En accord avec une approche énactive, la cognition pourrait émerger du couplage sensorimoteur entre l'individu et son environnement.

L'approche incarnée et située de la cognition conduit à repenser le rôle de la perception dans la mémoire, qui sont alors conçues comme fonctionnellement équivalentes. À ce titre, les connaissances en mémoire émergeraient de la simulation des composants sensorimoteurs des traces mnésiques. Cette conception de la mémoire et ses *hypothèses auxiliaires* permettent d'affiner encore davantage les questions de recherche et soulève deux questions principales. 1) Quels sont les niveaux de traitements dans lesquels la simulation se produit ? 2) Quelle est la dynamique de la simulation en fonction du type de connaissance à faire émerger ? Alors que les niveaux de traitements dans lesquels la simulation peut se produire restent insuffisamment étudiés et nécessitent de plus amples investigations, de récentes propositions de modélisations abordent la question de la dynamique de simulation en fonction du type de connaissance à faire émerger.

3.5 Le rôle de la perception dans les mécanismes d'émergence des connaissances

Prenant appui sur le mécanisme de simulation sensorimotrice, le modèle à traces multiples Act-In (Activation-Integration, Versace et al., 2009, 2014) propose d'expliquer les différentes formes de connaissances selon la dynamique de la simulation des expériences

4. L'absence de manipulation directe du facteur d'intérêt dans l'approche corrélationnelle (simple mesure de l'association entre des variables) ne permet généralement pas de déterminer les mécanismes en jeu qui sous-tendent les résultats et ne permet donc pas de déterminer un lien de cause à effet d'un facteur sur un autre. Trois types de causalités sont possibles, 1) le facteur x cause le facteur y, 2) le facteur y cause le facteur x, 3) un facteur tiers envisagé (ou non) cause à la fois les facteurs x et y. Il faut de plus noter que l'application de ce type d'approche à un nombre important de facteurs peut induire des corrélations significatives issues du simple hasard. Mais voir également les critères de Bradfort Hill (non-applicables à l'étude citée) pour une méthode permettant de déterminer un lien de cause à effet à partir de l'association statistique (Hill, 1965).

sensorimotrices (voir Figure 3.3 ; Versace, dans ce même numéro). Ainsi, lors d'une situation donnée, par exemple lorsque vous buvez un café, le cerveau va traiter les divers composants sensorimoteurs (aspect visuel, tactile, olfactif, etc.) de la situation. Ce traitement n'est pas seulement dépendant des informations perceptuellement présentes, puisque le système cognitif est supposé réactiver en mémoire toutes les traces comprenant des composants similaires. L'interaction entre la situation présente et les connaissances antérieures activées va produire une nouvelle trace mnésique correspondant au pattern d'activation cérébrale. De plus, les différents composants sont supposés être intégrés ensemble au sein de la trace à travers un mécanisme d'intégration multimodale. La propagation de l'activation à d'autres événements plus ou moins similaires est appelée « activation inter-traces ». Ainsi, la vue d'une tasse de café, par exemple, va réactiver les traces visuelles antérieures des expériences avec une tasse de café (par ex., dans des bars, chez des amis, au restaurant). Cette propagation de l'activation doit permettre la reconnaissance de l'objet « tasse ». En effet, la capacité du système cognitif à simuler un grand nombre de traces permettrait d'extraire les caractéristiques essentielles du concept (une tasse est plutôt petite avec une anse et sert à boire principalement du café, *cf.* modèle MINERVA 2, Hintzman, 1986). Parallèlement, une seconde activation dite « intra-trace » va activer les composants reliés, mais non nécessairement présents de ces traces. Cette activation est permise par le mécanisme d'intégration multimodale. La vue de la tasse pourrait ainsi induire l'activation du bruit de la porcelaine, la sensation de fraîcheur au bout des doigts ou de chaleur dans la bouche. Plus les composants réactivés sont spécifiques et restreints à un petit nombre de traces, plus la connaissance qui va émerger sera « spécifique », c'est-à-dire restreinte à un événement donné (par ex., « je me rappelle avoir bu un café trop chaud ce matin et m'être brûlé la langue »). Inversement, plus les composants réactivés sont non-spécifiques et l'activation inter-traces importante, plus la connaissance qui va émerger sera « catégorielle », c'est-à-dire formant une synthèse d'événements (par ex., « je bois généralement un café le matin »). Autrement dit, une connaissance ne serait pas stockée et figée, mais à l'inverse, elle émergerait de la simulation des composants sensorimoteurs constitutifs de celle-ci (ancrage des connaissances) en fonction des contraintes de la situation (y compris les buts de l'individu, son état corporel, etc.). Cela implique que les connaissances n'existent pas *per se*, mais plutôt qu'elles dépendent du contexte dans lequel elles émergent. L'eau, par exemple, n'aurait aucune existence en tant que telle. Elle correspondrait à quelque chose qui permet de m'hydrater si je suis déshydraté, alors qu'elle représenterait un moyen de nettoyer une tâche si je renverse du café sur ma chemise. Bien que les connaissances spécifiques et non-spécifiques seraient toutes deux constituées de composants sensoriels, la spécificité sensorielle de ces deux formes de connaissances différerait. L'émergence de connaissances spécifiques nécessiterait ainsi de limiter la propagation de l'activation à d'autres traces. Puisque les connaissances sont définies comme ancrées dans leurs propriétés sensorielles (et motrices), la spécificité de l'activation devrait non seulement dépendre du nombre de composants, mais aussi de la « résolution » sensorielle des composants de la trace. Il est plus

facile de se rappeler spécifiquement d'une tasse si celle-ci produit un son différent et/ou si celle-ci nous apparaît très clairement à l'esprit, dans ses moindres détails et défauts (petite fissure, décoloration de l'anse, etc.). Autrement dit, un grand nombre de composants associés à une résolution sensorielle élevée permettrait de réduire le chevauchement des traces similaires qui pourraient interférer avec la spécificité du souvenir (Surprenant et al., 2006 ; Surprenant & Neath, 2009a ; Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Vallet, 2015 ; Kent et al., 2016) en limitant l'activation inter-traces. Inversement, les connaissances non-spécifiques seraient formées de patterns généraux et émergeraient à partir de l'activation de traces similaires (activation inter-traces) notamment sur les composants sensoriels. À ce titre, elles ne devraient pas nécessiter une résolution sensorielle élevée des traces. Si tel est le cas, alors un déclin sensoriel devrait produire des conséquences mnésiques délétères différentes en fonction du type de connaissances à faire émerger selon les besoins de la tâche mnésique.

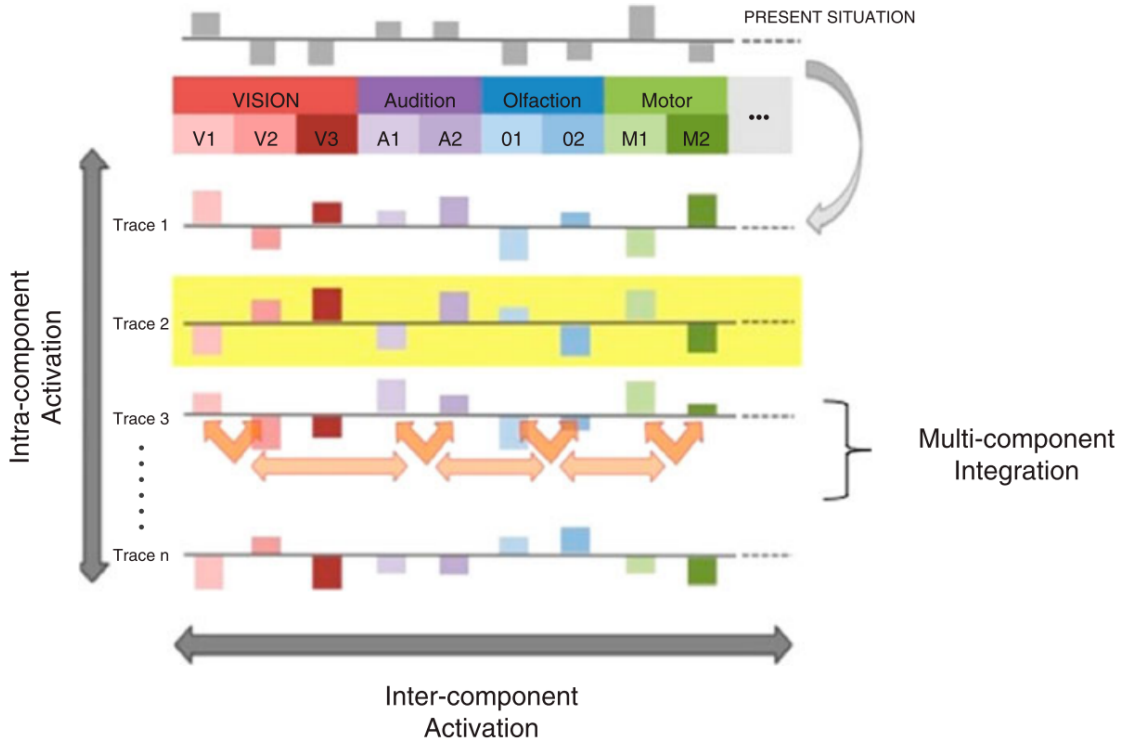


FIGURE 3.3 – Illustration du modèle Act-In (Versace et al., 2014). Les traces mnésiques sont représentées en lignes et les composants des traces en colonnes. Pour plus de précisions sur les légendes voir Versace et al. (2014).

Très peu d'études semblent avoir testé l'effet d'une altération expérimentale du fonctionnement sensoriel sur le fonctionnement mnésique, qu'il s'agisse d'une manipulation au niveau de l'entrée sensorielle (i.e., traitement de bas niveau au sein des organes sensoriels) ou au niveau des traitements plus centraux (par ex., à travers un masquage sensoriel). Les données disponibles semblent principalement avoir étudié l'effet du masquage sur des tâches catégorielles et rapportent généralement un ralentissement des traitements lorsque

la tâche à effectuer implique fortement la simulation du composant masqué (par ex., Vallet et al., 2013b). Les données concernant des connaissances spécifiques sont encore plus rares. Le modèle Act-In permet néanmoins d'envisager plusieurs prédictions. Premièrement, les effets de masquage dans des tâches portant sur des connaissances spécifiques devraient être plus délétères que celles portant sur des connaissances non-spécifiques en raison d'une forte implication de la résolution pour les tâches spécifiques (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Vallet, 2015). Deuxièmement, les effets d'une dégradation sensorielle (périphérique ou centrale) devraient dépendre du nombre de composants impliqués dans la trace. En effet, lorsque le nombre de composants de la trace est faible, dégrader un de ces composants devrait être d'autant plus délétère pour la spécificité de la trace (moins de composants pouvant « compenser » cette dégradation). Troisièmement, et de façon similaire, l'effet de la dégradation sensorielle devrait être plus important lorsque le système comprend des traces plus nombreuses et fortement similaires sur le composant masqué que lorsque les traces sont moins nombreuses et distinctes, car la similarité perturbe la spécificité (Brunel et al., 2013). Quatrièmement, on pourrait s'attendre à ce que cette interaction entre la dégradation sensorielle et la similarité soit d'autant plus importante pour une dégradation de type périphérique plutôt que central. Autrement dit, les effets de dégradation sensorielle périphérique au niveau des organes pourraient se produire, seulement pour les niveaux de similarité les plus élevés, alors qu'un effet de dégradation des traitements centraux pourrait se retrouver à des niveaux de similarité plus faible. En effet, en cas de dégradation périphérique, des mécanismes de compensation sont toujours efficients au sein des aires sensorielles et peuvent permettre un encodage spécifique à partir d'une plus forte intégration (voir le principe d'efficacité inverse, Stein & Meredith, 1993 ; Dieuleveult et al., 2017).

Des données récoltées récemment au sein de notre équipe semblent corroborer ces hypothèses (Mille et al., en révision). L'objectif des participants était de mémoriser et reproduire des séquences spatiales dans une matrice de deux par deux composées de photographies d'animaux ou d'objets (voir Figure 3.4). Une photographie s'agrandissait afin de désigner la case à mémoriser, suivi d'une ou plusieurs autres photographies qui s'agrandissaient à leur tour au sein de la matrice constituant une séquence de longueur N. Enfin, le participant devait appuyer à son tour sur les photographies pour reproduire la séquence dans le bon ordre. Lorsque le participant répondait correctement, une nouvelle séquence avec un nouvel ordre de longueur N+1 était proposée. En cas d'échec, une nouvelle séquence de même longueur était présentée (ou de longueur N-1 dans le cas où aucune séquence n'avait été correctement reproduite). Les performances de mémoire correspondaient alors à la plus grande longueur de séquences correctement reproduites par le participant. Cette plus grande longueur correspondait à la longueur d'au moins une séquence correctement reproduite, suivie de deux erreurs successives (principe similaire aux tâches dites d'empan). La tâche était déclinée selon plusieurs types de présentation (voir Figure 3.4). Premièrement, l'agrandissement des photographies pouvait être associé ou non à la présentation d'un son de piano

(condition de « son tonal »), d'un son sémantiquement associé (par exemple image de chat et son de miaulement, condition dite « son congruent ») ou à aucun son. Deuxièmement, les photographies présentées dans la matrice pouvaient être en noir et blanc (condition de faible distinctivité visuelle) ou en couleur (condition de forte distinctivité visuelle). Enfin, la tâche pouvait être réalisée sous une condition de vision dégradée (port des lunettes induisant un flou visuel) ou de vision non-dégradée. L'hypothèse était que la dégradation de l'information visuelle (port de lunettes induisant un flou important comme pour une cataracte avancée) devait réduire les performances de mémoire, mais seulement dans la condition où les traces étaient les plus similaires, c'est-à-dire lorsque l'information était la moins distincte (i.e., images en noir et blanc sans aucun son présenté). Les résultats ont confirmé cette hypothèse en montrant un effet de dégradation visuelle perturbateur sur la longueur des séquences reproduites par le participant dans la condition la moins spécifique. Autrement dit, la longueur des séquences reproduites par le participant était significativement plus courte lorsque la vue était dégradée, mais seulement en présentation noir et blanc et lorsqu'aucun son n'était associé aux images.

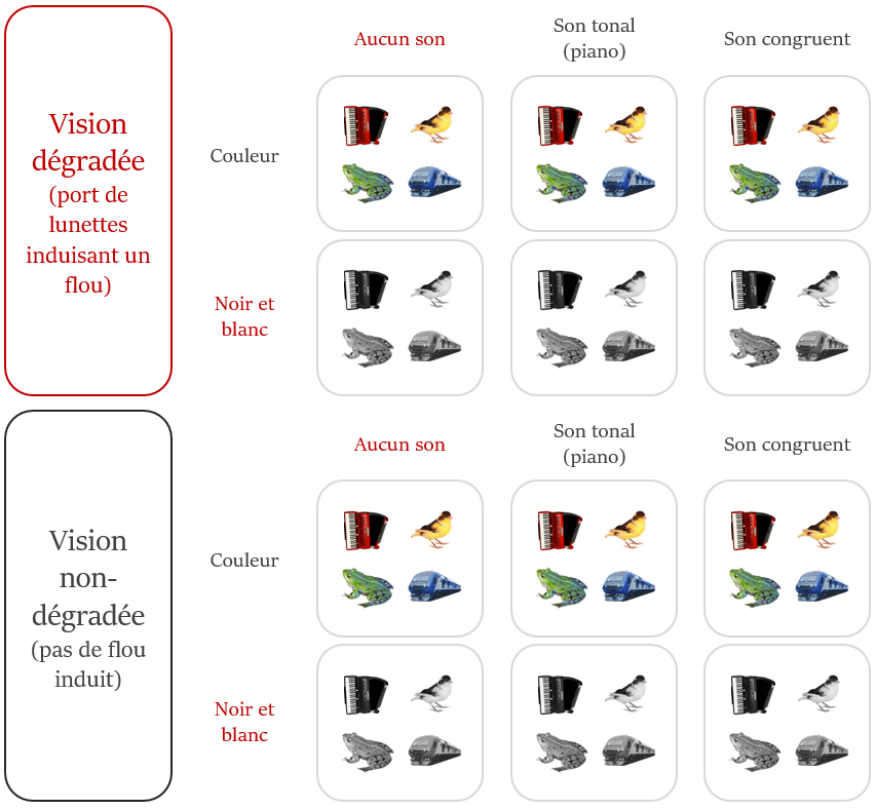


FIGURE 3.4 – Illustration des différentes conditions expérimentales utilisées par Mille et al., (en révision). En rouge, les conditions les moins distinctes (moins spécifiques) dans chacune des variables manipulées.

Ces données corroborent l'hypothèse d'un effet délétère de la similarité sensorielle des traces pour des tâches de mémoire spécifique. Ce résultat est compatible avec l'hypothèse

selon laquelle la réduction de l'efficience sensorielle accentuerait la similarité des traces. Toutefois, d'autres études sont nécessaires pour évaluer la généralisation de ce type d'effet, mais aussi pour tester les effets de masquage sensoriel afin de mieux comprendre l'effet de la dégradation sensorielle dans des tâches de mémoire spécifique.

Les données disponibles sur l'effet de la dégradation sensorielle en fonction de la spécificité des traces sont compatibles avec les hypothèses qui découlent du modèle Act-In. À ce titre, le déplacement des questions de recherche par le programme de la cognition incarnée et située vers des *hypothèses auxiliaires* basées sur la notion d'équivalence fonctionnelle entre mémoire et perception semble fécond pour les études réalisées chez l'adulte jeune. Toutefois, de telles hypothèses seraient particulièrement centrales dans l'étude du vieillissement, car celui-ci se caractérise par un déclin sensoriel et mnésique conjoint. En effet, les personnes âgées (60 ans et plus selon l'Organisation Mondiale de la Santé – OMS) présentent un déclin sensoriel à de nombreux niveaux de traitement sensoriel qui est associé à des difficultés cognitives, notamment mnésiques (pour une revue sur les arguments empiriques et d'autres interprétations de ces résultats, Roberts & Allen, 2016). Ainsi, la population des adultes âgés devrait constituer un modèle expérimental particulièrement adéquat pour étudier ces relations entre processus perceptifs et mnésiques (Vallet, 2015).

3.6 L'interdépendance des fonctionnements perceptifs et mnésiques chez l'adulte âgé

Le vieillissement biologique – appelé sénescence – affecte l'ensemble des organes du corps humain, dont ceux moteurs et sensoriels (Loeffler et al., 2016). Les systèmes vestibulaires et somatosensoriels sont touchés, tout comme la marche ou la production d'actions qui deviennent plus difficiles avec l'avancée en âge (Paraskevoudi et al., 2018). Concernant plus spécifiquement les sens, il existerait un déficit sensoriel global à tous les niveaux du traitement chez les personnes âgées, allant des organes perceptifs (Correia et al., 2016), en passant par des seuils perceptifs[5] plus élevés (par ex., Fozard & Gordon-Salant, 2001), jusqu'à la transmission de l'information issue de ces organes vers le cerveau (Ulfhake et al., 2002) et des traitements de ce dernier (Davis et al., 2008). Une conception incarnée de ces atteintes suggère qu'elles aient des conséquences cognitives, notamment mnésiques.

En raison du faible rôle de la résolution sensorielle pour les connaissances catégorielles (i.e, non-spécifiques), ces effets délétères devraient toutefois principalement se manifester dans des tâches nécessitant de faire émerger des connaissances spécifiques. Conformément à cette hypothèse, et tel que prédit par le modèle Act-In, les composantes catégorielles de la mémoire telles que la plupart des aspects du langage ou de la mémoire sémantique semblent globalement préservés (Glisky, 2007). De façon cohérente avec l'hypothèse d'une

5. Le seuil perceptif correspond à la stimulation minimum qui permet la perception.

émergence moins spécifique des connaissances, une analyse plus qualitative montre toutefois que les adultes âgés produisent des connaissances sémantiques plus catégorielles (par ex., chat) et moins uniques (par ex., œstridés) (Murphy & Castel, 2020). Concernant, les connaissances spécifiques, les adultes âgés présentent des difficultés pour les tâches de rappel libre (Danckert & Craik, 2013), c'est-à-dire le rappel par soi-même d'un souvenir ou d'une liste d'items (par ex., liste de mots) sans indice fourni par l'expérimentateur. Les difficultés des adultes âgés semblent également marquées pour les tâches associatives qui nécessitent de rappeler des associations (par ex., visages et lieux) et d'autant plus lorsque l'information est spécifique (Greene & Naveh-Benjamin, 2020), c'est-à-dire lorsque le niveau de détails et de précision demandé est important. Ainsi, les déficits dans des tâches de mémoire associative rapportés dans le vieillissement (Naveh-Benjamin, 2000 ; Old & Naveh-Benjamin, 2008) pourraient s'expliquer par le fait que le rappel d'une association nécessite l'accès à des détails plus importants que celui de l'item seul (Greene & Naveh-Benjamin, 2020). L'observation selon laquelle les connaissances sémantiques sont moins spécifiques avec l'avancée en âge (Murphy & Castel, 2020) et émergent des composants sensoriels (Vallet et al., 2011, 2013b) suggère par ailleurs que cette hypothèse pourrait également rendre compte des résultats qui font état d'un déficit associatif des adultes âgés dans des tâches de nature sémantique (par ex., Naveh-Benjamin et al., 2003).

Ces données suggèrent un rôle essentiel de la spécificité, notamment visuelle. Ainsi, les adultes âgés produisent par exemple davantage d'erreurs de mémoire lorsque les items sont perceptivement similaires plutôt que dissimilaires (par ex., Toner et al., 2013 ; Boutet et al., 2019), et ils rapportent également posséder des souvenirs moins vifs par rapport à de jeunes adultes (par ex., Piolino et al., 2006). Une étude récente confirme également que les difficultés des adultes âgés pour les connaissances spécifiques semblent relever d'une réduction de la précision (i.e., résolution) des souvenirs (Korkki et al., 2020). En effet, les adultes âgés présentaient des performances plus faibles que les jeunes adultes dans la précision du rappel, mais pas nécessairement dans le rappel *per se*. Les résultats de cette étude ont par ailleurs montré que la réduction de la précision des performances mnésiques ne pouvait pas intégralement s'expliquer par une chute des capacités sensorielles, telles que mesurées par des tests de bas-niveau (par ex., acuité visuelle).

Comme prédit par Act-In, les résultats de la littérature sont compatibles avec l'hypothèse selon laquelle les effets de dégradation sensorielle périphérique (i.e., organe) réduiraient la spécificité des traces, mais seulement lorsque le matériel est hautement similaire. Par exemple, dans l'étude de Surprenant et al. (2006), les auteurs ont demandé à des adultes jeunes et âgés d'effectuer un rappel sériel de stimuli auditifs « confus » (i.e., faiblement distincts ; consonnes B, D, G, P, T et V) ou « non-confus » (i.e., fortement distincts ; consonnes F, K, L, M, Q et R). De façon intéressante, les résultats ont montré que les capacités de rappel sériel des personnes âgées pour les items confus étaient asso-

ciées à leur capacité auditive de bas niveau (mesure par audiomètre). La baisse de l'acuité auditive était donc liée à des difficultés en mémoire lorsque les stimuli étaient faiblement distincts perceptuellement chez les adultes âgés. De plus, les résultats de cette étude indiquent que les erreurs générées par les adultes âgés n'étaient pas aléatoires, mais qu'au contraire elles correspondaient aux stimuli auditivement similaires. Le chevauchement de l'information sensorielle de bas-niveau serait ainsi associé à une augmentation des interférences au niveau des traces mnésiques. Autrement dit, les traces sensorimotrices similaires rendraient plus difficile la simulation d'une trace sensorimotrice spécifique et conduiraient à des erreurs en raison de la confusion résultante de la similarité entre les traces.

Les résultats de la littérature montrent que toutes les tâches faisant intervenir des connaissances spécifiques ne semblent pas altérées. En effet, le rappel indicé, c'est-à-dire le rappel d'événements ou items (par ex., une liste de mots) en présence d'indices semble globalement bien préservé. Ces indices pourraient contraindre la simulation sensorimotrice vers des traces spécifiques et permettraient alors une bonne préservation des performances dans ce type de tâches (voir aussi l'hypothèse du support environnemental Craik et al., 1983 ; Craik, 1986, 1990). Les difficultés rencontrées par les adultes âgés ne seraient donc pas simplement explicables par une altération d'un système de mémoire spécifique et cloisonné des autres (mémoire épisodique, telle que définie par l'approche computo-symbolique). Il semble plus adéquat de raisonner en termes de simulation des détails spécifiques (voir par exemple, Keresztes et al., 2018), en particulier sensoriels. Les difficultés à réaliser une simulation en haute résolution seraient alors associées à de plus grandes interférences des traces similaires. Aussi, la réduction de la spécificité des souvenirs des adultes âgés relèverait d'une baisse du ratio signal sur bruit des traces sensorielles/mnésiques à travers un déclin de l'ensemble des niveaux de traitements sensoriels. Davantage de travaux seront nécessaires pour déterminer si l'implication des traitements de haut niveau est plus importante que celle de bas-niveau dans la baisse des performances mnésiques de type spécifique (Vallet, 2015).

Une lecture du vieillissement cognitif, en particulier mnésique, à travers l'approche incarnée et située de la cognition ouvre de nouvelles perspectives théoriques, mais elle permet également d'envisager de nouvelles pistes d'interventions cognitives. Ces dernières pourraient s'appuyer par exemple sur la « séparation des patterns ». Ce processus neurobiologique permet au cerveau de réduire les interférences entre les informations sensorielles peu distinctes afin de permettre une plus grande spécificité des traces mnésiques (pour une revue voir Leal & Yassa, 2018 ; voir aussi Kent et al., 2016). À ce titre, ce mécanisme pourrait constituer l'un des mécanismes centraux du vieillissement mnésique. L'approche incarnée et située de la cognition permet alors d'envisager les programmes de stimulation sous l'angle des mécanismes en jeu dans l'émergence des connaissances plutôt que de chercher à cibler des fonctions cognitives ou systèmes mnésiques préservés dans une optique

palliative. Puisque le vieillissement cognitif pourrait se caractériser par un traitement plus générique et moins distinctif (Li et al., 2001 ; Koutstaal & Schacter, 1997 ; Smith, 2006), notamment à travers le déclin sensoriel (Surprenant et al., 2006 ; Vallet, 2015) des régions modales et hétéromodales (Kent et al., 2016 ; Leal & Yassa, 2018), il pourrait être pertinent d'entraîner les adultes âgés à traiter l'information de façon plus spécifique. Ainsi, ces programmes de stimulation pourraient prendre la forme de tâches dans lesquelles l'information perceptive serait de plus en plus similaire afin d'entraîner le système à repérer les différences et donc à générer (faire émerger) des traces plus distinctes les unes des autres. Ces tâches pourraient par exemple être de nature perceptive (par ex., repérer les différences entre deux images), ou bien de nature mnésique (par ex., rappeler des images de plus en plus similaires). Une autre piste pourrait être d'entraîner les adultes âgés à renforcer leur traitement spécifique à travers l'induction de spécificité épisodique (Madore et al., 2014, 2019). En effet, de nombreuses études ont rapporté que cette induction pouvait améliorer le rappel de détails spécifique (par ex., Schacter & Madore, 2016) à travers la sollicitation du mécanisme de simulation sensorimotrice (Purkart et al., 2019), y compris chez des adultes âgés (par ex., Madore et al., 2014).

3.7 Conclusion

L'approche incarnée et située de la cognition peut être définie à plusieurs niveaux. Un premier niveau basé sur la définition des hypothèses générales (incarnation, caractère situé de la cognition) et un second d'ordre épistémologique notamment basé sur une (re)définition de la notion de représentation du monde. Une conception socio-épistémologique de la cognition incarnée et située suggère une définition à partir de la notion de programme de recherche qui étudie la cognition à travers la relation entre un corps et un environnement. Le critère d'efficacité de cette approche pourrait alors être défini à partir de la fécondité épistémique de l'approche. Le *noyau dur* de ce programme de recherche propose que la cognition soit contrainte par la situation, mais aussi qu'elle ne puisse être correctement comprise qu'à travers les spécificités d'un corps physique. À ce titre, les connaissances en mémoire deviennent inextricables des composants moteurs, mais aussi sensoriels comme le suggèrent les travaux rapportés dans ce texte. Ce *noyau dur* permet alors le développement et la mise à l'épreuve par l'expérimentation, des *hypothèses auxiliaires*, telles que celles qui prédisent des interactions directes et réciproques entre la mémoire et la perception. De nombreuses données expérimentales sont compatibles avec cette hypothèse et soutiennent l'idée d'une équivalence fonctionnelle entre mémoire et perception. Toutefois, de plus amples recherches sont nécessaires pour déterminer les niveaux des unités de traitement que les fonctions sensorielles et mnésiques partagent (des organes perceptifs jusqu'au cerveau). De récentes modélisations permettent de formuler des hypothèses plus précises sur les liens entre perception et mémoire. Par exemple, la relation entre la résolution sensorielle et la mémoire selon le type de connaissance à faire émerger. En revanche, la littérature

semble contenir peu d'études évaluant ces prédictions et de plus amples investigations devront tester plus directement ces hypothèses. Ces prédictions apparaissent en accord avec le profil du vieillissement sensoriel et mnésique. Une conception du vieillissement mnésique en termes de réduction de la précision des connaissances spécifiques à travers le déclin de l'ensemble des traitements sensoriels s'avérerait particulièrement adéquate. À ce titre, le programme de recherche de la cognition incarnée et située ne montre pas le signe d'une dégénérescence des questions de recherche. Tout au contraire, les modèles incarnés semblent contenir un degré de fécondité épistémique à même d'orienter efficacement d'autres champs de recherche en sciences cognitives telle que la stimulation cognitive chez l'adulte âgé. Ce programme de recherche figure actuellement comme étant des plus fructueux, en ce sens qu'il semble en mesure de ré-interpréter de façon satisfaisante certaines données issues de l'approche computo-symbolique tout en permettant également, voire surtout, d'envisager de nouvelles pistes de recherche [6], dont un grand nombre ont fourni de nombreux résultats positifs (pour une revue, voir Barsalou, 2010).

Remerciements : Jordan Mille, Valentin Magnon & Guillaume T. Vallet sont subventionnés pour leur implication dans le projet Vieillissement, Maladie Chronique et stimulation Cognitive (ViMaCC) par la région Auvergne-Rhône-Alpes. Le projet ViMaCC est co-financé par l'Union européenne dans le cadre du Fonds Européen de Développement Régional (FEDER).

6. Considérer la pertinence d'un programme de recherche plus jeune à partir de sa simple capacité à réinterpréter les résultats obtenus au sein d'un programme concurrent fournirait un avantage déraisonnable à ce second programme. En effet et comme le note Chalmers (1976), il y a une dépendance de l'observation par rapport à la théorie. À ce titre, le récolte des données ne peut pas intégralement être détachée du paradigme dont elle est issue.

Synthèse intermédiaire

Dans ce chapitre, nous avons abordé les mécanismes incarnés qui sous-tendent les relations entre les processus perceptifs et mnésiques. L'approche incarnée et située de la cognition propose que les représentations émergent selon les contraintes de la situation présente (cognition située) à partir de la simulation des composants principalement sensorimoteurs (cognition incarnée). De nombreux travaux ont mis en évidence l'ancrage sensorimoteur des représentations, y compris pour les représentations sémantiques. Ainsi, en accord avec le modèle Représentationnel Hierarchique, la mémoire et la perception partageraient des unités de traitement. Non seulement les processus perceptifs seraient impliqués dans les traitements mnésiques, mais les processus mnésiques seraient également impliqués dans les traitements perceptifs. Si la perception et la mémoire partagent des unités de traitement et qu'il existe des relations bi-directionnelles entre ces fonctions, alors la mémoire et la perception devraient être fonctionnellement équivalentes. Les preuves disponibles suggèrent que ce partage des unités de traitements se produit *a minima* au niveau du cerveau. Le modèle Act-In permet de formuler l'hypothèse selon laquelle un déclin des traitements perceptifs devrait réduire la résolution de simulation. Puisque l'émergence des représentations spécifiques - mais non les représentations catégorielles, nécessitent l'activation de détails spécifiques, alors la dégradation d'une modalité sensorielle devrait principalement impacter les représentations spécifiques, et d'autant plus que le nombre de composants de la trace est faible et ne permet pas de rendre distincte la trace ciblée. En raison des changements perceptifs et mnésiques concomitants, le vieillissement apparaît alors comme un cadre particulièrement adéquat pour étudier les relations entre le fonctionnement perceptif et mnésique, et par extension les prédictions du modèle Act-In. Dans le chapitre suivant, nous décrirons comment ces principes incarnés peuvent fournir des pistes interprétatives du vieillissement mnésique - et par extension, cognitif.

Chapitre 4

Le vieillissement cognitif comme modèle expérimental

L'augmentation de l'espérance de vie se traduit par un besoin d'accompagner les changements et la perte d'autonomie qui peut être associée à l'avancée en âge (Abubakar et al., 2015). Il s'agit d'un enjeu social important, puisque le vieillissement démographique induit des conséquences financières et sanitaires croissantes (Freund & Smeeding, 2010). Le vieillissement affecte toutes les dimensions de l'individu, sociales, psychologiques et physiques. Il peut être défini comme le processus de vieillir, c'est-à-dire, les effets que l'âge a sur l'organisme. À un niveau biologique, le vieillissement est désigné sous le nom de *sénescence*, et correspond à la dernière phase de vie de la majorité des animaux, dont les différentes étapes sont le *développement*, la *maturité* et donc le *vieillissement*. De ce point de vue biologique, ces effets ne sont ni linéaires (Bartzokis et al., 2010), ni homogènes entre les fonctions et les individus (e.g., Drag & Bieliauskas, 2009). Ainsi, il convient d'être prudent quant aux généralités qui seront décrites ci-dessous, car il existe une multitude de profils. Par ailleurs, et bien que cette perspective biologique permet de fournir un critère relativement objectif pour définir le vieillissement, elle est sans doute la plus éloignée de la représentation quotidienne que nous en avons. En effet, selon cette définition, le vieillissement débute après la maturation, qui se produit pour certaines fonctions cognitives vers la vingtaine (Anderson, 2002). Notre représentation commune du vieillissement est généralement plus proche de la notion de vieillesse, qui réfère à un statut social dont le seuil est défini de manière relativement arbitraire. D'un point de vue épidémiologique, l'Organisation Mondiale de la Santé (OMS) place généralement ce seuil à 60 ans (OMS, 2017). Cet âge correspond globalement au passage de la vie active à la retraite pour de nombreux métiers et dans de nombreux pays (Mahieu & Sédillot, 2001). Par conséquent, pour la suite de ce travail, nous considérons globalement les effets de l'âge sur les individus de 60 ans et

plus. Nous désignerons le vieillissement comme l'ensemble des changements qui surviennent pour un individu et qui s'expliquent par son avancée en âge, tandis que nous référons à l'appellation de « personnes âgées » pour les individus ayant un âge de 60 ans et plus.

L'étude du vieillissement mnésique est particulièrement pertinente pour deux principales raisons. Tout d'abord, l'augmentation de l'espérance de vie fait qu'il est crucial de favoriser un vieillissement en bonne santé, définit comme « *le processus de développement et de maintien des aptitudes fonctionnelles qui permet aux personnes âgées de jouir d'un état de bien-être* » (OMS, 2016, p. 33). L'hétérogénéité du vieillissement, et du vieillissement cognitif en particulier (Salthouse, 2010) suggère que de nombreux facteurs sont impliqués tout au long de la vie et que, par conséquent, il est possible d'intervenir en amont pour favoriser le bien vieillir (e.g., Bamidis et al., 2014). Cet état de bien-être passe notamment par le maintien d'une bonne autonomie qui elle-même est très dépendante d'une bonne mémoire. La mémoire est d'ailleurs la principale plainte non-somatique exprimée par les adultes âgés (Glodzik-Sobanska et al., 2007) ; plainte largement corroborée par des mesures plus objectives comme les tests neuropsychologiques ou les tâches expérimentales (voir e.g., Drag & Bieliauskas, 2009 ; Salthouse, 2010). À ce titre, il est crucial de mieux comprendre les mécanismes qui sous-tendent le vieillissement mnésique (et par extension cognitif) afin de pouvoir développer des programmes d'intervention non-médicamenteux efficaces (Narme, 2016). En effet, non seulement les propositions d'interventions médicamenteuses ciblent le vieillissement cognitif pathologique (troubles neurocognitifs en particulier), mais aussi, elles sont de plus en plus remises en cause en raison d'une balance bénéfice/risque insatisfaisante (e.g., Mankin & Fried, 2020). L'intérêt de cibler le vieillissement mnésique est aussi particulièrement pertinent pour cette thèse afin d'étudier les mécanismes qui sous-tendent la discrimination des traces sensorimotrices. En effet, les adultes âgés présentent des changements sensoriels (et moteurs) d'une part, et des changements mnésiques (et cognitifs) d'autre part. Ainsi et comme nous le développerons durant ce chapitre, cette population, peut être appréhendée comme un modèle expérimental tout désigné pour étudier certaines des hypothèses fortes concernant les mécanismes qui sous-tendent la discrimination des traces à travers les relations entre mémoire et perception (cf. **Chapitre 3**), afin de contraindre les modèles théoriques de la mémoire.

4.1 Les changements sensoriels et perceptifs

La sénescence affecte l'ensemble des organes du corps, dont ceux sensoriels. Puisque la modalité la plus étudiée dans la littérature est la vision (en raison de sa prédominance dans l'espèce humaine, Colavita, 1974), les données présentées et, servant à illustrer ce vieillissement sensoriel, porteront principalement sur cette modalité. Il est toutefois important de mentionner que des changements similaires peuvent être observés pour les autres modalités. Le vieillissement visuel est marqué par une augmentation de la prévalence de

presbytie, qui se caractérise par une perte de l'élasticité du cristallin et une réduction de la capacité d'accommodation, ce qui réduit la capacité à voir de près (Glasser et al., 2001). Les adultes âgés présentent également des troubles visuels fonctionnels dans le traitement de la résolution temporelle, de la perception du mouvement (Paraskevoudi et al., 2018), ainsi qu'une diminution de la sensibilité aux contrastes spatiaux, qui sont impliqués dans la reconnaissance de formes, et une diminution de la fonction scotopique (i.e. une lenteur dans l'adaptation à l'obscurité et troubles de la sensibilité à la lumière dans le noir) (Whitson et al., 2018). Au-delà du déclin visuel normal, les adultes âgés présentent une augmentation du risque de développer des maladies telles que la dégénérescence maculaire liée à l'âge, la cataracte ou encore le glaucome (Whiteside et al., 2006). Ainsi, avec l'avancée en âge, la capacité de l'œil à produire une image nette est fortement réduite en plus des difficultés à voir de près.

Bien que les différents déclins sensoriels ne semblent pas corrélés entre eux (Cavazzana et al., 2018), le vieillissement impacterait de nombreuses modalités sensorielles de façon conjointe. En effet, Correia et al. (2016) ont fourni la première évaluation simultanée des cinq sens aristotéliciens (i.e., l'audition, la vision, le goût, le toucher et l'odorat) sur une population d'adultes âgés de 57 à 85 ans. Leurs résultats ont montré que 74 % des participants présentaient un déficit d'identification du goût, 70 % du toucher, 22 % de l'odorat, 20 % de la vision corrigée et 18 % de l'audition corrigée. Cette étude fournit également, pour la première fois, une estimation de la proportion dans laquelle ces modalités sensorielles sont conjointement altérées. Les deux tiers des participants présentaient un déficit de deux modalités ou plus, 27 % présentaient un déficit d'une seule de ces modalités, tandis que seulement 6 % ne présentaient aucune altération. Ces résultats confirment d'une part que le déclin sensoriel impacte de nombreux individus âgés. D'autre part, ils mettent en évidence que les atteintes sensorielles touchent de nombreuses modalités au cours de l'avancée en âge. Aussi, il est important de noter que le vieillissement n'impacte pas seulement les modalités sensorielles aristotéliciennes. Par exemple, les systèmes vestibulaires, somatosensoriels ou proprioceptifs sont également touchés (Paraskevoudi et al., 2018).

À un niveau de traitement plus élevé, la sénescence induit une altération de la transmission des signaux vers le cerveau (Ulfhake et al., 2002) et une augmentation des seuils perceptifs (e.g., Fozard & Gordon-Salant, 2001). Au niveau cortical, le cortex sensoriel occipital, bien que structurellement peu affecté par le vieillissement (Peters, 2006), présente une moindre spécialisation de l'activation neuronale (Park et al., 2004). Il existe de plus en plus de preuves que les activations induites par différents types de stimuli visuels (e.g., visages, lieux) sont moins distinctes chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (e.g., Bowman et al., 2019 ; Park et al., 2004 ; Voss et al., 2008). Cette *dédifférenciation neuronale liée à l'âge*, suggère que le vieillissement altère la qualité et la spécificité des représentations lors de la perception visuelle. Ainsi, les capacités d'identifications de bas

niveau sont amoindries chez les adultes âgés (e.g., Herrera-Guzmán et al., 2004). Ce déclin dans l'identification des stimuli serait toutefois particulièrement limité aux processus de bas-niveaux et pour un niveau de complexité relativement élevé, en ce sens que les adultes âgés sont peu affectés dans l'identification d'objets signifiants après contrôle du niveau d'éducation (e.g., Callahan et al., 2010). La moindre efficience à de nombreux niveaux des traitements sensoriels serait, en effet, associée à des mécanismes de compensations, tels qu'un traitement des signaux de l'environnement davantage multisensoriel (voir Dieuleveult et al., 2017, pour une revue), ou encore un déplacement des activations postérieures vers les régions préfrontales suggérant une modulation *top-down* du traitement de l'information (voir le modèle *Posterior-Anterior Shift in Aging*, Davis et al., 2008). L'approche incarnée prédit alors que de tels changements devraient impacter l'émergence des représentations et donc le fonctionnement cognitif.

4.2 Les changements cognitifs globaux

Bien que de nombreuses *théories globales* (i.e., théories portant sur un facteur général pour expliquer l'ensemble du tableau cognitif) aient été proposées pour caractériser les changements cognitifs liés à l'avancée en âge (voir Drag & Bieliauskas, 2009, pour une revue), les données montrent que le vieillissement mnésique et par extension cognitif n'est pas homogène (i.e., voir les *théories analytiques* du vieillissement cognitif). Au lieu de cela, il affecte les fonctions cognitives de façon plus ou moins spécifique (Salthouse, 2010). Nous reviendrons en détail sur ces atteintes (et en particulier les atteintes mnésiques) lorsqu'il s'agira de décrire les mécanismes incarnés qui sont susceptibles de les sous-tendre, mais afin de comprendre ces atteintes particulières, il est nécessaire d'avoir une vision plus globale du vieillissement cognitif. Ainsi, pour l'instant, nous nous contenterons de présenter un tableau global selon une approche structuraliste (par fonction cognitive) du vieillissement afin de caractériser les principaux changements qui se produisent au cours de l'avancée en âge.

Dans l'ensemble, les fonctions instrumentales, c'est-à-dire, les gnosies, le langage et les praxies sont globalement bien préservées dans le vieillissement. En lien avec l'hypothèse d'une réduction des ressources cognitives au cours de l'avancée en âge (Craik & Byrd, 1982), les fonctions automatiques, peu coûteuses, semblent également peu affectées. Ainsi, les composantes automatiques de l'attention sont bien conservées, tandis que les composantes plus contrôlées sont plus sujettes aux effets de l'âge, en particulier lorsque la difficulté de la tâche croît (voir Verhaeghen & Cerella, 2002, pour une revue et une méta-analyse). Sur le plan mnésique, la mémoire procédurale (Nilsson, 2003) et celle sémantique sont également relativement bien préservées chez les personnes âgées (voir, Umanath & Marsh, 2014, pour une revue). Concernant cette dernière, quelques difficultés, tel que le phénomène de manque du mot ("*Tip-of-the-tongue*"), peuvent apparaître, mais elles sont généralement

attribuées à un déficit de récupération d'origine exécutive plutôt qu'à une altération de la représentation elle-même (voir, Mortensen et al., 2006, pour une revue). En effet, le vieillissement impacte particulièrement les fonctions exécutives et attentionnelles de haut niveau en raison d'une atteinte structurale marquée des régions frontales (e.g., Zimmerman et al., 2006). À ce titre, les personnes âgées présentent une moindre efficience de la mise à jour (e.g., Fiore et al., 2012), de la flexibilité mentale (e.g., Kray et al., 2002), mais aussi et surtout de l'inhibition - qui induit une sensibilité accrue aux interférences au cours du vieillissement (voir la théorie globale du *déficit d'inhibition*, Hasher et al., 1991). Puisque la récupération de l'information en mémoire nécessite un contrôle exécutif de la source (Roediger et al., 2001), la mémoire épisodique est également logiquement impactée (voir Park & Festini, 2017, pour une revue), en particulier lorsque la tâche ne fournit pas d'indice facilitant la récupération (voir l'*hypothèse du support environnemental*, Craik, 1986). Il est généralement considéré que les adultes âgés ne présenteraient pas de déficit de l'encodage ou du stockage de l'information épisodique, mais plutôt dans la récupération de celle-ci (e.g., Burke & Light, 1981), notamment en lien avec une baisse des ressources cognitives (e.g., Belleville et al., 1996).

L'ensemble de ces données indiquent que l'avancée en âge s'accompagne d'une atteinte conjointe des fonctionnements sensoriel et cognitif. Aussi, et comme prédit par l'approche incarnée, de nombreux travaux ont mis en évidence que ces différents types de déclins étaient statistiquement associés chez les adultes âgés.

4.3 La mémoire dans un système cognitif distribué en interaction avec les fonctions sensorielles

4.3.1 Des liens entre déclin cognitif et sensoriel

En accord avec la perspective distribuée et interactionniste des fonctions cognitives qui seraient largement sous-tendues par des processus perceptifs de l'approche incarnée, de nombreuses études ont rapporté que le déclin sensoriel et le déclin cognitif global étaient statistiquement associés dans le vieillissement (voir Roberts & Allen, 2016, pour une revue). Des liens statistiques entre ces déclins sont rapportés depuis les années 1960 (Schaie et al., 1964), mais les études plus systématiques ont été entreprises durant les années 1990 au sein de l'équipe d'Ulman Lindenberger (e.g. Baltes & Lindenberger, 1997 ; Lindenberger & Baltes, 1994). Leurs principaux résultats ont montré que près de la moitié de la variance de la performance obtenue à des tests d'intelligence s'expliquait par la simple efficience de l'acuité visuelle et auditive (Lindenberger & Baltes, 1994). De plus, ils ont rapporté que l'acuité visuelle et auditive étaient de meilleures prédicteurs de l'intelligence que les variables sociodémographiques, mais aussi que le pourcentage de variance expliqué augmentait avec l'avancée en âge (Baltes & Lindenberger, 1997). Par la suite, de nombreuses

études confirmeront ces liens statistiques entre le déclin sensoriel de bas-niveau et le déclin cognitif. En effet, l'efficience cognitive globale des adultes âgés était corrélée à l'acuité visuelle (e.g., Mine et al., 2016 ; Valentijn et al., 2005), mais aussi à des mesures auditives de bas-niveau (e.g., Lin et al., 2011, 2013 ; voir Loughrey et al., 2018, pour une méta-analyse). Quelques données au sein du vieillissement normal seront également rapportées avec la modalité olfactive (e.g., Swan & Carmelli, 2002), mais les principales études concernant cette modalité portent sur le vieillissement pathologique et en particulier la maladie d'Alzheimer (Djordjevic et al., 2008), ou sur le caractère prédictif des troubles olfactifs en tant que précurseurs du vieillissement pathologique (Devanand et al., 2000 ; Sohrabi et al., 2012). Les données concernant l'effet de déclin multisensoriel sont également peu nombreuses (voir Humes & Young, 2016, pour une revue). Globalement, les résultats semblent soutenir l'hypothèse selon laquelle le déclin cognitif est davantage prononcé lorsque plusieurs modalités sont altérées (e.g., Lin et al., 2004 ; Brenowit et al., 2018), mais le faible nombre d'études disponibles doit amener à considérer cette hypothèse avec prudence (Heine & Browning, 2015). Il faut être d'autant plus prudent dans l'interprétation de ces relations que certaines études n'ont pas retrouvé de corrélation significative entre le fonctionnement sensoriel et cognitif. Par exemple, Valentijn et al. (2005) ont observé un lien entre l'acuité visuelle et certaines performances cognitives (tests de mémoire épisodique et de fonctions exécutives), mais ils n'ont pas observé d'association entre l'acuité auditive et les fonctions exécutives. Inversement, d'autres travaux n'ont pas mis en évidence de lien entre le fonctionnement visuel et cognitif (e.g., Diaz et al., 2011). Ces différences pourraient notamment s'expliquer par l'hétérogénéité des mesures utilisées.

Globalement, les résultats de la littérature mettent en évidence une association entre le déclin sensoriel et cognitif dans le vieillissement. De nombreuses études ont montré que ces liens étaient robustes aux facteurs de confusion importants tels que l'âge, le niveau d'éducation ou encore les antécédents d'accidents vasculaires cérébraux (Humes & Young, 2016 ; Tay et al., 2006 ; Valentijn et al., 2005). Ces liens ont par ailleurs été rapportés après l'exclusion des participants ayant un possible trouble neurocognitif (e.g., Anstey et al., 2003). Cela suggère que les associations entre le fonctionnement sensoriel et cognitif ne sont pas spécifiques au vieillissement cognitif pathologique, ni dues aux facteurs de confusion les plus évidents et fréquents chez les adultes âgés. Il est également important de noter que certaines études permettaient aux participants de garder leurs aides sensorielles (e.g., Tay et al., 2006 ; Valentijn et al., 2005). À ce titre, ces liens ne peuvent pas s'expliquer par une augmentation artificielle des difficultés cognitives des adultes âgés en raison d'une condition sensorielle inhabituelle. Par conséquent, l'un des enjeux majeurs de la littérature relative à ces associations porte sur les mécanismes sous-jacents (voir e.g., Whitson et al., 2018).

4.3.2 Les hypothèses classiques des liens sens-cognition

La littérature a fourni quatre hypothèses principales pour expliquer les associations entre le déclin sensoriel et cognitif au cours du vieillissement (voir e.g., Roberts & Allen, 2016, pour une revue). Deux premières hypothèses proposent une relation directe entre l'altération du fonctionnement sensoriel et cognitif. Selon l'hypothèse de la *dégradation de l'information*, la réduction de l'entrée (*input*) sensorielle a un effet direct sur la cognition (*information degradation hypothesis*, Schneider & Pichora-Fuller, 2000). Plus précisément, la baisse de la qualité du signal sensoriel demanderait à l'individu davantage d'attention pour réaliser les tâches cognitives, ce qui diminuerait les ressources cognitives disponibles et donc les performances (Baltes & Lindenberger, 1997). Une deuxième hypothèse, dite de la *privation sensorielle* (*sensory deprivation hypothesis*, Baltes & Lindenberger, 1997 ; Lindenberger & Baltes, 1994), propose qu'une réduction prolongée de stimulation des régions sensorielles provoque une atrophie cérébrale par un appauvrissement de stimulation neuronale (Boucard et al., 2009 ; Golub, 2017 ; Peelle & Wingfield, 2016), qui à son tour, se traduirait par un déclin cognitif. De façon relativement similaire, d'autres hypothèses proposent que le déclin sensoriel sur le long terme soit la cause du déclin cognitif observé chez les individus âgés, mais avancent que cet effet est médiatisé par d'autres facteurs – tel que l'isolement social (Uchida et al., 2019). À ce titre, plusieurs études ont rapporté un engagement social réduit chez les personnes âgées avec déclin sensoriel et il est généralement admis que le désengagement social est un facteur de risque du déclin cognitif (e.g., Yamada et al., 2015). Cet effet modérateur serait toutefois faible (Hämäläinen et al., 2019). Une troisième hypothèse, dite de la *charge cognitive*, propose une relation inverse. Ce serait le déclin cognitif qui sous-tendrait le déclin sensoriel (*cognitive load on perception hypothesis*, Baltes & Lindenberger, 1997 ; Lindenberger & Baltes, 1994). En effet, plusieurs études ont par exemple rapporté qu'une augmentation de la charge cognitive perturbait les capacités d'identification de la parole dans du bruit (e.g., Heinrich et al., 2019). Il est toutefois important de noter que peu de résultats semblent conforter cette hypothèse sur des tâches de plus bas-niveau (e.g., acuité sensorielle) (voir Roberts & Allen, 2016). Enfin, l'hypothèse de la *cause commune* propose que les déclins sensoriels et cognitifs soient dus à un troisième facteur : une dégénérescence généralisée du système nerveux central liée à l'âge (*common cause hypothesis*, Baltes & Lindenberger, 1997 ; Lindenberger & Baltes, 1994). Ainsi, selon cette dernière hypothèse, ni le déclin sensoriel, ni le déclin cognitif ne serait la cause l'un de l'autre. Cette hypothèse présente l'avantage de rendre non seulement compte du déclin conjoint des fonctions sensorielles et cognitives rapporté au cours du vieillissement normal, mais également des liens avec d'autres fonctions, comme les fonctions motrices (e.g., Caetano et al., 2017 ; Lindenberger & Baltes, 1994 ; Paraskevoudi et al., 2018). Toutefois, cette hypothèse pourrait être insuffisante, en ce sens que certaines études ont montré que l'association entre le fonctionnement sensoriel et cognitif persistait après le contrôle de l'âge (e.g., Anstey et al., 2003 ; Tay et al., 2006 ; Valentijn et al., 2005). Cela signifie

que l'âge seul ne permet pas de rendre pleinement compte de ces relations. Surtout, les études prospectives suggèrent que l'atteinte sensorielle serait antérieure au déclin cognitif. À ce titre, la littérature tend plutôt à considérer un lien causal du déclin sensoriel vers le fonctionnement cognitif (e.g., Devanand et al., 2000 ; Loughrey et al., 2018).

4.3.3 L'effet limité des processus perceptif de bas-niveau

Afin de déterminer si l'atteinte sensorielle de bas-niveau constitue un facteur causal d'une moindre efficience cognitive, il est nécessaire de dégrader expérimentalement l'acuité sensorielle auprès d'une population de jeunes adultes dans le but d'évaluer les effets sur des tâches cognitives afin d'exclure un facteur commun lié à l'âge (Peng et al., 2017 ; Scialfa, 2002). Peu d'études ont rapporté un effet perturbateur de la dégradation sensorielle expérimentale chez des participants jeunes (voir, Monge & Madden, 2016, pour une revue sur la modalité visuelle). Les principaux résultats ont montré un ralentissement dans la recherche visuelle sous condition de simulation d'un déficit de sensibilité aux contrastes visuels (Gilmore et al., 2006), et une augmentation des interférences dans la tâche de Stroop sous conditions de désaturation des couleurs (Ben-David & Schneider, 2010 ; voir aussi Peng et al., 2017, pour des résultats similaires dans une tâche de Stroop numérique). Ainsi, l'hypothèse selon laquelle le déclin sensoriel de bas niveau seul expliquerait une part importante du déclin cognitif des adultes âgés est peu probable. À ce titre, lorsque la perception des adultes d'âge moyen (entre 40 et 60 ans) est dégradée de façon équivalente à des adultes plus âgés, les performances cognitives sont ralenties, mais non diminuées de façon significative (Lindenberger et al., 2001). Ces expériences suggèrent que ce type de dégradation a un effet limité sur le fonctionnement cognitif. Plus précisément, la dégradation de l'entrée du signal sensoriel semble principalement ralentir les traitements perceptifs et induire une augmentation des interférences. Dans une perspective incarnée, ce type de dégradation pourrait alors réduire la résolution (i.e., ratio signal/bruit) des traces nouvellement formées et donc favoriser l'apparition d'interférences lors de l'émergence des représentations spécifiques.

L'hypothèse selon laquelle la dégradation de l'entrée sensorielle réduit la résolution des traces peut être évaluée à travers les tâches de mémoire associative. En effet, selon le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014), ce type de rappel nécessite d'intégrer les divers composants de la trace afin de favoriser l'activation intra-trace qui sous-tend l'émergence des représentations spécifiques. À ce titre, ce type de rappel correspond à une tâche dont la spécificité est particulièrement élevée. De façon cohérente, il a été rapporté qu'en condition de dégradation sensorielle visuelle (Expérience 1) ou auditive (Expérience 2) comparable à des adultes âgés, les adultes jeunes obtenaient des résultats plus faibles et similaires à des adultes âgés à une tâche de rappel de paires de mots (Naveh-Benjamin & Kilb, 2014). Ainsi, la dégradation sensorielle semble perturber l'intégration qui sous-tend l'activation intra-trace, et donc la spécificité de la représentation émergente. Cette moindre spécificité des

traces nouvellement formées induite par la dégradation de l'entrée sensorielle, devrait alors augmenter le chevauchement des traces. À ce titre, elle devrait particulièrement réduire les performances de mémoire dans une condition dans laquelle les traces sont similaires, mais pas (ou dans une moindre mesure) lorsqu'elles sont distinctes. Cette hypothèse a été évaluée par Surprenant et al. (2006). Ils ont demandé à des adultes jeunes et âgés d'effectuer un rappel sériel d'items auditifs « confus » (i.e., *faiblement distincts* : consonnes B, D, G, P, T et V) ou « non-confus » (i.e., *fortement distincts* : consonnes F, K, L, M, Q et R). Les résultats ont tout d'abord montré que les capacités de rappel sériel des personnes âgées pour les items confus étaient corrélées à leur capacité auditive de bas-niveau. La baisse de l'acuité auditive des adultes âgés était donc associée à des difficultés en mémoire, mais seulement lorsque les items étaient faiblement distincts sur le composant auditif. Ensuite, les résultats ont montré que les erreurs générées par les adultes âgés n'étaient pas aléatoires. Au contraire, elles correspondaient aux items qui étaient peu distincts. Autrement dit, lorsque les participants produisaient une erreur dans le rappel, il était plus probable que le participant rappelle un item similaire à l'item correct (i.e., une erreur de confusion traduisant l'activation d'une mauvaise trace en raison de son chevauchement avec la bonne trace). Nous reviendrons plus longuement sur cette idée au cours de ce chapitre lorsque nous développerons les mécanismes de discrimination des traces chez les adultes âgés.

En somme, la dégradation de l'entrée sensorielle semble avoir un impact limité sur le fonctionnement cognitif. Plus précisément, elle pourrait réduire la qualité du signal, ce qui en retour réduirait la spécificité des traces nouvellement formées. Cette moindre spécificité pourrait alors augmenter le chevauchement entre les traces similaires et donc favoriser l'apparition d'interférences lors de l'émergence des représentations spécifiques. Ainsi, les effets de la dégradation du signal d'entrée seraient surtout présents pour les tâches nécessitant de faire émerger des représentations spécifiques très détaillées (Naveh-Benjamin & Kilb, 2014) et lorsque le chevauchement entre les traces est particulièrement élevé (Surprenant et al., 2006). Il est toutefois important de noter que dans ces expériences, la dégradation sensorielle a été manipulée de façon transitoire. Par conséquent, elle ne permet pas d'évaluer l'effet d'une dégradation sur le long-terme qui se produit au cours du vieillissement. En accord avec l'hypothèse de la privation sensorielle, un appauvrissement du signal sensoriel d'entrée pourrait impacter les régions cérébrales qui sous-tendent les traitements perceptifs de plus haut-niveau (e.g., Boucard et al., 2009 ; Golub, 2017 ; Peelle & Wingfield, 2016). Il est nécessaire d'évaluer l'effet de la dégradation perceptive de plus haut-niveau sur les processus cognitifs.

4.3.4 L'importance des processus perceptif de haut-niveau

Comme nous l'avons évoqué en début de chapitre, la dégradation des fonctions perceptives des adultes âgés ne se limite pas au processus de bas-niveau (e.g., acuité sensorielle). Au contraire, le vieillissement est également associé à des modifications dans les

processus qui sont sous-tendus par les régions sensorielles corticales (perception et non plus seulement sensation). Or, l'approche incarnée prédit une relation entre le fonctionnement cognitif et les fonctions sensorielles à travers une réduction de l'efficience du mécanisme de simulation sensorimotrice, dont les preuves de l'implication des régions corticales sont plus nombreuses que celles des organes sensoriels (*cf.* **Chapitre 3**). Ce mécanisme de simulation serait au cœur du fonctionnement cognitif et sous-tendrait l'émergence des représentations qui sont ancrées dans les composants sensorimoteurs (Vallet et al., 2010), y compris chez les adultes âgés (voir Vallet et al., 2011, 2013b). À ce titre, il apparaît crucial de déterminer l'impact de la dégradation perceptive de plus haut-niveau observée chez les adultes âgés. Peu d'études ont ciblé les liens entre le fonctionnement cognitif et perceptif de haut-niveau. Les données disponibles ont par exemple rapporté une association entre les performances à une tâche d'identification d'odeur - qui nécessite un traitement de plus haut-niveau qu'une simple tâche acuité ou de l'évaluation du seuil de détection, avec les démences cognitives. À l'inverse, cette association était plus faible pour les tâches de bas-niveau dans les modalités auditives et tactiles, et n'était pas significativement reliée aux mesures de bas-niveau dans la modalité visuelle (Brenowit et al., 2018). De façon similaire, les performances de perception de la parole bruitée - qui implique davantage de traitements perceptifs de haut-niveau, étaient négativement reliées à l'âge dans toutes les mesures cognitives évaluées (Moore et al., 2014). Enfin, il a également été rapporté que des participants âgés avec un déclin cognitif obtenaient de plus faibles scores d'imagerie mentale (Castellano et al., 2015). Dans une approche incarnée, l'imagerie mentale s'apparente à un traitement perceptif, puisqu'elle correspondrait à une simulation sensorimotrice de nature consciente (Barsalou et al., 2003 ; voir aussi Kosslyn, 1980, 1994). Aussi, il est largement établi que l'imagerie mentale d'une modalité donnée nécessite l'activation de régions cérébrales qui sous-tendent les traitements de cette même modalité. Par exemple, l'imagerie mentale visuelle est associée à une activation des régions cérébrales du cortex visuel primaire (Kosslyn et al., 1995). En ce sens, elle peut être définie comme une tâche de perception de haut-niveau.

Bien que peu nombreux, ces quelques résultats suggèrent que le fonctionnement perceptif de haut-niveau pourrait être lié au fonctionnement cognitif des adultes âgés. Toutefois, et de façon similaire aux relations portant sur les fonctions sensorielles de bas-niveau, il est nécessaire d'effectuer des études expérimentales simulant une dégradation perceptive de plus haut-niveau chez l'adulte jeune pour évaluer le caractère causal de ces possibles liens afin d'exclure un facteur commun lié à l'âge. L'implication des processus perceptifs de plus haut niveau dans le fonctionnement cognitif des adultes âgés pourrait alors être sous-tendue par une dégradation du mécanisme de simulation. En effet, l'approche incarnée prédit qu'à un plus haut niveau, la dégradation sensorielle devrait induire les conséquences plus larges, en ce sens que le mécanisme de simulation qui sous-tend l'émergence des représentations au cœur du fonctionnement cognitif (Vallet, 2015), semble davantage sous-tendu par le cerveau que les organes sensoriels externes. À ce titre, ce type de dégradation devrait tout

autant perturber les représentations nouvellement acquises, que celles plus anciennes. Dans la prochaine section, nous évaluerons donc si une réduction de l'efficience de ce mécanisme permet d'expliquer les effets de l'âge sur les processus mnésiques et cognitifs.

4.4 Vers une approche incarnée du vieillissement cognitif

4.4.1 Des représentations de moindre résolution

Selon l'approche incarnée de la cognition, une atteinte des processus perceptifs cérébraux devrait impacter le mécanisme de simulation et donc les processus cognitifs (Vallet, 2015). Cette dégradation du mécanisme de simulation devrait plus précisément se traduire par une diminution du ratio signal/bruit des représentations émergentes. Si le déclin sensoriel perturbe le bon fonctionnement cognitif à partir d'une baisse de résolution, alors les effets de dégradations devraient plus particulièrement se retrouver dans des tâches pour lesquelles le participant doit faire émerger des représentations spécifiques et détaillées. En accord avec cette prédiction, la littérature a largement mis en évidence que les difficultés des adultes âgés portent principalement sur la composante spécifique de mémoire (voir Park & Festini, 2017, pour une revue), et ce d'autant plus que l'information à faire émerger est précise et détaillée (Greene & Naveh-Benjamin, 2020 ; Korkki et al., 2020 ; Rhodes et al., 2020). Lors des tâches de mémoires spécifiques (i.e., épisodiques), les adultes âgés ont généralement des scores de rappel inférieur à leurs homologues jeunes dans une condition de tâche de rappel libre, mais pas (ou dans une moindre mesure), lorsque des indices sont fournis aux participants (e.g., Danckert & Craik, 2013) qui favorisent la discrimination des traces mnésiques (Badham et al., 2016). Le vieillissement impacte également, et dans une large mesure, le rappel d'associations (e.g., Bender et al., 2010), et donc le rappel de la source de l'information (e.g., Dywan & Jacoby, 1990 ; Jacoby, 1999 ; Spencer & Raz, 1995). De nombreuses études ont par exemple rapporté que les personnes âgées n'avaient pas de difficultés dans le rappel de l'item, mais présentaient un déficit du rappel de l'association d'items (voir Old & Naveh-Benjamin, 2008, pour une méta-analyse). D'une part, ce type d'observation suggère un déficit dans l'intégration des différentes informations les unes avec les autres (i.e., *binding*) (voir l'*hypothèse du déficit d'intégration*, Naveh-Benjamin, 2000). D'autre part, il met en évidence la nécessité d'étudier le vieillissement mnésique à partir d'une approche fonctionnelle, en ce sens que les difficultés des adultes âgés ne relèvent pas de l'intégralité des tâches supposées sollicitées un système épisodique, mais dépendent d'un certain nombre de facteurs plus fins.

Parmi ces facteurs, la spécificité apparaît comme cruciale. En effet, de récentes données ont montré que lorsque les différents groupes d'âge étaient comparés sur des mesures continues évaluant la précision du rappel (plutôt que par la simple quantité), le rappel de l'association, mais aussi le rappel de l'item était diminué (Korkki et al., 2020). De façon compatible avec les modèles système unique de la mémoire, et en particulier les modèles

incarnés, cette moindre précision du rappel se retrouve pour tous les délais manipulés entre la phase d'étude et de test - en perception brute, en mémoire à court-terme et en mémoire à long-terme (voir Korkki et al., 2020 ; Rhodes et al., 2020). À l'inverse, d'autres résultats ont montré que les adultes âgés présentaient un déficit associatif, mais seulement dans des conditions où l'information à rappeler était précise (e.g., *« ce vieil homme était dans ce parc »*), mais pas lorsqu'elle pouvait être rappelée à partir d'une information générale (e.g., *« ce vieil homme était quelque part dans la nature »*) (Greene & Naveh-Benjamin, 2020). D'une part, cela remet en cause l'hypothèse d'un déficit dissociatif net des adultes âgés entre le rappel de l'item et de l'association. D'autre part, cela suggère que le vieillissement mnésique est marqué par une réduction de la spécificité des représentations, dont les effets seraient d'autant plus marqués lorsque la tâche nécessite une précision accrue (*cf.* principe de spécificité, Surprenant & Neath, 2009a), comme dans le cas d'un rappel associatif pour lequel la difficulté est plus importante en comparaison du rappel de l'item (Korkki et al., 2020). L'approche incarnée permet alors d'expliquer cette baisse de la précision du rappel par une moindre résolution de la simulation sensorimotrice (Vallet, 2015). En accord avec cette hypothèse de moindre résolution de la simulation, ces effets ne semblent pas restreints aux représentations nouvellement formées, car la précision et le sentiment de reviviscence des souvenirs autobiographiques très anciens des adultes âgés sont également amoindris (Frankenberg et al., 2021 ; Piolino et al., 2006).

Prises ensemble, ces données suggèrent que le vieillissement réduit la spécificité des représentations à partir d'une réduction de la résolution du mécanisme de simulation. Si la dégradation de l'entrée sensorielle peut réduire la résolution des traces, la moindre efficience des processus sous-tendus par les régions corticales sensorielles réduirait la résolution (et donc la spécificité) de la simulation. Puisqu'une plus grande richesse réduit le chevauchement (Ekstrom & Yonelinas, 2020), une moindre résolution de la simulation devrait donc perturber la discrimination des traces.

4.4.2 Une moindre discrimination des traces

Dans les modèles à traces multiples, et en particulier dans Act-In (Versace et al., 2009, 2014), le déclin sensoriel observé au cours du vieillissement devrait réduire la spécificité des représentations émergentes en raison d'une simulation sensorimotrice de plus faible résolution (Vallet, 2015). Cette moindre résolution de la simulation pourrait alors à son tour perturber les activités de discrimination. À ce titre, les adultes âgés devraient moins bénéficier des facteurs facilitant la discrimination telle que la distinctivité. En accord avec cette hypothèse, il est généralement rapporté que le bénéfice de la distinctivité est réduit chez les adultes âgés (voir Smith, 2006, pour une revue). Concernant les effets de *distinctivité primaire*, les études ayant porté sur l'isolation ont fourni des résultats inconsistants. En effet, certaines ont rapporté une absence d'effet (Cimbalo & Brink, 1982), tandis que d'autres ont rapporté un effet réduit (Bireta et al., 2008 ; Geraci et al., 2009) ou équi-

valent (Vitali et al., 2006). L'effet serait préservé lorsque l'item isolé apparaît tard dans la liste (*Expérience 1*), mais aussi en début de liste à condition qu'il soit perceptivement très distinct et saillant (*Expérience 2*) (Smith, 2011). Ainsi, les adultes âgés pourraient avoir des difficultés à remarquer les traits d'isolations par rapport aux stimuli non-isolés. L'observation selon laquelle l'isolation facilite les performances des adultes âgés lorsque l'item isolé apparaît tard dans la liste s'expliquerait par le fait que l'augmentation du nombre d'items permettrait aux participants de mieux repérer les différences. Concernant les effets de *distinctivité secondaire*, l'effet de bizarrerie serait atteint (Nicolas & Gounden, 2010 ; Gounden & Nicolas, 2015), tandis que l'effet d'orthographie - plus automatique, serait préservé (Nicolas & Gounden, 2010). Comme pour l'effet d'isolation, l'effet de bizarrerie serait préservé sous certaines conditions permettant d'appuyer la spécificité de l'item. Par exemple, lorsque l'item est répété une fois afin de permettre de compenser le traitement général et non-spécifique de l'item (Gounden & Nicolas, 2015 ; voir aussi Nicolas & Worthen, 2009). L'effet de *cohérence* (consistency effect) serait quant à lui préservé, mais réduit avec l'avancée en âge (Mäntylä & Bäckman, 1992). L'effet de cohérence réfère à une meilleure performance de mémoire pour des items qui sont incohérents avec les attentes (e.g., voir un sèche-cheveux dans une cuisine) en comparaison des items qui sont cohérents (e.g., voir une cafetière dans une cuisine).

Globalement, ces résultats mettent en évidence un effet de distinctivité réduit chez l'adulte âgé, ce qui suggère une moindre discrimination des traces chez les adultes âgés. En accord avec l'hypothèse selon laquelle les changements perceptifs perturbent la spécificité de la trace, le bénéfice de la distinctivité serait alors préservé lorsqu'une attention particulière est portée sur les caractéristiques distinctives. Cette moindre activation des caractéristiques distinctives serait d'une part le reflet d'un déficit d'intégration qui réduit le bénéfice des caractéristiques distinctives (Carr et al., 2014) ; déficit qui pourrait lui-même être accentué par la dégradation sensorielle (Naveh-Benjamin & Kilb, 2014). D'autre part, elle refléterait un traitement moins spécifique et plus générique de l'information (Smith, 2006 ; Carr et al., 2014). Ce traitement plus générique de l'information devrait alors être associé à un chevauchement accru des traces. Cette hypothèse est soutenue par les études qui ont rapporté que les adultes âgés présentaient une sensibilité accrue à l'*effet d'éventail* (e.g., Cohen, 1990 ; Gerard et al., 1991 ; Radvansky et al., 1996). Les deux groupes d'âge ont montré une augmentation du temps de réponse et des erreurs à mesure que le nombre d'items partage de plus de plus de caractéristiques, mais ces effets étaient davantage prononcés chez les participants âgés. Ces données suggèrent une augmentation de l'activation des traces qui se chevauchent au cours du vieillissement. Toutefois, il faut rester prudent dans l'interprétation de ces résultats. En effet, dans ce type de paradigme, il est nécessaire que le participant intègre les indices avec les cibles. Il est donc difficile d'interpréter l'effet de l'âge sur l'indiçage, en ce sens qu'il pourrait être largement impacté par un déficit d'inté-

gration (voir Badham et al., 2016), qui serait lui-même (au moins en partie) la conséquence d'un déficit sensoriel (Naveh-Benjamin & Kilb, 2014).

Si le vieillissement est associé à une augmentation du chevauchement des traces, alors il ne devrait pas seulement réduire quantitativement les performances dans des tâches de mémoire spécifique, mais il devrait également les réduire qualitativement. Autrement dit, le vieillissement devrait réduire la précision de l'information à restituer en raison de l'activation de moins de détails d'une trace spécifique associés à plus de détails communs à diverses traces similaires. Afin de déterminer si le vieillissement est associé à une augmentation du chevauchement des traces mnésiques, il est donc nécessaire d'évaluer l'effet de l'âge sur les erreurs de mémoire.

4.4.3 Moindre discrimination et erreurs de mémoire

Si le vieillissement est associé à une réduction de la résolution de la simulation (i.e., une résolution *moins spécifique*), alors il devrait induire une augmentation des erreurs de mémoire. En effet, une plus faible résolution des traces mnésiques doit se traduire par une augmentation du chevauchement des traces, et donc une plus grande probabilité que le mécanisme de complétion des patterns diffuse l'activation au-delà de la trace correspondant à l'information ciblée (Ekstrom & Yonelinas, 2020). Conformément à cette hypothèse, de nombreuses études ont rapporté que les adultes âgés produisaient plus d'erreurs de mémoire que leurs homologues plus jeunes (e.g., McCabe et al., 2009). L'augmentation des erreurs de mémoire avec l'avancée en âge est particulièrement bien établie dans les études qui utilisent le paradigme de *test de similarité mnésique* (Mnemonic Similarity test) (e.g., Boutet et al., 2019 ; Davidson et al., 2018 ; Riphagen et al., 2020 ; Stark et al., 2010 ; Toner et al., 2013 ; Yeung et al., 2013). Le paradigme se présente de la façon suivante : dans une phase d'étude, le participant est invité à étudier des images. Dans une tâche de reconnaissance ultérieure, ces images (*cibles*/target) sont présentées avec de nouvelles images qui sont visuellement distinctes (*intrus*/foils) ou qui sont visuellement similaires (*leurres*/lures) aux cibles. Les résultats classiques montrent une diminution linéaire de la discrimination perceptive des leurres lorsque la similarité perceptive augmente chez les adultes plus âgés (voir Leal & Yassa, 2018, pour une revue). En comparaison des jeunes adultes, les participants âgés indiquent plus souvent avoir déjà vu une nouvelle image, en particulier lorsqu'elle est perceptivement similaire à une cible. Ce résultat indique alors une moindre efficience de l'*indice de discrimination perceptive des leurres*. Par ailleurs, l'observation selon laquelle les connaissances catégorielles/sémantiques émergent des composants sensoriels (Vallet et al., 2010, 2011, 2013b) suggère que le déclin du mécanisme de simulation sensorimotrice pourrait également rendre compte des résultats qui font état d'une augmentation des erreurs de mémoire de nature sémantique dans le vieillissement (e.g., Balota et al., 1999 ; Norman & Schacter, 1997 ; Schacter et al., 1999). Ainsi, les modifications des processus perceptifs associés au vieillissement pourraient jouer un rôle dans les erreurs de mémoire

des adultes âgés (e.g., Burnside et al., 2017). Selon les modèles à traces multiples, et en particulier Act-In (Versace et al., 2009, 2014), cette moindre précision dans l'information à restituer pourrait alors relever d'une difficulté à accéder à moins de détails d'une trace spécifique, ce qui en retour devrait se traduire par une augmentation du chevauchement des traces, c'est-à-dire, une surcatégorisation.

4.4.4 Une surcatégorisation ?

Le vieillissement semble se caractériser par une moindre discrimination des traces qui se traduit par des difficultés à accéder à moins de détails d'une trace d'une part, et à plus de détails communs à diverses traces similaires d'autre part. Dans le modèle à traces multiples et en particulier dans Act-In (Versace et al., 2009, 2014), l'activité de discrimination correspond à l'activation des composants spécifiques d'une trace (*simulation spécifique*), tandis que l'activité de catégorisation correspond à l'activation des propriétés communes des traces (*simulation catégorielle*). Ces deux activités peuvent donc être considérées comme interdépendantes, et plus précisemment comme antonymes. Par conséquent, une moindre discrimination devrait s'apparenter à une meilleure catégorisation. Ainsi, non seulement les adultes plus âgés se souviennent de moins d'informations spécifiques, mais ils ont également tendance à se fier davantage aux informations abstraites/génériques communes à de nombreuses expériences lors des tâches de mémoire (Koutstaal & Schacter, 1997 ; Aizpurua & Koutstaal, 2010). Ils produisent alors moins de détails internes (i.e., spécifiques), mais aussi plus de détails externes (i.e., non-spécifiques/catégoriels), lorsqu'ils se souviennent d'un événement par rapport aux jeunes adultes (Levine et al., 2002). Cette surcatégorisation permettrait alors d'expliquer que les représentations non-spécifiques (catégorielles/sémantiques) sont relativement bien préservées chez les adultes âgés, voire même améliorées (Umanath & Marsh, 2014, pour une revue). Toutefois, et de façon cohérente avec une moindre discrimination des traces, une analyse plus qualitative suggère que le rappel des connaissances sémantiques des adultes âgés est lui-même plus général que celui des adultes jeunes (Murphy & Castel, 2020). Autrement dit, en comparaison des adultes jeunes, les individus âgés produiraient davantage de connaissances catégorielles d'exemplaires plus fréquemment rencontrées (e.g., chien) que des connaissances moins fréquemment rencontrées (e.g., capybara) qui nécessite une plus grande discrimination des traces. Autrement dit, l'émergence des représentations des adultes âgées serait davantage contrainte par leurs traces passées.

Si le vieillissement se caractérise par une surcatégorisation, alors les adultes âgés devraient être davantage influencés par leurs connaissances antérieures. Les informations cohérentes avec les schémas existants (i.e., informations alignées sur les connaissances) peuvent favoriser la mémorisation, mais elles peuvent aussi conduire à plus d'erreurs de mémoire en comparaison des informations incompatibles avec les schémas existants. De façon compatible avec l'hypothèse d'une surcatégorisation, ces effets seraient d'autant plus

importants dans le vieillissement (voir Umanath & Marsh, 2014, pour une revue). Par exemple, les adultes plus âgés obtiennent de meilleures performances de mémoire spécifique que les adultes plus jeunes si la tâche permet un bénéfice de l'expertise des connaissances sémantiques (Matzen & Benjamin, 2013). L'implication accrue des connaissances au cours de l'avancée en âge pourrait alors refléter un changement fonctionnel mnésique ; de l'acquisition de nouveaux apprentissages vers la diffusion des apprentissages antérieurs (Loeffler et al., 2016). L'émergence d'une représentation spécifique serait alors logiquement associée à un chevauchement accru des traces mnésiques passées.

En somme, l'avancée en âge serait marquée par une moindre spécificité des traitements perceptifs, ce qui réduirait la résolution, et donc la spécificité de la simulation sensorimotrice. Cette moindre spécificité de la simulation impacterait alors les activités de discrimination. Puisque les activités de discrimination et de catégorisation nécessitent respectivement de simuler un nombre réduit et un nombre élevé de traces, cette moindre discrimination pourrait être associée à une surcatégorisation. Ainsi, l'avancée en âge serait associée à une augmentation du nombre de traces simulées, c'est-à-dire, une simulation moins spécifique/plus catégorielle. En retour, l'émergence des représentations des adultes âgés serait moins spécifique et davantage contrainte par les traces antérieures.

Synthèse intermédiaire

Dans ce chapitre, nous avons décrit comment les principes incarnés peuvent fournir des pistes interprétatives du vieillissement mnésique - et par extension, cognitif. Le vieillissement se caractérise par un déclin sensoriel d'une part, et par un déclin cognitif d'autre part. Ces déclins sont par ailleurs statistiquement associés. La manipulation expérimentale de la qualité de l'information au niveau de l'entrée n'influence que dans une faible mesure les performances cognitives. Autrement dit, l'efficience perceptive à ce niveau semble sous-tendre les processus cognitifs dans une mesure limitée. La dégradation de l'entrée du signal pourrait réduire la résolution des traces nouvellement formées et donc favoriser l'apparition d'interférences lors de représentations spécifiques détaillées, en particulier lorsque les traces se chevauchent. À un niveau plus élevé (i.e., cerveau), le déclin perceptif pourrait avoir des conséquences plus larges. En effet, la simulation reposerait (au moins) en grande partie sur les traitements centraux. Aussi, la simulation serait au cœur du fonctionnement cognitif et sous-tendrait l'émergence des représentations qui sont ancrées dans les composants sensorimoteurs. Une moindre résolution de la simulation semble en accord avec le vieillissement cognitif, et en particulier, mnésique. Elle pourrait expliquer le déclin mnésique marqué pour les tâches de mémoire spécifique, et la bonne préservation (voire l'amélioration) des compétences catégorielles. Cette moindre résolution de la simulation perturberait alors les activités de discrimination. Puisque les activités de discrimination et de catégorisation nécessitent respectivement de simuler un nombre réduit et un nombre élevé de traces, alors cette moindre discrimination pourrait être associée à une surcatégorisation, c'est-à-dire que la simulation des adultes âgés serait davantage contrainte par les traces antérieures.

Problématique

L'objectif général de cette thèse est de déterminer les mécanismes qui sous-tendent l'émergence des représentations spécifiques. Ce travail s'inscrit dans le cadre incarné et situé de la cognition, et plus particulièrement dans le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014). Ce modèle propose que les représentations émergent d'un processus d'*appariement global* entre la situation présente et les traces en mémoire. Lors d'une situation donnée, le cerveau va traiter les divers composants sensorimoteurs de la situation. Ce traitement n'est pas seulement dépendant des informations qui sont présentes dans la situation, car le système cognitif va également réactiver en mémoire toutes les traces comprenant des composants qui sont similaires. L'interaction entre la situation présente et les traces en mémoire va engendrer la formation d'une nouvelle trace mnésique correspondant au pattern d'activation cérébral. Les traces refléteraient les interactions produites entre le corps et l'environnement qui s'effectuent nécessairement par les sens (et la motricité). À ce titre, les représentations demeureraient ancrées dans leurs composants constitutifs, de nature sensorielle (e.g., Vallet et al., 2010, 2013b) (et motrice, e.g., Dutriaux & Gyselinck, 2016).

Les traces mnésiques ne seraient pas seulement un reflet des entrées sensorielles (et motrices) du système, elles seraient également dépendantes des traitements que l'individu réalise sur ces informations (e.g., Whittlesea & Brooks, 1988 ; voir aussi, Chiaramonte & Rousset, 2011 ; Rousset, 2000). Autrement dit, les traitements réalisés, constituent les traces sensorimotrices, notamment lors des traitements perceptifs. Non seulement les représentations émergeraient de la réactivation des traces sensorielles (et motrices), mais les traces mnésiques influenceraient également les traitements perceptifs (e.g., Rey et al., 2015 ; Riou et al., 2011). Ce caractère bidirectionnel des interactions entre la mémoire et la perception suggère que les unités de traitements de ces fonctions seraient partagées. L'hypothèse d'un partage des unités de traitements est également soutenue par le modèle Représentationnel Hiérarchique (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Kent et al., 2016). En effet, selon ce modèle, le lobe temporal médian serait non seulement impliqué dans la conjonction (i.e., l'intégration) des composants sensoriels dans des tâches mnésiques, mais aussi dans des tâches perceptives. Ainsi, la mémoire et la perception pourraient être conçues comme fonctionnellement équivalentes. La mémoire correspondrait alors à une perception entre

l'absence de percept, c'est-à-dire une simulation des composants sensoriels (et moteurs) des traces mnésiques (e.g., Barsalou, 2008).

Selon le modèle Act-In, les différents phénomènes mnésiques (e.g., souvenirs spécifiques, connaissances générales) se différencieraient par la *dynamique de simulation* en fonction de deux types de mécanismes : l'*intégration mutlicomposants* et les activations *intra-trace* et *inter-traces*. Les différents composants de la trace seraient intégrés ensemble à travers un mécanisme d'*intégration multicomposants*. Les stimulations de la situation présente engendreraient une propagation de l'activation aux traces correspondants à d'autres événements similaires. Cette activation est désignée par le terme d'activation inter-traces. L'activation d'un grand nombre de traces engendrerait une émergence catégorielle qui refléterait les caractéristiques communes des différentes traces. En parallèle, l'activation intra-trace activerait les composants reliés des traces à travers le mécanisme d'intégration, mais non nécessairement présents dans la situation. La spécificité de la représentation émergente serait alors fonction de la spécificité des composants simulés. Plus la *simulation* est *spécifique* et restreinte à un faible nombre de traces (i.e., faible activation inter-traces), plus la représentation émergente serait elle-même spécifique. À l'inverse, plus les composants simulés sont communs à de nombreuses traces (i.e., forte activation inter-traces), plus la représentation émergente serait catégorielle.

Le système mnésique réaliserait *par défaut* une *activité de catégorisation*, c'est-à-dire que les stimulations produites par la situation présente engendreraient une diffusion de l'activation des composants similaires du système générée lors des expériences passées (i.e., activation inter-traces). Ainsi, l'émergence d'une représentation spécifique s'apparenterait à une *activité de discrimination* des traces mnésiques contenues dans le système. Autrement dit, l'émergence de ce type de représentations nécessiterait de limiter l'activation des traces à celle(s) de l'événement donné (Brunel et al., 2010, 2013). L'émergence d'une représentation spécifique refléterait alors la *simulation des composants spécifiques* d'un événement, qui serait sous-tendue par une faible diffusion d'activation inter-traces couplé à une forte diffusion d'activation intra-trace. Puisque la représentation émergente dépend de l'appariement entre la situation présente et la situation de formation de la trace, la correspondance encodage-récupération est un facteur facilitateur important (e.g., Godden & Baddeley, 1975 ; Smith et al., 1978). Toutefois, cette simple correspondance ne serait bénéfique que si elle participe à la discrimination des traces permettant d'activer spécifiquement la trace de l'événement à faire émerger (Badham et al., 2016 ; Nairne, 2006). À ce titre, la distinctivité – ici définie comme *la réduction du chevauchement entre les traces du système*, serait un facteur crucial pour faire émerger des représentations spécifiques lorsque la tâche nécessite d'accéder à des détails spécifiques, en particulier pour les traces dont le contexte est similaire.

Lorsque le contexte est similaire à plusieurs événements, les traces de la situation présente pourraient davantage inclure (i.e., intégrer) les traces similaires que lorsque le contexte est différent (voir Brunec et al., 2020 ; voir aussi Ezzyat & Davachi, 2021), ce qui perturberait l'activité de discrimination du système cognitif. Un système cognitif qui dissocierait les diverses stimulations qui se produisent au sein d'un même contexte rendrait difficile la réactivation d'une trace mnésique dans sa totalité (i.e., perturbation du mécanisme de *complétion des patterns*, Zotow et al., 2020). Lorsque des traces qui sous-tendent des événements différents se chevauchent, l'intégration des caractéristiques du contexte permettrait de réduire le chevauchement (Brunec et al., 2020 ; Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Kent et al., 2016). Cette intégration du contexte pourrait faire intervenir un mécanisme de *séparation des patterns* (Ekstrom & Yonelinas, 2020) qui permet de générer un pattern d'activité neuronale distinct à un niveau neurophysiologique au sein du lobe temporal médian, lorsque les percepts d'entrée présentent un fort chevauchement (Hainmueller & Bartos, 2020 ; Riphagen et al., 2020). On peut donc supposer que lorsque le contexte varie fortement entre les événements, l'apport de la réduction du chevauchement des traces devrait être considérablement réduit, voire inefficient. L'intégration de caractéristiques contextuelles permettrait ainsi de réduire le chevauchement entre les traces des autres stimuli similaires, c'est-à-dire de rendre la trace plus distincte. À ce titre, le bénéfice d'un faible chevauchement des traces (i.e., forte distinctivité) semble principalement se manifester lorsque la tâche nécessite 1) d'accéder à des détails spécifiques, et 2) que les traces correspondent à un contexte similaire.

Ce travail de thèse propose de se centrer sur la dimension perceptive de la distinctivité comme facteur facilitant la discrimination des traces. Le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014) propose que la distinctivité perceptive favorise l'émergence des représentations spécifiques à partir d'une simulation spécifique. Dans un **premier axe**, nous proposons d'étudier les facteurs qui favorisent la *spécificité de la simulation*, c'est-à-dire, comment le système diffuse l'activation au sein de la trace correspondant à l'événement spécifique. Autrement dit, il s'agit de déterminer les facteurs qui favorisent la complétion des patterns au sein d'un attracteur stable (i.e., limité à la trace spécifique) à partir d'un signal partiel au sein d'une tâche relevant d'une *activité de discrimination*. La capacité du système à simuler les composants spécifiques d'un événement devrait être facilitée lorsque 1) les traces du système sont distinctes les unes des autres sur un ou plusieurs composants, et 2) lorsque les traces sont enrichies à travers une intégration des divers composants. En effet, une plus grande distinctivité des composants devrait réduire la confusion entre les traces, et donc augmenter la spécificité de la simulation (Surprenant et al., 2006). De plus, l'intégration des composants de la trace (i.e., conjonction des caractéristiques) apparaît comme majeure pour la discrimination des traces (Kent et al., 2016), en ce sens qu'un plus grand nombre de composants est associé à une probabilité réduite de chevauchement entre les traces du système (Ekstrom & Yonelinas, 2020). Les principes de l'émergence selon

lesquels le produit ne se résume pas à la somme des parties, suggèrent par ailleurs que l'intégration pourrait être particulièrement efficace pour rendre la trace distincte, car les composants intégrés au sein de la trace auraient des propriétés qui ne sont pas réductibles à la simple somme des composants (Baker et al., 2002 ; Labeye et al., 2008 ; Sripati & Olson, 2010). À ce titre, bien que le degré de distinctivité des composants et le nombre de composants de la trace (i.e., richesse de la trace), devraient tous deux favoriser l'émergence des représentations spécifiques, leur bénéfice respectif serait différent. Plus précisément, la richesse de la trace favoriserait davantage la spécificité de la représentation en comparaison du degré de distinctivité des composants (Brunel et al., 2010, 2013). Il est alors nécessaire de déterminer les conditions dans lesquelles ce second facteur sous-tend l'émergence des représentations spécifiques.

Étant donné qu'un plus faible chevauchement des traces semble favoriser l'émergence de représentations spécifiques lorsque la tâche nécessite 1) d'accéder à des détails spécifiques, et 2) que les traces correspondent à un contexte similaire, l'évaluation du poids relatif du degré de distinctivité des composants et de la richesse de la trace peut-être effectuée au moyen d'un tâche de reconstruction sérielle visuo-spatiale. En effet, non seulement cette tâche nécessite d'accéder à des détails spécifiques, en ce sens qu'il s'agit de reconstruire avec précision l'ordre dans lequel ils sont apparus au sein de la séquence, mais le caractère sériel de la reconstruction de la séquence ne permet pas d'induire un changement de contexte, car le participant doit former une représentation unifiée de la séquence. Cette tâche permet alors d'identifier les conditions dans lesquelles la distinctivité sensorielle (unimodale *vs.* multimodale) influence la performance de reconstruction spatiale. Si la simulation des composants spécifiques est facilitée par une activité de discrimination, alors le degré de distinctivité des composants devrait être bénéfique, seulement lorsque le système cognitif n'est pas en mesure de discriminer les traces sur la base de nombreux composants. Autrement dit, lorsque les traces reflètent des stimuli unimodaux ayant des formes basiques qui sont associées à un chevauchement élevé. De plus, si la dégradation sensorielle réduit le ratio signal/bruit des traces, alors elle devrait nuire à la discrimination, et ce, d'autant plus que les stimuli sont unimodaux et similaires. Ces hypothèses seront évaluées au sein d'une *première étude expériementale*.

Afin de déterminer si l'émergence des représentations spécifiques se produit au sein d'un système mnésique unique supposant un continuum de spécificité des représentations, nous proposons d'étudier dans un **deuxième axe** de recherche, dans quelle mesure la *demande de la tâche interagit* avec la *distinctivité* pour faire émerger une représentation spécifique. Selon Act-In (Versace et al., 2009, 2014), la diffusion de l'activation intra-trace couplée à une faible diffusion d'activation inter-trace induirait une simulation spécifique, ce qui favoriserait l'activité de discrimination, mais perturberait l'activité de catégorisation. En effet, cette dernière activité serait au contraire sous-tendue par une diffusion de l'activation

au sein des composants communs des traces (i.e., activation inter-traces). Si la spécificité de la simulation est sous-tendue par un faible chevauchement des traces, c'est-à-dire une réduction de l'activité de catégorisation, alors il apparaît pertinent de déterminer dans quelle mesure favoriser ou perturber la spécificité de la simulation influence non seulement l'activité de discrimination, mais aussi l'activité de catégorisation. Dans Act-In, la représentation émerge au sein d'un système mnésique unique à traces multiples, et peut ainsi être répartie sur un continuum de spécificité (Craik, 2002 ; Hintzman, 1986 ; Keresztes et al., 2018 ; Versace et al., 2009, 2014). Plus la diffusion d'activation inter-traces est élevée, plus la représentation émergente sera non-spécifique, car chaque détail individuel des événements aura disparu au profit d'éléments communs. Inversement, plus la diffusion d'activation intra-trace est élevée et l'activation inter-traces réduite, plus la représentation émergente sera spécifique, car cette activation va être restreinte à un faible nombre de traces, ce qui va permettre de simuler les détails de l'événement.

Ainsi, l'émergence d'une représentation peut être définie à partir d'un continuum de spécificité en fonction d'un nombre de traces simulées. Ce continuum pourrait être pensé comme une balance dont les deux plateaux seraient les deux types de simulation nécessaires à l'émergence des représentations située aux extrêmes du continuum. Le premier type correspondrait à l'activation des caractéristiques des traces qui se chevauchent (simulation catégorielle) et qui favorisent l'émergence des représentations les moins spécifiques (e.g., représentations sémantiques les plus générales). Le second type correspondrait à la simulation des caractéristiques spécifiques d'une trace (activation intra-trace) qui sous-tend l'émergence des représentations les plus spécifiques (e.g., détails précis d'un épisode). Des traces distinctes augmentent la probabilité que le système cognitif repère des caractéristiques spécifiques pour discriminer les traces les unes des autres (Surprenant & Neath, 2009a), et cela augmente la spécificité de la représentation émergente. Ainsi, plus les traces sont distinctes, plus la balance de la simulation devrait être biaisée vers les caractéristiques spécifiques au détriment des caractéristiques des traces qui se chevauchent, et plus la représentation émergente sera spécifique, et vice-versa. En d'autres termes, la simulation de composants spécifiques (*simulation spécifique*) et la simulation de composants communs (*simulation catégorielle*) pourraient être en balance. La simulation des composants spécifiques d'une trace favorisée par une forte distinctivité, serait alors d'une part bénéfique à l'activité de discrimination (Surprenant & Neath, 2009a), et d'autre part, perturbatrice pour l'activité de catégorisation. À l'inverse, la simulation des composants communs favorisée par la similarité des composants entre les traces (i.e., faible distinctivité), serait bénéfique à l'activité de catégorisation (McClelland et al., 1995 ; Kumaran & McClelland, 2012), mais perturbatrice pour l'activité de discrimination.

Le modèle Act-In permet de formuler l'hypothèse selon laquelle la simulation de composants spécifiques et la simulation de composants catégoriels pourraient non seule-

ment être respectivement facilitatrice et perturbatrice pour l'activité de discrimination et l'activité de catégorisation, mais également pour deux tâches pour lesquelles le degré de discrimination est plus ou moins élevé. Deux tâches qui impliquent un degré différent de spécificité de la représentation émergente impliquent une demande de discrimination différente. Par exemple, l'établissement d'une correspondance entre la simulation d'un stimulus réalisé à partir d'un indice partiel et de ce même stimulus lors de la phase de test (appariement/MATCH) relève d'une activité de discrimination plus faible que l'établissement d'une non-correspondance entre un indice partiel et un item non-correspondant (MISMATCH). En effet, dans une condition de MATCH, les indices fournis par la présentation du stimulus permettent d'activer spécifiquement la trace ciblée, tandis que dans la condition de MISMATCH, le recouvrement partiel entre l'indice et l'item non-correspondant nécessite de simuler davantage de détails spécifiques pour être en mesure de correctement rejeter l'item non-correspondant. Ainsi, l'hypothèse selon laquelle la simulation des composants spécifiques favorisée par une forte distinctivité, serait d'autant plus bénéfique que la demande en termes de discrimination est élevée peut être évaluée au moyen d'une tâche de reconnaissance associative entre un indice contextuel et un personnage. Dans une phase d'apprentissage, les participants mémorisaient des vidéos dans lesquelles un personnage réalisait une action (e.g., « s'asseoir ») sur un objet donné (e.g., « une chaise »). Dans une tâche subséquente, une voix rappelait une action sur un objet, et un personnage était brièvement affiché. Le personnage correspondait soit à celui ayant effectué l'action (essai *MATCH*), soit à un personnage ayant effectué la même action, mais sur un objet différent (essai *MISMATCH*). Une forte distinctivité des composants des traces (e.g., entre les personnages des vidéos) devrait alors faciliter la simulation des caractéristiques spécifiques de l'item étudié et donc améliorer sa discrimination par rapport à l'item non-correspondant (i.e., établir un MISMATCH). À l'inverse, une faible distinctivité des items étudiés devrait faciliter l'établissement d'un MATCH en favorisant la simulation de caractéristiques qui se chevauchent. Autrement dit, la similarité des personnages devrait faciliter la potentialité des composants globaux de la trace qui sous-tend ces personnages à être réactivés par le signal auditif (i.e., la voix énonçant une action sur un objet). Par ailleurs, si la mémoire et la perception sont fonctionnellement équivalentes, alors une moindre efficience des régions cérébrales perceptives devrait être associée à une moindre simulation des détails spécifiques, ce qui en retour, pourrait renforcer la simulation des détails communs. Autrement dit, réduire le ratio signal/bruit de la simulation devrait réduire le bénéfice d'une forte distinctivité d'une part, mais aussi renforcer le bénéfice d'une faible distinctivité pour l'activité de catégorisation. À ce titre, interférer avec la simulation au moyen d'un masque visuel dynamique (Purkart et al., 2019) devrait d'une part réduire le bénéfice de la forte distinctivité pour l'établissement d'un MISMATCH, et d'autre part, augmenter le bénéfice de la faible distinctivité dans l'établissement d'un MATCH. Ces hypothèses seront évaluées au sein d'une *deuxième étude expériementale.*

Dans un **troisième axe** de recherche nous avons examiné dans quelle mesure le vieillissement mnésique peut être caractérisé par une réduction de la distinctivité des traces en raison d'un déclin des fonctions sensori-perceptives. En effet, les adultes âgés présentent des changements sensoriels d'une part et un déclin cognitif (dont mnésique) d'autre part. Ainsi, cette population apparaît comme particulièrement intéressante pour tester les hypothèses relatives aux interactions qui se produisent entre la perception et la mémoire (Vallet, 2015). Le vieillissement peut être appréhendé comme un modèle expérimental tout désigné pour étudier certaines hypothèses fortes concernant les mécanismes qui sous-tendent la discrimination des traces à travers les relations entre mémoire et perception, afin de contraindre les modèles théoriques. Cela nécessite de déterminer comment la dégradation sensorielle modifie la *dynamique de simulation* du système mnésique des adultes âgés. Il convient alors de décrire précisément les mécanismes neurocognitifs qui sous-tendent les changements cognitifs et sensoriels conjoints au cours du vieillissement - des organes jusqu'au traitement de l'intégration des signaux multisensoriels. Si la mémoire et la perception sont fonctionnellement équivalentes, alors le déclin sensoriel devrait réduire la résolution de la simulation. Une représentation bruitée est associée à une probabilité réduite de trouver des caractéristiques uniques (Ekstrom & Yonelinas, 2020). Par conséquent, le déclin sensoriel devrait diminuer la spécificité de la simulation. De plus, si la simulation de composants spécifiques et la simulation des composants catégoriels sont en balance, alors cette moindre spécificité de la simulation devrait s'accompagner d'une simulation des composants catégoriels. Ce changement de dynamique de la simulation devrait alors réduire l'activité de discrimination des adultes âgés. Ces hypothèses seront évaluées au sein d'une *perspective théorique*

Le vieillissement mnésique (et plus largement cognitif) pourrait ainsi se caractériser par une augmentation du chevauchement des traces, c'est-à-dire, un biais de la simulation des composants catégoriels au détriment de la simulation des composants spécifiques. D'un point de vue cognitif, ce biais de simulation catégorielle nécessite d'inhiber l'activation de davantage de traces lorsqu'il s'agit de faire émerger une représentation spécifique. Autrement dit, la recherche par le système mnésique des composants distincts ou des composants suffisamment intégrés pour permettre l'activation intra-trace serait perturbée en raison d'une similarité accrue des traces. D'un point de vue neuronal, le caractère distribué et interactionniste des fonctions cognitives avancé par l'approche incarnée et située de la cognition (basé sur les principes du connexionnisme), suggère que la dégradation de la perception devrait influencer les régions et fonctions avec lesquelles la perception interagit, par exemple le cortex préfrontal. Comprendre les changements dans l'activité de discrimination des adultes âgés nécessite alors de considérer le réseau cérébral dans son ensemble, et donc les changements préfrontaux (e.g., Raz et al., 1997) associé au fonctionnement exécutif et notamment inhibiteur (e.g., Gilbert & Burgess, 2016). En effet, les processus exécutifs et inhibiteurs sont impliqués dans la discrimination des traces (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Foster & Giovanello, 2020). Ils permettraient de favoriser la recherche par

le système mnésique des composants distincts ou des composants suffisamment intégrés pour favoriser la simulation spécifique. Il est donc nécessaire de déterminer les facteurs qui favorisent ce fonctionnement exécutif dont l'inhibition des traces qui se chevauchent. En accord avec l'approche incarnée de la cognition, de nombreuses données ont mis en évidence que le système nerveux central est influencé par plusieurs facteurs corporels périphériques, dont l'activité vagale qui peut-être appréhendait à partir de la variabilité de la fréquence cardiaque (Thayer et al., 2009). La variabilité de la fréquence cardiaque est ainsi notamment associée à l'activité du cortex préfrontal et donc aux processus executifs (Thayer et al., 2012), dont l'inhibition (Schevernels et al., 2016), y compris pour des tâches de mémoire (Gillie et al., 2014). Une plus forte variabilité du rythme cardiaque devrait alors être associée à une meilleure discrimination des traces. Toutefois, en raison des changements préfrontaux, cette relation pourrait être amoindrie au cours de l'avancée en âge. Ces hypothèses seront évaluées au sein d'une *troisième étude expérimentale* auprès d'adultes jeunes et âgés, en utilisant un paradigme de reconnaissance d'images dans lequel les images présentées durant la phase de test peuvent être anciennes (*TARGET*), nouvelles et très distinctes des items étudiés (*LOW OVERLAP*), nouvelles et moyennement distinctes des items étudiés (*MILD OVERLAP*) ou encore nouvelles et très similaires des items étudiés (*HIGH OVERLAP*). Si la variabilité de la fréquence cardiaque plus élevée est associée à une meilleure discrimination des traces, alors elle devrait être particulièrement associée à une meilleure performance de rejet des items non-étudiés présentant un fort chevauchement avec les items étudiés.

Deuxième Partie : Les mécanismes de l'activité de discrimination mnésique

Chapitre 5

Étude 1 : Sensory distinctiveness for accurate memories relies on trace's richness rather than multimodality

Jordan Mille[1], Laetitia Silvert[1], Rémy Versace[2], Marie Izaute[1], Guillaume T. Vallet[1]

[1] *Université Clermont Auvergne, CNRS, LAPSCO (UMR6024), F-63000 Clermont-Ferrand, France*

[2] *Université Lyon 2, EMC (EA3082), Lyon, France*

Article soumis pour révision dans la revue
Journal of Cognition

5.1 Abstract

Similar events may reduce the ability of the cognitive system to accurately remember a specific memory, because similarity leads to overlap between mnemonic traces. It is therefore important to determine how and when overlapping is detrimental to the specificity of memory traces and thus how and when distinctiveness matters. According to the Act-In memory model, the specificity of a memory trace is determined by the sensory distinctiveness as well as by the number of participating sensory modalities on which distinctiveness occurs (unimodal *vs.* multimodal). Reducing distinctiveness should only be critical when the memory traces exhibit the highest level of overlap, which is more likely for unimodal than multimodal memory traces. As such, multimodal events might be more efficient than unimodal events to reduce overlap. In two experiments, participants had to reproduce visuospatial sequences in a two-by-two matrix. The level of sensory distinctiveness (high *vs.* low) and the number of modalities on which distinctiveness occurs in the memory traces (unimodal *vs.* multimodal-distinctiveness) were manipulated. The results showed that memory span was lower when the visual overlap was at its highest, but more significantly when sensory distinctiveness was unimodal (Experiment 1 and 2). Moreover, for visually richer stimuli, visual distinctiveness has been shown to be detrimental to specific memory only in a condition of visual degradation. Taken together, the results suggest that the sensory overlap is essentially critical to specific memory is when it is at its highest, which is the most likely for low richness unimodal stimuli.

Keywords : specific memory, accuracy, distinctiveness, sensory degradation, trace overlapping

5.2 Introduction

Memory can be defined as constructive and dynamic processes. As such, memory is not the simple retrieval of an event, but rather a (re)construction (emergence) of knowledge based on previous experiences (Schacter, 2012a). Accordingly, efficient memory could be characterized not only by the number of items retrieved, but also by the accuracy of recall (Koriat et al., 2000). Accuracy is the degree of matching between the retrieved event and the real event, but it also reflect the quality of information recalled (number of details, vividness, *etc.*). It is then necessary to determine how to improve the accuracy of the memory recall and to this aim to understand which factors are involved. Specificity appears as a crucial factor for accuracy (Greene & Naveh-Benjamin, 2020 ; Korkki et al., 2020). According to the principle of specificity (Surprenant & Neath, 2009a), tasks requiring the retrieval of a specific event generate more often imprecise responses (forgetfulness, memory errors) than tasks requiring to retrieve gist-based events (see also the fuzzy trace theory, Reyna & Brainerd, 1995). For instance, memory of a matrix of squares might be retrieved with high specificity (« there was a red square at the top left »), with less specificity (« there was a red square somewhere in the matrix »), or only on the basis of a fuzzy representation (« there was a colored square somewhere in the matrix »). As such, the more the task requires accurate recall, the greater the access to specific knowledge is crucial. The specificity might be intrinsic to the event or to the task, but it should also depend on the number of memory traces (re)activated.

For the Activation-Integration model (Act-In, Versace et al., 2009, 2014), a memory emerge from the final state of the dynamic of activation of previous memory traces constrained by the current situation (e.g., task requirement, individual's goal). The number of activated traces depends on the overlap (similarity) of the traces in the system. When numerous memory traces are activated, the resulting knowledge is unspecific (i.e., it is common to many events), because each individual details of the events vanished in favor of common elements (overlapping components), whereas the activation of one (or a very limited number of) trace allows keeping the details in the emerging representation (see Hintzman, 1986). Thus, the more the system reduces the activation to a limited number of traces, the more specific the emerging representation will be and the more details will be accessed. In other words , the more specific the representation, the more it represents a given event without including details of other events. For instance, when an individual learns a list of semantically highly associated items (high semantic overlap), the subsequent presentation of an item during recognition will produce a large diffusion of the activation to the other items on the list (high probability of activating semantic associates). Such a large diffusion of the activation should reduce the possibility to activate specific details of the study items (only the common elements remain) and thus reduce the accuracy of memory. When the task requires a high degree of specificity, for instance, when a critical

lure is presented (a new item highly associated to the to-be-learned list), the likelihood to falsely recognized it increased dramatically (Roediger & McDermott, 1995). Conversely, more distinct items (low semantic overlap) should restrain the diffusion of activation of the other members of the list leading to correctly reject the lure (Roediger et al., 2001). Consequently, the distinctiveness of the memory traces promotes the emergence of specific knowledge required for an accurate memory.

In embodiment in general, and in Act-In in particular, memory traces are defined as grounded in the sensory(-motor) components of the event (see Vallet et al., 2013b ; Noppeney, 2009, for a review). Sensory modalities are then at the core of knowledge and thus crucial to specificity. When the task relies on unimodal stimuli (e.g., all visual), the cognitive system can only distinguish traces on the basis of their visual components (unimodal-distinctiveness). Unimodal-distinctiveness refers to the potentiality of the system to distinguish traces on a given modality. If they are very similar, their components should highly overlap making difficult for the system to produce specific knowledge. Nevertheless, when the memory task involves multimodal stimuli (e.g., audiovisual), then the different traces can be distinguished on the basis of both visual and auditory components (multimodal-distinctiveness). Multimodal-distinctiveness refers to the potentiality of the system to distinguish traces on several modalities. When the stimuli are similar to each other on the visual components, the cognitive system may still be able to produce specific knowledge if the auditory components are sufficiently distinct. In other words, overlap between the memory traces is reduced when the stimuli are multimodal increasing the capacity of memory to produce specific knowledge.

Consistent with the principle of specificity (Surprenant & Neath, 2009a), the access to specific representation should especially be critical when memory task requires a high accuracy. In unimodal situations, the similarity/overlap of auditory (Baddeley, 1966 ; Conrad & Hull, 1964) or visual (Avons & Mason, 1999) stimuli reduces serial recall (see working memory paradigm), which requires greater accuracy (identity and order of the items, see also Jalbert et al., 2008, for similar result for the recall of spatial location). In tasks requiring less accurate memory, unimodal similarity of stimuli impacts accuracy to a lesser extent since free recall or recognition task needs only the retrieval of the identity of the item (not the order) (Avons & Mason, 1999), and then, the overlap is less detrimental.

The specificity of the traces could be increased by making them more distinct (richer). Indeed, participants are able to differentiate between an image of a new door and previously studied doors with about 85% accuracy after studying 400 different doors with their background. However, they did not remember the doors themselves, but rather their surrounding background as performance drops out by 20% when the background was removed (Vogt & Magnussen, 2007). The context leads to richer traces that reduce overlapping

and thus increase memory performances. Similarly, in the picture superiority effect (Paivio & Csapo, 1973), better memory performance for pictures than for words is generally explained by the addition of visual features to a concept (Roediger & Weldon, 1987). Yet, this effect could be reversed by increasing the visual distinctiveness of the words and decreasing that of the pictures (Ensor et al., 2019). Consequently, the picture superiority effect might result from a unimodal distinctiveness boost. The richness of the memory traces could also be found in the dual-coding effects (Paivio, 1971, 2007), in which states adding a modality (e.g., visual imagery) to a verbal encoding increases memory recall. When participants read words aloud as opposed to silently (production effect, Hopkins & Edwards, 1972 ; Jamieson et al., 2016) or enact the action described in a sentence (« peeling a banana ») during learning (enactment effect, Engelkamp & Zimmer, 1984 ; Plancher et al., 2019), then better specific memory performance is observed [1]. However, and as predicted by Act-In, the verbal modality is not important compared to multimodal encoding situation. The benefit could result from the reduction of the overlap between the traces through an enrichment of the trace by adding a modality. As such, multimodal stimuli increase the visual recognition (see, Matusz et al., 2017 for a review). Similarly, Saults & Cowan (2007) found that memory for audiovisual stimuli can be greater than for modality specific stimuli in working memory (see also, Guérard et al., 2009). Thus, multimodal-distinctiveness allows improving memory performance by reducing the number of traces activated at test. Increasing the number of modalities involved in a given trace should then increase the likelihood of finding a specific combination of components (reduced overlap) and, therefore, makes it easier to reduce the number of traces activated during the emergence of knowledge.

To summarize, 1) the ability of a specific representation to emerge requires reducing activation to few traces, and is more critical for tasks that require accurate recall, 2) the ability for the system to reduce activation to few traces should be facilitated when traces have low overlap between them, 3) low overlap occurs when traces are distinct on one component (unimodal-distinctiveness) and even more when traces are enriched, e.g., by means of multiple modalities (multimodal-distinctiveness) (see, Brunel et al., 2013). Surprisingly, no study seems to have explored the interplay between unimodal-distinctiveness and multimodal-distinctiveness in specific memory, i.e., the effect of sensory-distinctiveness in memory as a function of unimodal *vs.* multimodal stimulation.

It seems therefore particularly relevant to study how and when distinctiveness is beneficial to memory. Given that distinctiveness is less critical when the system is already able to discriminate traces, the question is rather to determine how and when diminished unimodal and multimodal-distinctiveness impairs memory accuracy. Consistent with the principle of specificity (Surprenant & Neath, 2009a), distinctiveness should be particularly

1. The mechanisms of distinctiveness are supposed to occur in both short-term and long-term memory (see Neath et al., 2014), especially in unitary memory model such as Act-In (see also the SIMPLE model, Brown et al., 2007, for a similar proposition in a computational model)

involved when access to specific knowledge is critical as in serial reconstruction tasks (both identity and order reconstruction). The reduction in distinctiveness should be particularly critical in these tasks when memory traces are more likely to overlap one with the others such as when the stimulation is unimodal and the stimuli very basic (not rich). On the other hand, when memory traces are unlikely to overlap, as with multimodal stimulation, the degree of distinctiveness on each modality (unimodal-distinctiveness) should not impact the performance. It is predicted that the specificity of multimodal traces should not rely on the level of distinctiveness. Conversely, since unimodal traces are more likely to suffer from overlap, the level of distinctiveness should directly modulate serial reconstruction performance.

5.2.1 The present study

The present study aims at identifying when reduced sensory distinctiveness (uni and multimodal) impairs the serial reconstruction performance. To test this, two experiments were conducted to examine the interplay between the level of distinctiveness (low *vs.* high) and the number of modalities for distinctiveness (unimodal *vs.* multimodal-distinctiveness). As some results of the first experiment could be interpreted by the use of a specific dual-coding strategy (Paivio, 2007), Experiment 1b served as control of Experiment 1a. Experiment 2 was then proposed to clarify the mechanisms underlying multimodal-distinctiveness in comparison to trace richness.

The experiments were designed based on an adaptation of the classical Simon Game® for use as a memory span paradigm (Humes & Floyd, 2005 ; Pisoni & Cleary, 2004). In the Simon Memory, four tiles are presented in a two-by-two matrix and associated with four different colors and four different sounds. The tiles are activated (light and sound played) one after the other and the participant has to press the corresponding tiles in the right order to reproduce the sequence (length N). When the participant correctly reproduces the sequence, a new sequence of length $N+1$ is presented. The dependent variable corresponds to the longest sequence that the participant is able to reproduce correctly (memory span). In this adaptation, the association between a location and the colors/sounds is changed in each sequence to avoid long-term learning. This task was chosen for three main reasons. First, the repetition of the items within a sequence would maximize the overlapping (activation of a greater number of traces) between the basic multimodal stimuli (color and tones), because they could be use multiple time in a trial. A given sequence is thought to correspond to a specific memory, because it is about reconstructing accurately the items and the order in which they appeared in the sequence. As such, this task may be particularly relevant to study distinctiveness. Secondly, this task makes it easy to manipulate the level of distinctiveness (low *vs.* high) and to vary the sensory modality of the memory traces (visual, auditory, or audiovisual). In other words, this paradigm allows manipulating the sensory overlapping of the traces within each spatial sequence. Thirdly, the Simon adaptation allows

dissociating the task requirement from the distinctiveness manipulation as the responses are based on the reproduction of spatial sequences (which is not manipulated here).

5.3 Experiment 1a

The aim of Experiment 1 was to assess the interplay between the level of sensory distinctiveness (low *vs.* high) and the modalities of distinctiveness (visual *vs.* auditory *vs.* multimodal) in the Simon Memory. Since Simon's task is a visuo-spatial task based on audiovisual stimuli, it is necessary to determine whether one of the two sensory modalities drives the task in addition to the spatial component. As such, a second objective was to determine which sensory component drives the task as it might be expected that the manipulation of distinctiveness would only be crucial for this modality (Surprenant & Neath, 2009a).

To differentiate a basic effect of multimodal stimulation (potential attention boost, Spence & Santangelo, 2009) from that of a multimodal-distinctiveness, all the stimuli were bimodal (both visual and auditory), and the distinctiveness was based on which modalities distinctiveness was manipulated (visual *vs.* auditory *vs.* multimodal). More precisely, for the visual unimodal-distinctiveness condition, while all the visual stimuli were different and specific (4 colors), they were all presented with the same sound (no distinct auditory feature). Similarly, for the auditory unimodal-distinctiveness condition, all the auditory stimuli were different and specific (4 tones), but all of them were associated with the same color (no distinct visual feature). Finally, in the multimodal-distinctiveness condition, all the visual and auditory stimuli were different and specific (4 colors associated with 4 tones). To summarize, all the presentations were bimodal, but the distinctiveness was either unimodal (visual or auditory unimodal-distinctiveness conditions) or both visual and auditory (multimodal-distinctiveness condition). Given that the multimodal-distinctiveness condition is less likely to generate an overlap of the memory traces, it was predicted that the distinctiveness should have no effect on memory span, unlike the unimodal-distinctiveness condition. In the latter condition, the overlap of the memory traces was expected to be high decreasing memory performance in the low-distinctiveness condition compared to the high-distinctiveness condition. In addition, the visual modality was expected to drives the Simon Memory, since the task has a spatial component for which the spatialization of the visual signals may help on the contrary to auditory signals (see the unity assumption principle, Chen & Spence, 2017).

5.3.1 Method

5.3.1.1 Participants

Forty-six students (forty-three women, M_{age}= 19.67 ± 1.33) from Clermont Auvergne University participated in this experiment in exchange for course credits. All participants were native French-speakers and had normal or corrected-to-normal audition and vision. This research was approved by the Ethical Committee of the Clermont Auvergne University (IRB00011540-2019-16), and all participants signed informed consent before the experimental session started. Each participant was tested individually in one session (≈ 45 minutes).

5.3.1.2 Apparatus and Materials

The experiment was conducted on a Dell Latitude 7490 computer with integrated 14-inch screen running Windows 10 pro 64bit and using Opensesame 3.2.8 with a screen resolution of 1980×1080 pixels (Mathôt et al., 2012). PyGame was used as a backend to develop, set up and run the experiment.

Twelve colors and 12 sounds were used to construct high- and low-distinctiveness conditions (4 colors and 4 sounds in each distinctiveness condition, and 4 other colors and 4 other sounds for the practice trials). There were 4 visual items per level of distinctiveness (low *vs.* high) corresponding to the four tiles of the two-by-two matrix. There were four auditory items corresponding to the four tiles of the two-by-two matrix.

For the visual stimuli, the activation of a tile was indicated by increasing the brightness (light on) of this tile compared to the default display. All the visual stimuli had the same format (250×250 pixels with a resolution of 159×159 dots per inch). The low and high visual distinctiveness stimuli corresponded to red-green-blue (RGB) values. The low-distinctiveness stimuli made use of 4 shades of gray and the high-distinctiveness stimuli were displayed in 4 distinct colors (red, blue, green and yellow). In the auditory variation condition, the visual stimulus was a visual mask used in Vallet et al. (2013b). A visual mask was chosen because it consists of a mixture of shapes and colors. It therefore does not resemble any particular color used in the experiment.

For the auditory stimuli, the activation of the tiles was indicated by an acoustic tone (Hertz frequency). The low-distinctiveness stimuli were 4 tones differing by 8 Hz gap and the high-distinctiveness stimuli took the form of 4 other tones differing from one another by 125 Hz. In the visual unimodal-distinctiveness condition, the auditory stimulus was a white noise. White noise was chosen because it combines the entire audible frequency range. It therefore does not resemble any specific tone.

In the multimodal-distinctiveness condition, the visual stimuli were those of the visual unimodal-distinctiveness condition and the auditory stimuli those of the auditory unimodal-distinctiveness conditions. Thus, in the multimodal-distinctiveness condition, both the visual and auditory stimuli were different from each other. The specific characteristics of each stimulus in the activation and standard modes for all experimental conditions are presented in *Table 1*.

Table 1. Visual and auditory stimuli for each condition in Experiment 1a.

Condition	**Visual stimulus**	**Standard visual stimuli**	**Visual activation**	**Auditory activation**
Visual-Low	Gray N°1	146, 146, 146	146, 146, 146	White noise
	Gray N°2	164, 164, 164	219, 219, 219	White noise
	Gray N°3	182, 182, 182	237, 237, 237	White noise
	Gray N°4	200, 200, 200	237, 237, 237	White noise
Visual-High	Green	0, 185, 0	0, 255, 0	White noise
	Blue	0, 0, 185	0, 0, 255	White noise
	Red	185, 0, 0	255, 0, 0	White noise
	Yellow	230, 210, 0	255, 255, 0	White noise
Auditory-Low	Visual mask	Low light	High light	338 Hz
	Visual mask	Low light	High light	346 Hz
	Visual mask	Low light	High light	354 Hz
	Visual mask	Low light	High light	362 Hz
Auditory-High	Visual mask	Low light	High light	175 Hz
	Visual mask	Low light	High light	300 Hz
	Visual mask	Low light	High light	425 Hz
	Visual mask	Low light	High light	550 Hz
Visual-Low	Gray N°1	146, 146, 146	146, 146, 146	338 Hz
	Gray N°2	164, 164, 164	219, 219, 219	346 Hz
	Gray N°3	182, 182, 182	237, 237, 237	354 Hz
	Gray N°4	200, 200, 200	237, 237, 237	362 Hz
Visual-High	Green	0, 185, 0	0, 255, 0	175 Hz
	Blue	0, 0, 185	0, 0, 255	300 Hz
	Red	185, 0, 0	255, 0, 0	425 Hz
	Yellow	230, 210, 0	255, 255, 0	550 Hz

A pre-test involving 10 students was conducted to ensure that it was easier to discriminate the stimuli in the high-distinctiveness condition than in the low-distinctiveness

condition and, more importantly, to ensure that this manipulation led to equivalent effects for the visual and auditory stimuli (see supplementary material).

Twenty spatial sequences with a length of 20 items each were generated using an algorithm that ensured that the same item could not be presented twice in a row and that the first 4 items were different across all the trials. To avoid any spatial effect of a given sequence on performance across the conditions, the same sequences were presented in each condition. However, the order of presentation of the sequences was randomized within each condition. Indeed, although the Simon Memory did not appear to present any proactive interference between sequences (Gendle & Ransom, 2006), this control prevented learning effects. In addition, the order of presentation of the conditions was counterbalanced in a between-subject manner.

5.3.1.3 Procedure

The participants were placed in a dark room in front of a computer (≈ 60 cm) with a lamp placed under the table. Each participant started with four practice trials. The colors and sounds used for the practice trials and the presented spatial sequences were different from those used for the experiment. The participants were instructed to reproduce identically as many sequences as possible. After the practice phase, the participants performed a first block of trials consisting of 12 memory spans and corresponding to 2 measures per condition. Since the entire experiment consisted of 2 blocks, 4 memory spans were measured per condition (procedure similar to that used by Gendle & Ransom, 2006). The participants' task was to reproduce spatial sequences. For each memory span, the number of items at the start of the sequence was randomized between 4 and 6.

An algorithm adapted from Pisoni & Cleary (2004) was used to measure the memory span for the spatial sequences (See *Figure* 5.1). A memory span in a condition corresponded to the length of the last successfully reproduced sequence when at least one sequence had been correctly reproduced followed by two successive errors on sequences of the same length.

The procedure for a trial was as follows (See *Figure* 5.2) : the two-by-two matrix was presented, and a visual tile was then activated for 300 ms while a sound was played for 500 ms. Another tile was then activated and so on until the entire sequence had been presented. The interval between two activations was set to 400 ms. At the end of the sequence, the participant had to reproduce the sequence correctly by pressing the tiles (touch screen) in the right order. Feedback on the correct/incorrect status of the response was then displayed for 400 ms before a new sequence started.

At the end of the block, the participants had a break of a few minutes (2 to 5 min) during which they completed the Plymouth Sensory Imagery Questionnaire (a

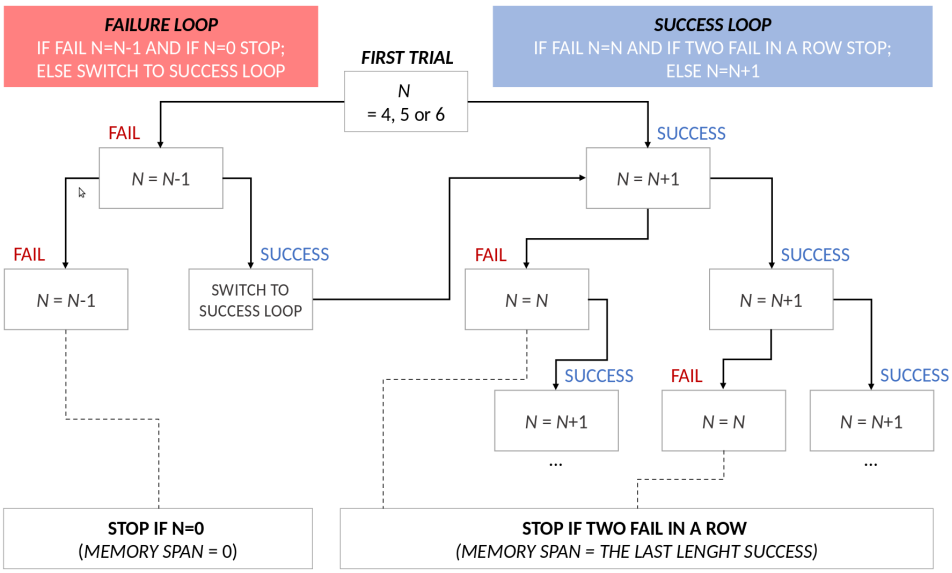


FIGURE 5.1 – Illustration of the algorithm used to measure the memory span. It consisted of two different loops, a success loop and a failure loop. For instance, if the length of the sequence started at 4 and if the participant correctly reproduced the sequence, then the next sequence had a length of 5 (the participant enters the algorithm's success loop). If the participant failed, then a new sequence of length 5 was presented. The algorithm would stop if the participant made another error and the memory span would then be 4 (the last correctly reproduced length), otherwise a new sequence of length 6 would be presented and would increase (N+1) until the participant made two errors in a row. If the participant failed to reproduce the initial sequence, a new sequence of length 3 is presented (the participant enters the algorithm's failure loop). This loop is only activated if the participant starts the memory task with a failure.

mental imagery questionnaire, Andrade et al., 2014) as a filler task. The participants then performed a second block, again with 12 memory spans (2 per condition).

5.3.2 Results and Discussion

Three participants were excluded because they reported having great difficulty spotting the tiles that became activated. The data were analyzed in R v4.0.4, using RStudio software (R Core Team, 2018). The mean memory spans were calculated across participants for each experimental condition. Our hypotheses were examined by means of Bayes factors (« BayesFactor package », Morey et al., 2018) with the default prior settings to compute Bayes Factors (BFs). BFs range on a continuous scale from 0 to $+\infty$, with a BF of 1 reflecting perfect ambiguity (the data support both hypotheses equally). BFs below 1 represent evidence for the hypothesis in the denominator (typically H0), and BFs above 1 indicate evidence in favor of the hypothesis in the numerator (typically H1). The BFs Values have been interpreted from the recommendations provided by Doorn et al. (2020) : weak evidence between 1 and 3 ; moderate evidence between 3 and 10 ; strong evidence

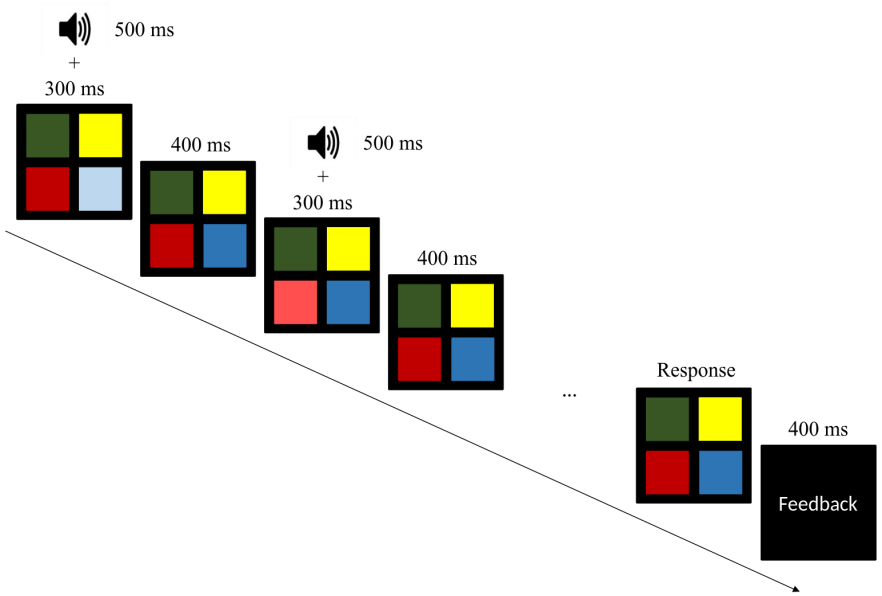


FIGURE 5.2 – Illustration of a trial in Experiment 1a. In this example, the blue tile in a 2 x 2 matrix is activated for 300 ms and a sound is played for 500 ms, the blue tile is not activated for 400 ms and the red tile is activated for 300 ms and a sound played for 500 ms ; the red tile is not activated for 400 ms. At the end of the sequence, the participant has to correctly reproduce the sequence by touching the tiles, before feedback is displayed for 400 ms.

if greater than 10. Bayesian ANOVA were performed on the mean memory spans using a 2 (distinctiveness : low *vs.* High) × 3 (distinctiveness-modality : visual *vs.* auditory *vs.* multimodal) repeated-measure design. In order to examine our contrast hypothesis more specifically, planned comparison were performed using a Bayesian paired *t*-test.

The analysis of the Bayesian ANOVA showed a moderate support for distinctiveness effect (BF_{10}= 6.050) with a lower memory span in the low-distinctiveness condition than in the high-distinctiveness condition. Analyses revealed a weak support for the lack of difference between the distinctiveness-modality factor (BF_{10}= .422). The model including main effects of both distinctiveness and distinctiveness-modality revealed a weak support (BF_{10}= 2.782), and no evidence for the interaction of distinctiveness and distinctiveness-modality (BF_{10}= .861). Based on our *a priori* hypotheses, post-hoc test was conducted to compare the distinctiveness effect for each distinctiveness-modality condition (See *Figure* 5.3). The results provided strong support for the distinctiveness effect in the visual condition (BF_{10}= 17.457), a weak evidence in favor of a lack of distinctiveness effect in the multimodal (BF_{10}= .431), and a moderate evidence in favor of a lack of distinctiveness in the auditory condition (BF_{10}= .177)

As expected, the data showed that lower performance in the low-distinctiveness

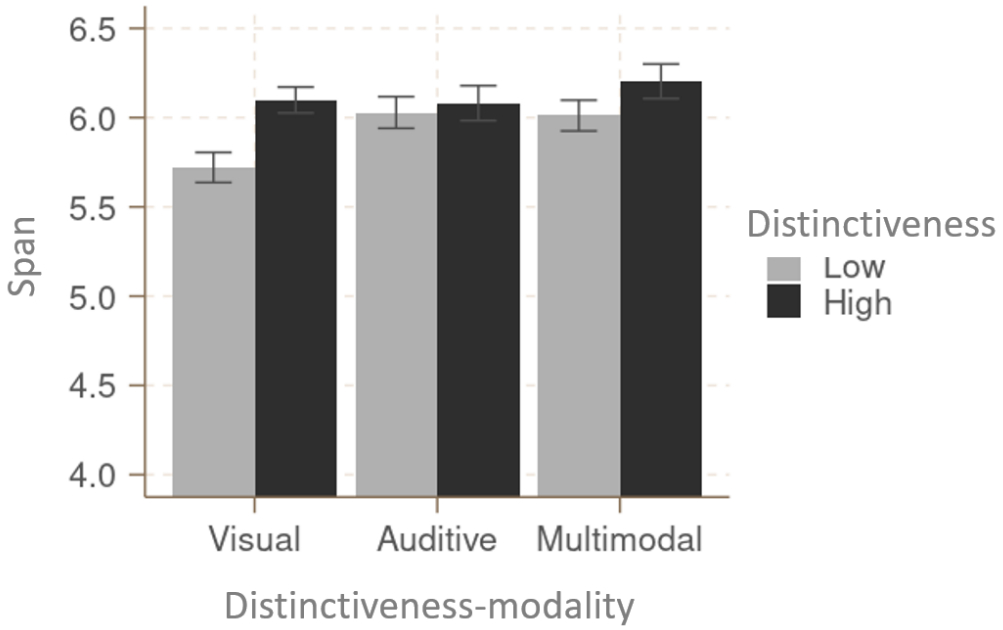


FIGURE 5.3 – Mean memory span for low and high-distinctiveness conditions and distinctiveness-modality (visual vs. auditory vs. multimodal) in Experiment 1a. Gray bars represent standard errors corrected for the within-participant design.

condition than in the high-distinctiveness condition. The data strongly support that low-distinctiveness in visual-distinctiveness condition led to a lower memory span than the corresponding high-distinctiveness condition. In contrast, the analyzes provided a weak to moderate evidence for a lack of distinctiveness effect in the auditory condition and multimodal-distinctiveness conditions. This suggests that the visual modality drives the Simon Memory. Since the task has a spatial component, this could be partly explained by the fact that the emission of the auditory signals was not spatialized on the contrary to the visual signals (Chen & Spence, 2017). Another interpretation would come from the modality effect that designates stronger recency effect for auditory items relative to visual items also found in spatial memory task (Tremblay et al., 2006). The benefit of auditory distinctiveness may then have been attenuated due to a larger recency effect. Nonetheless, no distinctiveness effect was observed in the multimodal variation. One may argue that the multimodal nature of the variation generated a specific pattern that could be more easily learned and reactivate going beyond the benefit of visual distinctiveness. More specifically, the unique visual and auditory combination for each tile may have reduced the overlap occurring in unimodal stimulations, so the degree of distinctiveness may have been lesser benefit.

These results suggest that the degree of distinctiveness is increased when the trace has a high likelihood of suffering from overlap, i.e., when only a unimodal component is available to differentiate one element for the others. However, another explanation would be that

the participants used the distinct verbal labels for the colored tiles (Diamantopoulou et al., 2011). In this case, the better memory span in the visual high-distinctiveness condition may reflect an enrichment of the memory traces by the use of a dual-coding (Paivio, 1971, 2007) principle (visual and verbal), while the shades of gray would only have a unimodal coding (visual). If this is true, then blocking verbal recoding should eliminate the effect of visual distinctiveness as tested in Experiment 1b.

5.4 Experiment 1b

This experiment test whether the visual-distinctiveness effect could be replicated under an articulatory suppression condition. The hypothesis was that if the visual-distinctiveness effect is driven by verbal recoding (Diamantopoulou et al., 2011), then articulatory suppression performed during the task should cancel out the effect. On the other hand, if the visual-distinctiveness effect is not produced by verbal recoding, then the addition of this instruction should not impact the effect observed in Experiment 1a. Since this hypothesis focuses on the distinction between the color and gray conditions, the other conditions were excluded from this experiment. Two levels of distinctiveness (low *vs.* high) of visual stimulation were then tested in a condition of articulatory suppression.

5.4.1 Method

5.4.1.1 Participants

Thirty students (twenty-eight women, M_{age}= 19.52 ± 1.11) completed the experiment with the same criteria as Experiment 1a. None of them took part in Experiment 1a. Each participant was tested individually (≈ 15 minutes) (Ethic : IRB00011540-2019-16).

5.4.1.2 Apparatus and Materials

Two conditions were presented : low and high visual-distinctiveness. These conditions did not include any sound and were performed under articulatory suppression. The white noise was removed to avoid disrupting the rehearsal suppression rhythm. The articulatory suppression is supposed to prevent the verbal repeatation of the heard stimuli (Baddeley, 1990). The participants were instructed to repeat the syllable \ ba \ every 500 ms, i.e., a frequency which corresponded to the rhythm of tile activation. It should be noted that the participants were instructed to continue the articulatory rehearsal even when they were reproducing the sequence. The visual stimuli were identical to those described in Experiment 1a.

Four blocks of 20 spatial sequences with a length of twenty items each were generated using the same algorithm as that used in Experiment 1a. Each of these four blocks included a low and high visual-distinctiveness condition. The same sequences were presented in each

condition in each block. However, the order of sequence presentation was randomized for each condition. In addition, the order of presentation of the conditions was randomized.

5.4.1.3 Procedure

The procedure of this experiment was similar to that of Experiment 1a except that the participants completed only two experimental conditions in one block : namely conditions of low and high visual distinctiveness. No sound was presented in Experiment 1b and the participants always performed the task under the condition of articulatory suppression.

5.4.2 Results and Discussion

Two participants were excluded because they reported having great difficulty spotting tiles that became activated. The data were analyzed using the same procedure as that used in Experiment 1a. The difference between the low and high visual-distinctiveness conditions was assessed by a Bayesian paired *t*-test.

The analyses showed a weak support for the distinctiveness effect (BF_{10}= 2.825) with a lower memory span in the low-distinctiveness condition than in the high-distinctiveness condition.

The data showed that the visual-distinctiveness effect in Experiment 1a cannot be explained simply through the use of a verbal strategy (see also, Guitard & Cowan, 2020) as a distinctiveness effect was observed under articulatory suppression, which prevented verbal recoding of the color of the stimuli. This confirms that the benefit of visual-distinctiveness occurs in the Simon Memory, and possibly especially for the unimodal-distinctiveness (*cf.* Experiment 1a). In other words, whereas in the unimodal-distinctiveness condition, the visual high-distinctiveness condition led to better span performance than the low-distinctiveness condition, this difference seemed to be reduced when the distinctiveness was multimodal (when a different sound was associated with the visual tiles). Distinctiveness could be reduced where multimodal traces are involved, as multimodal stimulation could already strongly reduce overlap recombination of characteristics would allow finding distinctive combination between similar mnemonic traces (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Kent et al., 2016). This is consistent with our hypothesis that unimodal-distinctiveness would be less beneficial for the specificity of the memory trace than multimodal-distinctiveness, because the presence of more features increases the likelihood to find distinctiveness. As such, one possibility is that the addition of one modality enriches the memory trace at encoding, that increasing the distinctiveness of the traces. Indeed, the letter-color binding allowed, for instance, to reduce the detrimental effect of visual similarity (Morey et al., 2013). It would therefore be the richness (here by the number of dimensions) of the trace (Ekstrom & Yonelinas, 2020) rather than the multimodal nature of the stimuli that which

would strongly the overlap between the traces. If so, then the use of more complex visual stimuli should reduce the benefit of unimodal-distinctiveness by adding more richness to the memory trace as tested in Experiment 2.

5.5 Experiment 2

Experiment 1a showed that the task was driven by the visual modality. Thus, unimodal auditory-distinctiveness was not studied, and a unique level of multimodal-distinctiveness was used. The aim of this experiment was to replicate the visual-distinctiveness effect as a function of the number of distinctive-modalities to determine whether it is the richness of the stimuli (more dimensions) that drives memory specificity (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Kent et al., 2016) or whether multimodal-distinctiveness is required to generate the most specific knowledge. To this end, simple visual stimuli used in Experiment 1 (colored tiles) have been replaced by more complex meaningful photographs. This choice increases the distinctiveness in memory by adding a large number of visual dimensions (shape, size, etc.) that should increase physical-distinctiveness (Ensor et al., 2019 ; Mintzer & Snodgrass, 1999). If multimodal-distinctiveness is necessary to increase the specificity of memory traces, then manipulation of the intrinsic distinctiveness of the rich stimuli (low *vs.* high) should replicate the result pattern of Experiment 1a. i.e., an intrinsic visual-distinctiveness effect of the stimuli (high > low) especially for unimodal-distinctiveness condition. Indeed, based on the results of Experiment 1, multimodality should not increase the performance beyond the benefice of the high unimodal-distinctiveness condition. On the other and, if richness of the stimuli is sufficient in order to increase the specificity of memory traces (beyond multimodality), then no difference should be observed between the low and high visual unimodal condition, because the visual richer stimuli would make the manipulation of the only intrinsic visual-distinctiveness of the stimuli ineffective. To generate a visual-distinctiveness effect, it would then be necessary to increase the overlap of the traces by an additional extrinsic manipulation (blurred vision) of the visual-distinctiveness. A perceptual degradation should be directly associated with less distinctive encoding and therefore also with greater difficulties during retrieval (Surprenant et al., 2006 ; Vallet, 2015) allowing distinctiveness to bring a significant benefice to the task.

The intrinsic visual-distinctiveness was manipulated through the color of the photographs (colors *vs.* black and white). Extrinsic visual-distinctiveness was achieved by means of a lens which caused blurred vision (visual degradation *vs.* no visual degradation). The use of visual degradation and significant meaningful concepts leads us to add a sound condition. Since photographs of significant meaningful concepts may induce physical (Mintzer & Snodgrass, 1999) as well as conceptual-distinctiveness (Hamilton & Geraci, 2006), a congruent sound condition was added to examine whether visual degradation eliminate conceptual-distinctiveness. If this is the case, then memory performance in a visual de-

gradation condition without sound should be lower than in a congruent sound condition that compensates for the reduction in visual input allowing the activation of the concept (see the principle of inverse effectiveness, Stein & Meredith, 1993). Moreover, to differentiate multimodal-distinctiveness from compensation for visual degradation by the use of congruent sound, the multimodal-distinctiveness condition with tonal sound was maintained. As such, there were three multimodal-distinctiveness conditions : « none» ; « tones » ; and « congruent » (the typical sound associated with stimuli).

In the unimodal-distinctiveness condition, the two-by-two matrix consisted simply of four photographs, whereas in the multimodal-distinctiveness condition, four photographs and four auditory stimuli were used : photographs and piano chords for the tone-multimodal condition, and photograph and semantically congruent sound for the congruent-multimodal condition. These conditions were crossed with the extrinsic visual-distinctiveness factor (degradation *vs.* no degradation) leading to twelve conditions.

Since multimodal-distinctiveness should reduce the overlap between memory traces, it was predicted that memory performance would not be affected by the level of visual-distinctiveness in the multimodal-distinctiveness condition at both intrinsic and extrinsic level. Conversely, since unimodal-distinctiveness is likely to overlapping, memory span should be reduced in the low visual-distinctiveness condition in the unimodal-distinctiveness condition. More precisely, because the photographs are richer visual stimuli than those used in Experiment 1, intrinsic visual-distinctiveness alone should not reduce memory span. However, the extrinsic visual-distinctiveness was expected to reduce memory span only in the intrinsic low visual-distinctiveness, but not in the intrinsic high visual-distinctiveness condition.

5.5.1 Method

5.5.1.1 Participants

Thirty students (twenty women, M_{age}= 19.83 ± 1.26) completed the experiment with the same criteria used in Experiment 1a and 1b. None of them took part in Experiment 1a or 1b. Each participant was tested individually (≈ 45 minutes) (Ethic : IRB0001154062020-07)

5.5.1.2 Apparatus and Materials

In the extrinsic visual-distinctiveness condition, the participant's vision was either degraded (low-distinctiveness condition) or not (high-distinctiveness condition). The visual degradation was produced by glasses which blurred the participants' vision (DriveCase –C6011-3, cataract simulation 6/120). In half of the trials the participants wore lenses that induced visual blurring (no blurring in the other half). The participants could wear

their own glasses underneath the lenses (when necessary). In trials in which no blurring was induced, the participants wore the glasses without the lenses that induced the blur. In the case of intrinsic visual-distinctiveness, the high-distinctiveness condition was color photographs, while the low-distinctiveness condition consisted of the same photographs converted to black-and-white in order to reduce the distinctiveness (Ensor et al., 2019). There were three multimodal-distinctiveness conditions : « none », corresponding to a unimodal-distinctiveness ; « tones », corresponding to a multimodal-distinctiveness tone stimulation with four piano chords (C, D, E, and F) ; and « congruent », corresponding to a multimodal-distinctiveness semantically congruent stimulation with the typical sound associated with the content of the photographs (e.g., barking sound for a photograph of a dog).

One hundred and four photographs and 56 sounds were used. Fifty-two color photographs without background were selected from those used in Vallet et al. (2013a) and Vallet et al. (2013b) in order to constitute the high intrinsic visual-distinctiveness condition. These photographs were converted in black-and-white for the low intrinsic visual-distinctiveness condition. Half (26) represented familiar animals (e.g., cat, dog) and the other half familiar artifacts (e.g., guitar, truck). All the photographs had the same format (original photographs size : 332×332 pixels ; displayed size : 166×166 pixels). The photographs were displayed in 300×300 pixel tiles with a resolution of 282×282 dots per inch. Four of these photographs (color and black-and-white versions) were used for the practice trials, whereas the others (48 color and 48 black-and-white) were used for the experimental trials. Fifty-two sounds, associated with the photographs, were selected from those used in Vallet et al. (2013a) and Vallet et al. (2013b) to constitute the semantic multimodal-distinctiveness conditions (e.g., barking sound for a dog image). Four piano chords were used for the tone multimodal-distinctiveness condition. All the sounds lasted 1,000 ms. Four congruent sounds were used for the practice trials and the others (48) for the experimental trials. The piano chords were also used for the experimental trials.

5.5.1.3 Procedure

Each participant started with 2 blocks of practice trials with feedback to indicate correct/incorrect responses. The first block was performed without and the second with blur-inducing glasses. The practice trials with and without blur-inducing glasses ended after three correct trials in each visual condition. The photographs and semantic sounds used for the practice trials and spatial sequences were different from those used for the experimental phases. As in Experiment 1, the participants' task was to reproduce spatial sequences. For each memory span, the number of items at the start of the sequence was randomized between 2 and 4.

After the practice phase, the participants performed a first block of 12 memory

span sequences, corresponding to one measure per condition. Since the entire experiment consisted of 2 blocks, 2 memory spans were measured for each condition. The participants began with 6 memory span sequences with or without visual blurring. The order of the tests with or without visual blurring was counterbalanced between participants.

The same memory span algorithm used in Experiment 1 was used here. The procedure for a trial was as follows (See *Figure* 5.4) : a fixation dot (750 ms) and then the two-by-two matrix was presented, and a tile was activated. To make it less difficult for the participant to locate the activated tile when wearing blur-inducing glasses, the tile was no longer activated by illuminating the content but instead by increasing the size of the picture to the size 398×398 pixels. It was difficult to manipulate the brightness of photographs containing multiple colors and the blur induced by the glasses made illumination ineffective. Each matrix consisted of 2 animals and 2 artifacts photographs. Each condition used different stimuli. The association between conditions and stimuli was counterbalanced between subjects. The same stimuli were used in the visual degradation *vs.* no visual degradation conditions. Activation of the tile was indicated by increasing the size of the photograph for 500 ms and by playing a sound for 1,000 ms. Another tile was then activated and so on until the end of the sequence. The interval between two activations (ISI) was set at 500 ms. At the end of the sequence, the participant had to reproduce the sequence correctly by pressing the tiles (touch screen) in the right order. The interval between two sequences (ITI) was set at 500 ms.

5.5.2 Results and Discussion

The data were analyzed using the same procedure as in Experiments 1a and 1b. Bayesian ANOVA were performed on the mean memory spans. The analyses were performed according to a 2 (extrinsic visual-distinctiveness : visual-degradation *vs.* no visual-degradation) × 2 (intrinsic visual-distinctiveness : low *vs.* high) × 3 (multimodal-distinctiveness : none *vs.* tone *vs.* semantic) design with repeated measures, and contrast hypothesis were examined by planned comparison tests using Bayesian a paired *t*-test.

The Bayesian ANOVA showed a weak support for the extrinsic visual-distinctiveness effect (BF_{10}= 1.934) with performance in the visual-degradation than in the no visual-degradation condition. For all other factors and interactions, the analyses showed a moderate to strong support in favor of a lack of effect (BF_{10}< .33). Based on our *a priori* hypotheses, post-hoc tests were conducted (See *Figure* 5.5) indicating moderate support for the a lack of intrinsic visual-distinctiveness effect (BF_{10}= .238). Regarding the extrinsic visual-distinctiveness, in the none-multimodal distinctiveness, the results provided a moderate support for the low intrinsic visual-distinctiveness effect (BF_{10}= 3.108), and a weak support in favor of a lack of effect in the high intrinsic visual-distinctiveness (BF_{10}= .814). In the tone-multimodal distinctiveness, the results provided a weak support in favor

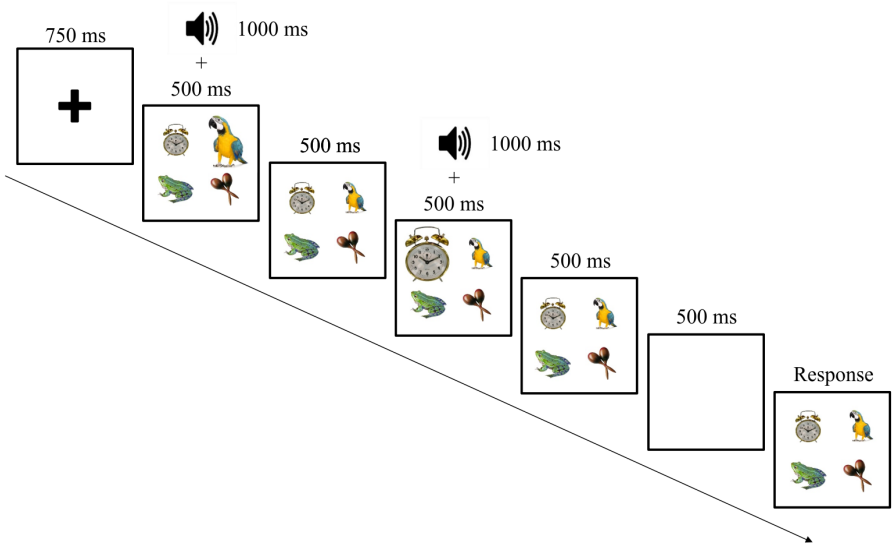


FIGURE 5.4 – Illustration of a trial in Experiment 2. In this example, a fixation point is presented for 750 ms, the parrot tile in a 2 x 2 matrix is activated for 500 ms and a sound is played for 1000 ms, the parrot tile in not activated for 500 ms and the alarm clock tile is activated for 500 ms and a sound is played for 1000 ms, the alarm clock tile is then not activated for 500 ms. At the end of the sequence, the participant has to correctly reproduce the sequence by touching the tiles.

of a lack of effect in both low intrinsic visual-distinctiveness (BF_{10}= .312) and high intrinsic visual-distinctiveness (BF_{10}= .345). The data also weakly to moderate support a lack of effect in the semantic-multimodal distinctiveness condition in both low intrinsic visual-distinctiveness (BF_{10}= .208) and in high intrinsic visual-distinctiveness conditions (BF_{10}= .345). Finally, in the visual-degradation condition, there results provided a moderate support a lack of difference between the none and semantic-multimodal distinctiveness conditions (BF_{10}= .143), and the same moderate support for a lack of difference between this two conditions was also found for the visual-degradation in the low intrinsic-distinctiveness conditions (BF_{10}= .211)

The results suggest lower memory performance when visual overlapping was at its highest, but especially when the distinctiveness was unimodal. Only the most overlapping condition (intrinsic low-unimodal condition) showed moderate evidence for the effect of extrinsic distinctiveness, while the other conditions provided weak or moderate support of a lack of difference for this factor. Extrinsic visual-distinctiveness occurs mainly in the case of unimodal-distinctiveness is at its greatest for intrinsic low visual-distinctiveness. This effect is not due to an inability to spot the activation of tiles as none of the participants reported having difficulty performing the task, which simply required them to identify a change in picture size and therefore visual details were not relevant. Moreover, the results

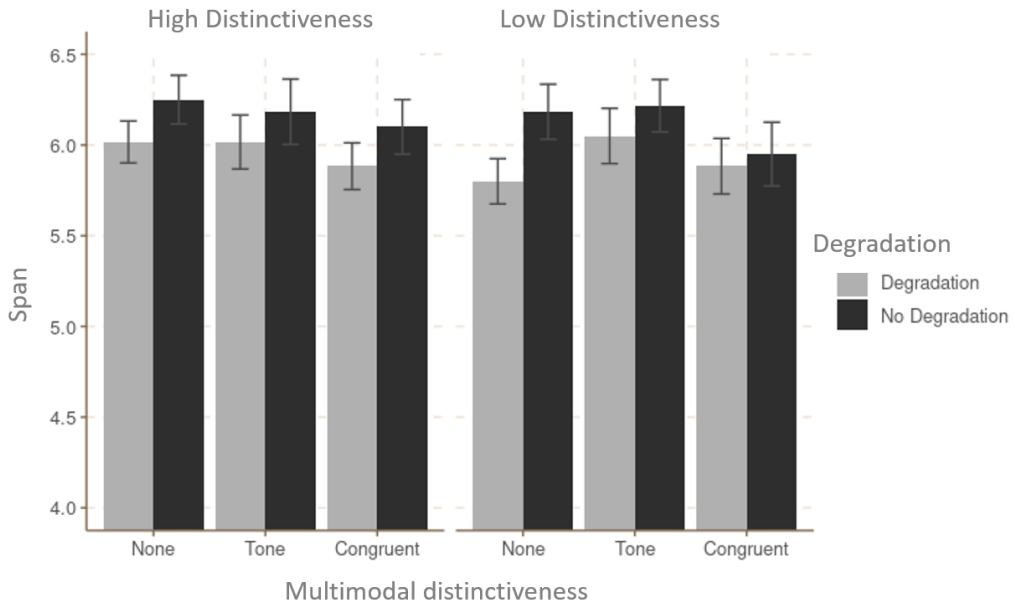


FIGURE 5.5 – Mean memory span for extrinsic visual distinctiveness using blur induction (visual degradation vs. no visual degradation), intrinsic visual-distinctiveness (high vs. low) and multimodal distinctiveness (none vs. tone-multimodal vs. congruent-multimodal) conditions in Experiment 2. Gray bars represent standard errors corrected for the within-participant design.

cannot be explained by the fact that visual-degradation would have eliminated conceptual-distinctiveness (Hamilton & Geraci, 2006), because the congruent sound had not compensated for the visual-degradation (Stein & Meredith, 1993) and the congruent-multimodal condition had not increased performance. Therefore, the overlap of the memory traces in Simon Memory seems more induced by a reduction in the richness of stimuli (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Kent et al., 2016) than by multimodal-distinctiveness *per se*. The greater benefit of visual-distinctiveness in the unimodal-distinctiveness condition than in the multimodal-distinctiveness condition, therefore, may come from encoding richer stimuli, rather than by adding a modality. This is consistent with the finding that performance in the unimodal visual-distinctiveness condition tended lower than in the multimodal-distinctiveness condition in Experiment 1, but not in in Experiment 2. Multimodal-distinctiveness is beneficial when the stimuli are basic and poor (few dimensions as in Experiment 1), but not when they are enriched by many features (as in Experiment 2). This suggests that the multimodal-distinctiveness is similar to an enrichment of the memory traces.

Memory span performance was lower when visual overlap was at its highest (visual degradation with black-and-white photographs stimuli), but especially in the unimodal condition. These results are particularly interesting because the task did not require any recall of the sensory stimuli themselves. The participants were only asked to reproduce the visuo-spatial sequences, meaning that the content of the tiles was not central to the task

requirements. Despite this, performance was impaired when the overlap was at its highest, i.e., when the sensory trace was unimodal, and the visual tiles were the poorest (grey tiles in Experiment 1 ; visual-degradation and black-and-white photographs in Experiment 2).

5.6 General Discussion

The present study aimed at identifying when and how distinctiveness brings benefits to specific memory. More precisely, as distinctiveness was thought to be useful only when a great overlap between memory traces is present, the experiments explored when reduced sensory-distinctiveness impairs specific memory. Two experiments examined the interplay between the level of distinctiveness (low *vs.* high) and the number of modalities of distinctiveness (unimodal *vs.* multimodal). As predicted by the Act-In model (Versace et al., 2009, 2014), memory span was lower when visual overlap was at its highest (high likelihood that activation diffuses to the other traces), especially when the distinctiveness was unimodal. The visual-distinctiveness effect was also found when the participants performed articulatory suppression (Experiment 1b), suggesting a visual nature effect. Moreover, the richer visual dimensions (shape, size, etc.) of the photographs used in Experiment 2 appeared to limit the diffusion of the activation to other memory traces, as visual-distinctiveness mainly occurred revealed in the extrinsic degradation condition. Therefore, the reduced overlap in the reconstruction of spatial sequences seems more impacted by a dimensional distinctiveness (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Kent et al., 2016) than by multimodal-distinctiveness *per se*. Taken together, the results of this study are consistent with the hypothesis that reducing the overlap by sensory-distinctiveness is only critical when the overlap between the memory traces is at its highest (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Saksida & Bussey, 2010, for a similar proposition in a neurophysiological model) and seem to be particularly well explained by the Act-In model.

Specific knowledge, such as a trial in the Simon Memory, should emerge when the activation from the current situation propagates to the each component of the memory trace (intra-trace activation in Act-In), and when this propagation across the other memory traces (inter-trace activation) remains limited. It is worth mentioning that each form of activation inhibits the other form. Intra-trace activation is facilitated by the specificity of the trace, greatly determined by the distinctiveness of one (e.g. unimodal-distinctiveness) or more components (richness and/or multimodal-distinctiveness). Intra-trace activation is enabled by the multi-component integration of the various stimuli of an event. It is likely that the simultaneous presentation of the visual stimuli in a matrix form favored the integration (binding) of the stimuli with the location (see Guérard et al., 2013). As in other multiple traces memory models, distinctiveness occurs when the intra-component comparison between traces leads to the final activation of one specific component (Hintzman, 1986). In this study, the participants had to reproduce the spatial sequences produced

by the successive activation of the four tiles. Since the tile are very similar (especially in Experiment 1) and since a same tile could be activated several times in a same trial, the inter-trace activation is greatly reinforced (and thus intra-trace activation reduced). The tiles presented in shades of gray (Experiment 1) or as black-and-white photographs, especially in combination with extrinsic sensory-degradation (Experiment 2), would have further increased inter-trace activation and thus the likelihood of overlapping. Conversely, color tiles (Experiment 1) or color photographs, especially with no extrinsic visual degradation (Experiment 2), are thus able to facilitate intra-trace activation and thus to reduce the likelihood of overlapping (reduce inter-trace activation). Such distinctiveness was able to increase memory performance mainly in unimodal situation, because multimodal traces show little overlap. The presence of a larger number of modalities decreases greatly the likelihood of overlapping between similar traces (more efficiently reduces inter-trace activation) which hinders the emergence of specific knowledge (accurate reconstruction), and it should be noted that the integration of multiple modalities within the trace could also result in a more distinct representation due to an emergent principle that « the whole is greater than the sum of the parts » (Kent et al., 2016). Nonetheless, the inter-trace activation is generally beneficial for the cognitive system as it is thought to underpin categorical knowledge (e.g., semantic knowledge, Versace et al., 2014).

This interpretation also find an echo in other models. For instance, the Scale-Invariant Memory, Perception and Learning (SIMPLE) model (Brown et al., 2007) proposed a computational local distinctiveness model along one or several dimensions. Memory is defined in terms of discrimination. Items are represented in positions along one or more dimensions and items with close neighbors on the relevant dimensions at the time of retrieval are less likely to be recalled than distant neighbors. The results of the present study are consistent with the predictions of the SIMPLE model since the overlapping is only critical when it is at its highest. As such, and as in the SIMPLE model, the manipulation of distinctiveness in our experiments is relative and must be understood through the notion of overlapping features between memories (but see Hunt, 2006, 2013).

Nevertheless, one might argue that the results found in these studies come from attention-based mechanisms rather than memory ones. For instance, it is conceivable that high visual-distinctiveness could be visually more salient than low-distinctiveness. However, this hypothesis would either predict that this salience effect should also occur in a multimodal condition, which is not consistent with the results of Experiments 1a and 2, or that multimodal stimulation leads to resource sharing (Santangelo et al., 2010) and cancels out the beneficial distinctiveness effect. This second prediction also seems difficult to reconcile with the results of Experiment 1a in which all the items were audiovisual, but where the distinctiveness effect occurred especially in the unimodal-distinctiveness condition.

One strength of this study is that it reports consistent visual-distinctiveness effects, especially in the case of unimodal-distinctiveness, on the basis of two studies using different visual material in the Simon Memory, a task that does not require to focus on distinctiveness or the number of modalities of distinctiveness. Another interest of the present study lies in the fact that it is one of the few to report a sensory degradation effect in a memory task in young adults (see Monge & Madden, 2016). The results of Experiment 2 let hypothesize on the mechanism underpinning the interactions between visual degradation and memory, according to which the sensory degradation produces an impairment of memory only when the material is extremely similar (strong overlap) and when the memory task requires very accurate recall (access to specific knowledge).

The hypothesis that sensory degradation impairs specific memory performance only when the items have a high level of sensory overlapping is particularly relevant for normal aging as the sensory decline of older adults may reduce the specificity of their memory traces (e.g., Vallet, 2015 ; Korkki et al., 2020). The experimental manipulation of sensory degradation undertaken in young adults in Experiment 2, which produces harmful effects on memory performance in the most overlapping conditions, may contribute to our understanding of the associations between sensory and cognitive measures in aging (see Roberts & Allen, 2016).

Notes : The data and statistical analysis scripts for all experiments are available at https://osf.io/gt7sv/

Acknowledgements : Jordan Mille and Guillaume T. Vallet are supported by a grant from the Auvergne-Rhône-Alpes region for the project Vieillissement, Maladie Chronique et Stimulation Cognitive (ViMaCC). The ViMaCC project is co-financed by the European Union within the framework of the Fonds européen de développement régional (FEDER).

Ethics statement : All subjects gave written informed consent in accordance with the Declaration of Helsinki. This research was approved by the Ethical Committee of the Clermont Auvergne University (IRB00011540-2019-16 for Experiment 1a and 1b, and IRB0001154062020-07 for Experiment 2).

Author contributions : JM participated in all the aspect of the study (design of the experiments, conduct of the experiments, analysis and interpretation of the data, and redaction of the manuscript). GTV participated in the design of the experiments, interpretation of the data, and redaction of the manuscript. LS and RV participated in the interpretation of the experiments, and redaction of the manuscript. MI participated in the redaction of the manuscript.

Supplementary file 1 : appendix, pretest of Experiment 1a's stimuli : In the pre-test of

the Experiment 1a stimuli, the participants had to decide whether two stimuli (auditory or visual) presented one after the other were the same or not. They resulted in better discrimination performance in the high visual-distinctiveness ($M = 96.25\%$, $SD = 4.37\%$) than in the low visual-distinctiveness condition ($M = 62.08\%$, $SD = 17.36$), $t(9) = 7.45$, $p < .001$, $d = 2.36$. The same pattern was revealed for the auditory stimuli, with better discrimination performance being observed in the high-distinctiveness ($M = 94.58\%$, $SD = 5.91\%$) than in the low-distinctiveness condition ($M = 57.08\%$, $SD = 27.32$), $t(9) = 5.07$, $p <. 001$, $d = 1.60$. No significant difference was observed between the auditory and visual conditions for either high ($t(9) = .80$, $p > .1$) or low-distinctiveness ($t(9) = .75$, $p > .1$).

Transition 1

La présente étude avait pour objectif d'étudier les facteurs de la distinctivité perceptive qui favorise la simulation des composants spécifiques et leur poids respectif dans l'activitié de discrimination. Le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014) propose que la distinctivité perceptive favorise la simulation de détails spécifiques selon deux principaux facteurs : 1) le degré de distinctivité des composants de la trace, et 2) l'enrichissement de la trace à travers l'intégration de nombreux composants. Nous avons émis l'hypothèse selon laquelle une stimulation multimodale pourrait davantage favoriser la simulation de détails spécifiques en comparaison de la distinctivité des composants de la trace (Brunel et al., 2010, 2013). En effet, non seulement, un plus grand nombre de composants est associé à une probabilité réduite de chevauchement entre les traces du système (Ekstrom & Yonelinas, 2020), mais l'intégration des composants au sein d'une trace aurait des propriétés qui ne sont pas réductibles à la somme de ses parties (Baker et al., 2002 ; Labeye et al., 2008 ; Sripati & Olson, 2010). Puisque le bénéfice de la distinctivité des composants de la trace semble principalement se manifester lorsque la tâche nécessite 1) d'accéder à des détails spécifiques, et 2) que les traces correspondent à un contexte similaire, nous avons évalué le poids relatif de chacun des facteurs facilitant la simulation de détails spécifiques à partir d'une tâche de reconstruction sérielle visuo-spatiale adaptée du jeu de Simon (Humes & Floyd, 2005 ; Pisoni & Cleary, 2004). En effet, cette tâche nécessite d'accéder à des détails spécifiques, en ce sens qu'il s'agit de reconstruire avec précision l'ordre dans lequel les items sont apparus au sein de la séquence. De plus, la reconstruction de la séquence nécessite de maintenir constant le contexte afin d'être en mesure d'effectuer un rappel sériel. Par ailleurs, cette tâche présente plusieurs avantages pour étudier l'effet des variables perceptives. Tout d'abord, la répétition des items au sein d'une séquence permet de maximiser le chevauchement entre des stimuli multimodaux, car ils peuvent être présentés plusieurs fois au cours d'une séquence. Ensuite, cette tâche permet de manipuler efficacement le niveau de distinctivité perceptive (faible *vs.* élevé), mais aussi de faire varier le nombre de composants sensoriels des traces mnésiques (visuelles *vs.* auditives *vs.* audiovisuelles). La mesure d'intérêt portait sur l'empan moyen des participants.

Les principaux résultats ont montré que l'empan moyen des participants était plus

faible lorsque la distinctivité perceptive était faible entre les stimuli pour des stimulations unimodales visuelles (distinctivité unimodale), mais non pour des stimulations audiovisuelles (distinctivité multimodale). De plus, lorsque les stimuli correspondaient à des formes plus complexes, ce pattern de résultats était seulement apparent lorsque la vision des participants était dégradée au moyen de lunettes simulant une cataracte avancée. Plus précisemment, la dégradation sensorielle était perturbatrice, seulement lorsque les stimuli était unimodaux et qu'ils présentaient un fort chevauchement visuel les uns avec les autres. Cela suggère que la distinctivité perceptive entre les stimuli sous-tend l'émergence de représentation spécifique, et la dégradation de la perception semble réduire la distinctivité de la trace. Toutefois, la distinctivité perceptive semble seulement impliquée lorsque la discrimination des traces ne peut pas être réalisée à travers d'autres composants. Ainsi, la richesse de la trace (i.e., nombre de composants) semble davantage favoriser la simulation des composants spécifiques en comparaison de la distinctivité des composants.

Les facteurs de la distinctivité favoriseraient la simulation des composants spécifiques et donc la discrimination des traces. Si la spécificité de la simulation est sous-tendue par un faible chevauchement des traces, c'est-à-dire, une réduction de l'activité de catégorisation, alors il reste à déterminer dans quelle mesure favoriser ou perturber la spécificité de la simulation influence l'activité de discrimination de façon conjointe à l'activité de catégorisation. Plus la diffusion d'activation inter-traces est élevée, plus la représentation émergente sera catégorielle, car chaque détail individuel des événements aura disparu au profit d'éléments communs. Inversement, plus la diffusion d'activation intra-trace est élevée et l'activation inter-traces faible, plus la représentation émergente sera spécifique. Cette activation restreinte à un faible nombre de traces va permettre de simuler les détails spécifiques de l'événement. Ainsi, l'émergence d'une représentation pourrait être définie à partir d'un continuum de spécificité en fonction d'un nombre de traces simulées. Ce continuum pourrait alors être pensé comme une balance dont les deux plateaux seraient les deux types de simulation nécessaires à l'émergence des représentations située aux extrêmes du continuum. Le premier type correspondrait à l'activation des caractéristiques des traces qui se chevauchent (simulation catégorielle) et qui favorisent l'émergence des représentations les moins spécifiques (e.g., représentations sémantiques les plus générales). Le deuxième type correspondrait à la simulation des caractéristiques spécifiques d'une trace (activation intra-trace) qui sous-tend l'émergence des représentations les plus spécifiques (e.g., détails précis d'un épisode). Des traces distinctes augmentent la probabilité que le système repère des caractéristiques spécifiques pour discriminer les traces les unes des autres (Surprenant & Neath, 2009a), et cela augmente la spécificité de la représentation émergente. Ainsi, plus les traces sont distinctes, plus la balance de la simulation devrait être biaisée vers les caractéristiques spécifiques au détriment des caractéristiques des traces qui se chevauchent, et plus la représentation émergente sera spécifique, et vice-versa. Par conséquent, deux tâches qui impliquent un degré différent de spécificité de la représentation émergente im-

pliquent une demande de discrimination différente. Plus la tâche nécessite un degré élevé de discrimination et plus elle devrait bénéficer d'une forte distinctivité sous-tendue par la simulation des composants spécifiques. À l'inverse, plus la tâche nécessite un degré faible de discrimination, plus elle devrait bénéficier d'une faible distinctivité (i.e., de la similarité des traces) sous-tendue par la simulation des composants catégoriels. L'objectif de l'étude suivante est donc de déterminer dans quelle mesure la *demande de la tâche interagit* avec la *distinctivité* pour faire émerger une représentation spécifique.

Chapitre 6

Étude 2 : Memory as a scale of simulation between overlapping and specific trace features

Jordan Mille[1#], Rudy Purkart[2#], Rémy Versace[2], Guillaume T. Vallet[1]

[1] *Université Clermont Auvergne, CNRS, LAPSCO (UMR6024), F-63000 Clermont-Ferrand, France*
[2] *Université Lyon 2, EMC (EA3082), Lyon, France*

[#]These authors contributed equally to this work

Article soumis dans la revue
Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition

6.1 Abstract

It has been proposed that representations emerge from a single memory system organized along a continuum of specificity. This continuum is assumed to reflect a scale between the simulation of overlapping and specific features of the traces, which depends on trace distinctiveness. More specifically, higher trace distinctiveness facilitates the simulation of trace-specific features, which increase the discriminability of traces and lead to the emergence of a more specific representation. In 2 experiments, participants were asked to identify match (low task discrimination demand) or mismatch (high task discrimination demand) associations between actions and characters that were visually either highly or lowly distinctive. The results of Experiment 1 show that in the high-distinctiveness context, performance was better when identifying a mismatch rather than a match, while the opposite was true in the low-distinctiveness context. The results of Experiment 2 show that using a dynamic visual noise to interfere with the participants' ability to simulate also reduced the benefit of the high-distinctiveness context for the mismatch trials (Experiment 2a and 2b) and increased the benefit of the low-distinctiveness context for the match trials (Experiment 2b). Taken together, these results suggest that the simulation of trace-specific features underlies the emergence of specific representations which can be beneficial when the discrimination demand of the task is high and detrimental when this demand is low. Memory might therefore be viewed as a scale of simulation between overlapping and specific trace features.

Keywords : memory, simulation, embodied cognition, distinctiveness, DVN

6.2 Introduction

Memory is increasingly seen as a dynamic system (e.g., Schacter & Addis, 2007a, 2007b ; Surprenant & Neath, 2009a ; Versace et al., 2009, 2014) that does not faithfully retrieve information, but rather flexibly reconstructs it (i.e., emerging representations). This flexible reconstruction allows us to produce a variety of behaviors adapted to the current situation (Schacter, 2012b), such as imagining a future scenario (Schacter et al., 2017) or being creative (Addis et al., 2016). However, this flexibility has a cost that results in memory errors. These errors are particularly frequent in the case of overlapping events in which specific components can easily be confused (Belli & Loftus, 1996 ; Loftus & Palmer, 1974, 1996 ; Schacter, 2001). Memory efficiency should therefore be characterized not only by the number of items retrieved but also by the accuracy of recall (see Koriat et al., 2000).

In a multi-trace conception of memory, the system accumulates traces, all of which reflect the sensorimotor brain state that occurred while experiencing an event (for instance, see Versace et al., 2009, 2014). In such a conception of memory, representations are not retrieved intact from a store but emerge here and now from a global matching process between the current situation (its sensorimotor features) and the memory traces (see Hintzman, 1984, 1986), as well as through a sensorimotor simulation mechanism. Simulation is the automatic and mandatory re-enactment of the activities in the modal and heteromodal areas of the brain produced by the sensorimotor features of past experiences (Barsalou, 2003, 2008 ; Barsalou et al., 2003). As different events can share similar sensorimotor features, memory traces can overlap. If the current situation matches a large number of overlapping memory traces then their overlapping features, even if not present in the current situation, will be simulated as if they were actually perceived. If the current situation matches a specific memory trace, the specific features of this memory trace will also be simulated.

Thus, the recall of a specific event can be defined as a task involving discrimination between overlapping events/traces (Brown et al., 2007 ; Neath & Brown, 2006 ; Surprenant & Neath, 2009a). Trace discriminability (i.e., how discriminable the traces are from each other) depends on trace distinctiveness, and what determines trace distinctiveness is the extent to which a trace overlaps other traces from which it has to be distinguished (Hunt, 2013 ; Hunt & Worthen, 2006 ; Surprenant & Neath, 2009a). Distinctiveness is therefore relative, as a given memory trace must always be contrasted with other traces from which it must be discriminated (i.e., the competing traces). Less distinct traces decrease trace discriminability by favoring the simulation of overlapping features of the traces and thus reducing the specificity of the emerging representation (e.g., Ensor et al., 2019 ; Guérard et al., 2010). Conversely, more distinct traces are more likely to possess specific features that discriminate them from other traces and increase the specificity of the emerging repre-

sentation. This relationship suggests the idea of a continuum of specificity of the emerging representation.

According to this idea that emerging representations are organized along a continuum of specificity, the idea is gaining ground that the difference between semantic representation (e.g., general knowledge or facts about the world) and episodic representation (e.g., memory of a unique event) might be explained better in a single system through a continuum of specificity going from the least specific emerging representation (as semantic representation) to the most specific emerging representation (as episodic representation, see Craik, 2002 ; Hintzman, 1984, 1984 ; Keresztes et al., 2018 ; Versace et al., 2009, 2014), rather than in terms of multiple separate systems (semantic and episodic, see Tulving, 1983, 1984, 1995) – a conception that has been questioned for almost 30 years (see Renoult et al., 2019). The degree of specificity of the emerging representation (i.e., the point on the continuum from which the representation emerges) would depend on the number of traces involved in its emergence, and this would be influenced by trace distinctiveness (i.e., the extent to which the trace has specific features and does not overlap with other traces). As such, the emergence of a non-specific representation requires a match between the current situation and a large number of overlapping traces and does not therefore make it necessary to discriminate between individual traces (see Versace et al., 2009, 2014). By contrast, the emergence of a specific representation requires a match between the current situation and a specific memory trace and makes it necessary to discriminate between specific individual traces. The continuum of specificity can thus be thought of as a scale whose two endpoints would be the two types of simulation needed for the emergence of the representations situated at the extremes of the continuum. The first type is the simulation of the overlapping features of the traces and this underlies the emergence of the less-specific representations (e.g., semantic). The second type of simulation is that of the specific features of a memory trace, and this underlies the emergence of the most specific representations (e.g., episodic). The greater trace distinctiveness is, the more biased the scale will be towards the simulation of specific features (involving few traces) to the detriment of the overlapping features of the traces (involving many traces), and the more specific the emerging representation will be, and vice versa.

Nonetheless, the scale bias would be beneficial or detrimental depending on the discrimination demand of the task (Brunel et al., 2010 ; Leritz et al., 2006 ; Oker & Versace, 2014). Indeed, a task that requires the emergence of concepts also requires the emergence of non-specific representations, and this requires the simulation of the overlapping rather than the specific features of the traces (Kumaran & McClelland, 2012 ; McClelland et al., 1995). This type of task does not require participants to discriminate between individual traces and therefore has a low discrimination demand. Conversely, a task that requires the emergence of specific memories requires the emergence of specific representations, and

this in turn requires the simulation of the specific rather than the overlapping features of a single trace, (Surprenant & Neath, 2009a). This type of task requires participants to discriminate between individual traces and therefore has a high discrimination demand. Thus, high distinctiveness would create a bias towards the simulation of specific features and would be detrimental for tasks that require categorization and concept emergence and beneficial for tasks that require the emergence of specific memories (see Brunel et al., 2013). Conversely, low distinctiveness would create a bias towards the simulation of overlapping features and would be beneficial for tasks that require the emergence of concepts and detrimental for tasks that require the emergence of specific memories. In this latter type of task, the simulation of the overlapping features of traces increases the likelihood that participants will produce memory errors due to confusions between trace features (Koutstaal et al., 1999 ; Migo et al., 2013 ; Surprenant et al., 2006). Consequently, two tasks that involve different degrees of specificity of the emerging representation involve different discrimination demands. This distinction is often found between semantic tasks and episodic tasks (the two extremes of the continuum). However, a single-system conception also predicts that the discrimination demand of a given task (e.g., an episodic task) can vary within one and the same task. If this is true then, according to the continuum hypothesis, the specificity of the required representation will also vary within the task. This hypothesis can be examined using a recognition task.

Indeed, in recognition tasks, participants are asked to indicate whether or not the features of a presented item match those of the emerging representation of a studied item (Kumaran & Maguire, 2007 ; Yago & Ishai, 2006). On the one hand, when the participant has to identify a lure, the task's discrimination demand is high because they must establish a mismatch between the features of the lure and the features of the emerging representation of the studied item. The cognitive system has to establish this mismatch during the emergence of those specific features of the studied item that distinguish it from the lure. In this case, high distinctiveness will facilitate the simulation of the specific features of the studied item, thereby improving its discrimination from the lure. On the other hand, when the participant has to identify a studied item, the task's discrimination demand is lower, because all that is required is a simple match between the features of the emerging representation and the features of the presented item. Establishing this match is characterized by the reenactment of the brain activity that occurred during the item study phase (Slotnick & Schacter, 2004). In this case, low distinctiveness between the studied items should facilitate the simulation of overlapping features, thus leading to the emergence of a less specific representation which should facilitate matching (Mate & Baques, 2009).

Therefore, if one and the same specific memory task contains both match trials (i.e., hits) and mismatch trials (i.e., correct rejections), each requiring a different degree of discrimination, then there should be an interaction between trace distinctiveness and

the task's discrimination demand. High distinctiveness should favor mismatch trials more than match trials, while low distinctiveness should favor match trials more than mismatch trials. The aim of the present study was thus to examine the hypothesis of a continuum of specificity of the emerging representation by testing an interaction between trace distinctiveness and the discrimination demand (match *vs.* mismatch) of a single task that required the emergence of specific memories.

6.2.1 The present study

In Experiment 1, we examined the hypothesis that trace distinctiveness will interact with the task's discrimination demand in a specific memory task. To test this hypothesis, we created 4 blocks of characters. The characters in each block had many overlapping features in the LOW DISTINCTIVENESS context and few such features in the HIGH DISTINCTIVENESS context. In each block, the characters performed a given type of action which differed from the actions performed by the characters in the other blocks (e.g., « sit on… »). All the characters in a given block were « filmed » performing this action on different objects (character 1 : sitting on a chair, character 2 : sitting on a bench, and so on). In the study phase, the participants were asked to memorize these videos. In the subsequent test phase, an audio track stating an object-oriented action was played through the participant's headphones and a character was briefly displayed. The participants had to indicate whether the displayed character was identical to the character that had been filmed performing the action on the object in question. For half of the trials, the test character was identical (MATCH trials), and for the other half, the character was different (although always belonging to the same block ; MISMATCH trials). We expected that listening to the audio track would trigger a simulation of the character associated with the action on the object in question.

We hypothesized that the simulation of the character would need to have a higher degree of specificity for the MISMATCH trials than the MATCH trials. Indeed, the participants had to discriminate the test character from the simulated character based on one or more specific features that did not overlap. The simulation of the specific features of the character should therefore be crucial for the MISMATCH trials. Conversely, in the MATCH trials, the participants had to identify a match between the test character and the simulated character based on the overlapping features. Thus, the simulation of overlapping features would facilitate matching. Consequently, the MISMATCH trials involved a higher level of discrimination than the MATCH trials.

According to our hypothesis, the LOW DISTINCTIVENESS context should bias the scale of the memory system towards the simulation of the overlapping features of the characters from the same block as the test character to the detriment of the specific features of the characters (see Brunel et al., 2013). This bias would lead to the emergence

of a lowly specific representation. The overlap between the test character and the simulated character should therefore be higher. Given that in the MATCH trials, the participants had to identify a match, we expected performances to be better for the MATCH trials than the MISMATCH trials in the LOW DISTINCTIVENESS context.

By contrast, the HIGH DISTINCTIVENESS context should bias the scale of the memory system towards the simulation of the specific features of the characters in the same block as the test character to the detriment of the overlapping features of the characters. This bias should lead to the emergence of a highly specific representation. The mismatch between the test character and the simulated character should therefore be higher. Given that in the MISMATCH trials, the participants had to identify a mismatch, we expected performances to be better for the MISMATCH trials than for the MATCH trials in the HIGH DISTINCTIVENESS context.

6.3 Experiment 1

6.3.1 Method

6.3.1.1 Participants

Thirty-six young adults (M_{age} = 19.54 years, SD_{age} = 1.12, 34 female) from Clermont Auvergne University participated in this experiment in exchange for course credits. All the participants had normal or corrected-to-normal vision and audition, and no history of neurological or psychiatric disorders. All the participants were French native speakers.

This study was carried out in accordance with the recommendations of French Law (Loi Jardé n ◦ 2012- 300), with written informed consent being obtained from all the subjects in accordance with the Declaration of Helsinki. An ethics approval was issued for the current study by the ethics committee of Clermont Auvergne University (IRB00011540-2019-43).

6.3.1.2 Material

Character/Action Videos

Characters – Fourteen blocks (2 practice blocks, 12 experimental blocks) of 4 characters were created using The Sims 4TM video game. For half of the blocks assigned to the « LOW DISTINCTIVENESS » context, the characters in each block were designed to be visually lowly distinct from each other. For half of the blocks assigned to the « HIGH DISTINCTIVENESS » context, the characters within each block were designed to be visually highly distinct from each other. The distinctiveness of the characters in each block was configured on the basis of 11 dimensions : gender (man *vs.* woman), build (heavy *vs.* light), skin color (blue, red, green, or yellow), age (child *vs.* adult), hair color (blond, brown,

ginger, or white), head covering (beanie, beret, cap, or hat), glasses (with *vs.*. without), sleeve length (short *vs.* long), pant length (short *vs.* long), shoes (sneakers *vs.* flip-flops), and faces.

Within each block in the LOW DISTINCTIVENESS context, the modalities of 5 dimensions (gender, build, skin color, age, hair color) were identical for the 4 characters of a given block. For the remaining 6 dimensions, the modalities were pseudo-randomized across the 4 characters in the block as follows : for a 2-modalities dimension, two characters shared the same modality, while for a 4-modality dimension, one character was assigned to each modality.

Within each block in the HIGH DISTINCTIVENESS context, the modalities of all 11 dimensions were pseudo-randomized across the 4 characters within the block. In this context, only two (not four) modalities of the skin color dimension were assigned in each block. The face of each character was always different in the two contexts. We made sure that none of the characters had the same configuration of modalities as any other character (out of the 260 possible configurations). Of the 14 blocks created, two blocks (one of each context) were selected for practice after changing their skin color modality to black, white, and brown. A screen capture of each character was taken.

Actions – Twelve different types of action were selected (e.g., sitting on, playing, etc.) using The Sims 4TM video game. For each type of action, 4 objects were selected for the performance of the corresponding action (e.g., a chair, a stool, a bench, an armchair). Within each block, the four characters performed the same action but on a different object. The association between actions and distinctiveness context (high *vs.* low) was counterbalanced between subjects across two lists (A *vs.* B). For instance, the « Sitting on___ » action was presented in the LOW DISTINCTIVENESS context for half of the participants, while this action was presented in the HIGH DISTINCTIVENESS context for the other half. Two additional action types and 8 matching objects were included in the practice blocks.

Videos – Using The Sims 4TM video game, 48 videos were generated and recorded for action list A (one for each character) and 48 were recorded for action list B. Eight additional videos were recorded for the practice blocks using the two additional action types and the 8 matching objects added for these blocks. Each video started with a full shot of the motionless character presented in front of the camera for approximately 1 second. The character then moved towards the spectator in the direction of the object, which was not at that time captured by the camera. The camera remained in front of the camera and tracked the character's movement for approximately 3 seconds. The object appeared in the camera's range and to the right of the character when the character stopped moving.

Finally, the character performed the action on the object for approximately 3 seconds. The scene took place in an empty room with gray walls and floor. On the floor, a path between two blue stripes was always visible and was followed by the character. The average length of the videos was 7.52 seconds ($SD = 1.20$).



FIGURE 6.1 – Photographs of the characters in a block from each distinctiveness context.

Audio – For each object, an audio recording was created using Balabolka 2.11 in which a virtual female voice spoke the type of action followed, after a short pause, by the name of the object (e.g., « Sitting on___a CHAIR »). Forty-eight audio tracks were recorded. Eight additional audios were recorded for the practice blocks based on the two additional action types and the 8 matching objects included for these blocks.

6.3.1.3 Procedure

The participants sat in a dark room in front of a computer (≈ 60 cm) with a lamp placed under the table. The experiment was conducted on a Dell OptiPlex 7460 AIO series running Windows 10 pro 64bit and using Opensesame 3.2.8 with a screen resolution of 1980 × 1080 pixels (Mathôt et al., 2012). PyGame was used as a backend to develop, set up and run the experiment. The participants signed the consent form that stated that they were participating in an experiment designed to test their memory. They were then instructed that the experiment would begin with a practice session, followed by two sessions (approx. 15 min. each) separated by a break (approx. 5 min.). Each session started with a study phase (approx. 8 min.), which was followed by a filler task (a memory span task ; approx. 2 min.) and finally a test phase (approx. 5 min.). Each session is described below. The total duration of the experiment was approximately 35 minutes. *Figure* 6.2 illustrates the experimental procedure.

Session one

In the study phase, the participants were told that in each trial, they would first see a fixation cross (400 ms) and then hear a voice through their headphones speaking an action and an object name while they simultaneously watched a video of a character performing the action on the object. The participants were asked to pay close attention during each trial and to memorize what the voice said, the appearance of the character,

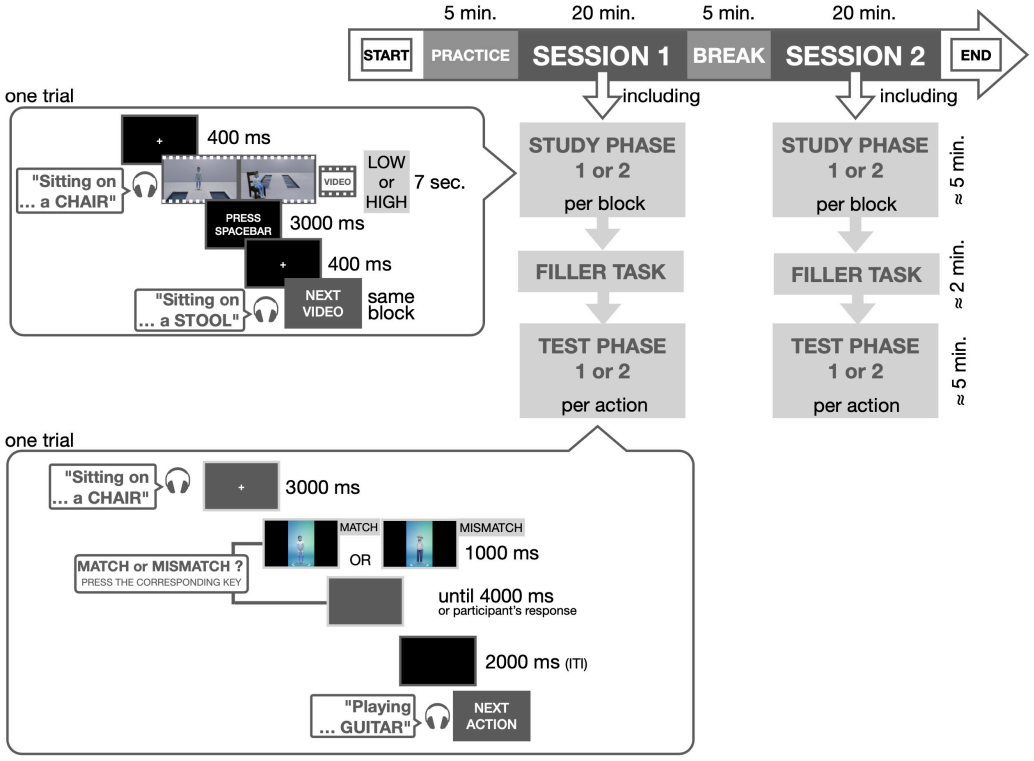


FIGURE 6.2 – Diagram of the procedure used in Experiment 1. In each trial of the study phase, participants watched and memorized a video showing a character (in a HIGH or LOW DISTINCTIVENESS context) performing an action on an object, while simultaneously hearing a voice naming the action on the object in question. They then performed a filler task for 2 minutes before the test phase. In each trial of the test phase, the participants heard a voice saying the name of an action on a given object while looking at a gray screen. They then briefly (1000 ms) saw the character who had performed this action (MATCH trials) or a different character (MISMATCH trials). A gray screen was then displayed until the participants responded by saying whether or not the displayed character was exactly the same as the one who had performed the action on the object named by the voice. Apart from the material, sessions 1 and 2 were identical.

the type of action performed and the object on which it was performed, as they would need to remember this information in the subsequent test phase. They were warned that some characters might look very similar, but that each video would involve a different character. They were asked to press the space bar within 3 seconds of the end of each video to move on to the next one. The participants saw videos from 3 LOW and 3 HIGH DISTINCTIVENESS blocks (24 videos in total) and simultaneously heard the audio track corresponding to each video. Two blocks from the same distinctiveness context were never presented in succession. The presentation order of the blocks and the association between the actions and the distinctiveness contexts (list A *vs.* B) were counterbalanced across participants. After the study phase, the participants started the memory span task as a filler task.

During the filler phase, the participants performed either the forward or backward memory span task depending on whether they had been assigned an odd or even number. The duration of each memory span task for each participant was similar between sessions (2 minutes). After the filler task, the participants started the test.

In the test phase, the participants were told that in each trial, one of the audio tracks from the study phase (a voice speaking an action and an object name) would be replayed while a neutral gray background was displayed on the screen for 3000 ms. This would be followed by a photograph of a character from the study phase displayed against a black background in the center of the screen for 1000 ms. Finally, the gray background would be displayed again and remain on the screen until the participant responded (or until the 4000- ms timeout). The Inter-Trial Interval (ITI) was set to 2000 ms. The participants were told to indicate, as soon as the character was displayed and as quickly and accurately as possible, whether or not the displayed character corresponded exactly to the character who had performed the action on the specific object whose name they had previously heard (in the study phase). To do this, they pressed one key to answer MATCH and another to answer MISMATCH. They were told that none of the displayed characters were new and that they had all been seen in the study phase. In the MISMATCH trials, the displayed character was from the same block and had performed the same action, but not on the same object, as the target character, who had performed the action on the object mentioned in the audio. In the MATCH trials, the character was the same as the character who had performed the action on the object mentioned in the audio description. Characters were presented only once in both the MISMATCH and MATCH trials. For the 24 trials, the correctness of the association between the audio description and the subsequently presented character in each distinctiveness context was pseudo-randomized. The presentation order of these associations was randomized for each participant. For half of the trials, the associations were correct and required a MATCH response and, for the other half, the associations were incorrect and required a MISMATCH response. Accuracy and response times for each trial

were collected. After the test phase, there was a 5-minute break before starting the second session.

Session two

The second session was identical to the first, except that the participants saw the videos they had not seen in the first session and performed the memory span task they had not already completed (forward or backward).

Practice session

The first session was preceded by a practice session which consisted of a practice study phase of 8 practice trials (with material used only in these trials), immediately followed by a practice test phase. There was no interval between the two practice phases as no induction was provided, unlike in experimental sessions one and two). In the practice « study phase », the first 4 practice trials consisted in successively presenting the videos of the 4 characters of the LOW DISTINCTIVENESS practice block together with the corresponding audio tracks, while the next 4 practice trials consisted in presenting the videos of the 4 characters of the HIGH DISTINCTIVENESS practice block. The instructions and the trial procedure for the practice study and test phase were identical to those of the study and test phase of the experiment. Feedback (green circle or red cross) on the participants' performance was only given for the practice test phase and simply indicated whether the response was correct or not.

6.3.2 Results & Discussion

Data were analyzed using R version 4.0.4 and RStudio version 1.2 (R Core Team, 2018). The mean response times for correct responses (RT) and the mean rates of correct responses (CR) were computed across participants for each experimental condition. RT exceeding 3500 ms and more than 3 standard deviations above each participant's mean in each condition and RT less than 300 ms and more than 3 standard deviations below each participant's mean in each condition were considered as outliers and removed from the analyses (less than 5%, see Vallet et al., 2010 for a similar procedure). Two ANOVAs were performed, one on CR and the other on RT. Each analysis was performed with « Distinctiveness » (LOW DISTINCTIVENESS *vs.* HIGH DISTINCTIVENESS) and « Trial type » (MATCH *vs.* MISMATCH) as within-subject factors. Normality of the distribution was controlled, with the indexes of kurtosis and skewness being less than |2|. Mauchly's test was conducted and the assumption of sphericity was satisfied. Post-hoc tests were performed using Tukey's method. The threshold of statistical significance for all analyses was set to $p < .05$.

For CR (*Figure* 6.3), the analysis revealed a significant main effect of Distinctiveness ($F(1, 35) = 20.80$, $p < .001$, $n^2g = .09$), with higher CR in the HIGH DISTINCTIVENESS context than in the LOW DISTINCTIVENESS context. The analysis also revealed a significant main effect of Trial type ($F(1, 35) = 3.52$, $p = .07$, $n^2g = .02$), with higher CR for the MISMATCH trials than for the MATCH trials. Finally, the interaction between Distinctiveness and Trial type was also significant, ($F(1, 35) = 30.09$, $p < .001$, $n^2g = .019$). Post-hoc comparisons showed higher CR for the MISMATCH trials than for the MATCH trials in the HIGH DISTINCTIVENESS context ($t(68.9) = 5.36$, $p <.001$, $d = 1.17$), and higher CR for the MATCH trials than for the MISMATCH trials in the LOW DISTINCTIVENESS context ($t(68.9) = -2.88$, $p =.006$, $d = .58$).

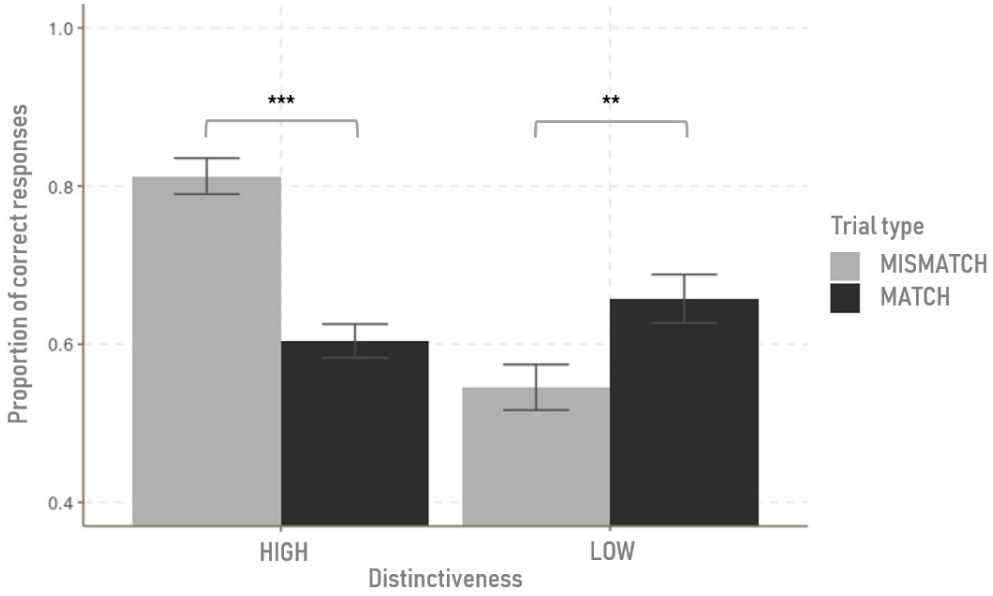


FIGURE 6.3 – Comparison of correct response rates in each Distinctiveness context (HIGH vs. LOW) for the different Trial type (MISMATCH vs. MATCH). Gray bars represent standard errors corrected for the within-participant design.

For RT (*Figure* 6.4), the analysis revealed a significant main effect of Distinctiveness ($F(1, 35) = 31.29$, $p < .001$, $n^2g = .06$), with faster RT in the HIGH DISTINCTIVENESS context than in the LOW DISTINCTIVENESS context. The main effect of Trial type was not significant ($p > 1$). The analysis also revealed a significant interaction between Distinctiveness and Trial type ($F(1, 35) = 7.52$, $p = .01$, $n^2g = .013$). Post-hoc comparisons showed no difference between MISMATCH trials and MATCH trials in the HIGH DISTINCTIVENESS context ($p > 1$), but faster RT for the MATCH trials than for the MISMATCH trials in the LOW DISTINCTIVENESS context ($t(70) = 3.13$, $p =.002$, $d = .35$).

The aim of Experiment 1 was to test the hypothesis that distinctiveness interacts with

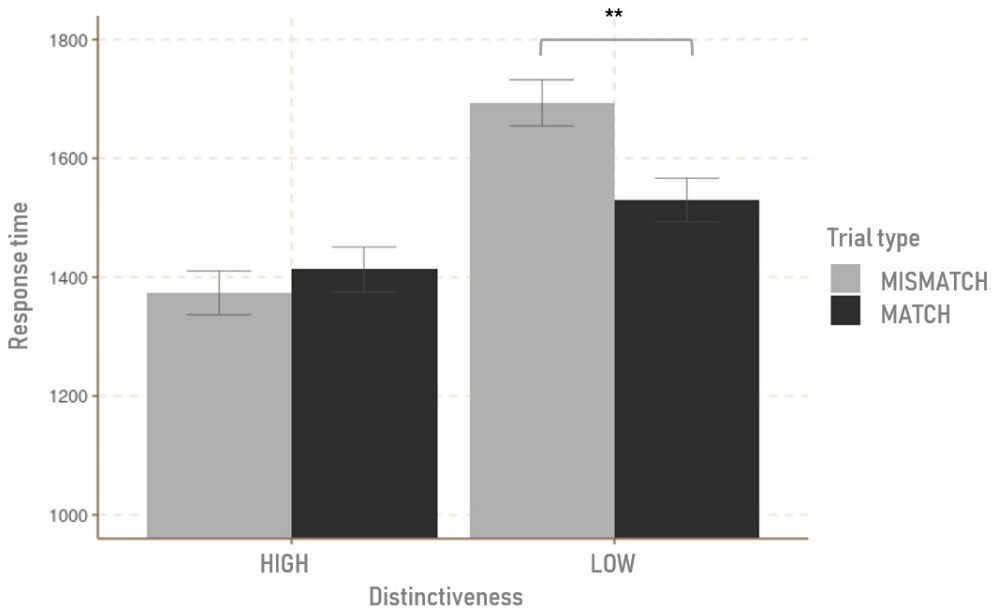


FIGURE 6.4 – Comparison of response times in each Distinctiveness context (HIGH vs. LOW) for the different Trial types (MISMATCH vs. MATCH). Gray bars represent standard errors corrected for the within-participant design.

the discrimination required for a specific memory task on MATCH *vs.* MISMATCH (mismatch) trials. More precisely, the objective was to determine whether trace distinctiveness influences trace discriminability and the specificity of the emerging representation of the character. It was expected that the LOW DISTINCTIVENESS context should promote the simulation of the overlapping features of characters to the detriment of their specific features. This should make it easier to find a match between the test character and the simulated character (MATCH trials) than to discriminate between them (MISMATCH trials). Conversely, the HIGH DISTINCTIVENESS context should promote the simulation of the specific features of the characters, making it easier to discriminate (i.e., find a mismatch) between the test character and the simulated character (MISMATCH trials) than to find a match (MATCH trials).

The analysis showed higher CR for the MISMATCH trials than for the MATCH trials in the HIGH DISTINCTIVENESS context and, concomitantly, also revealed higher CR and faster RT for the MATCH trials than for the MISMATCH trials in the LOW DISTINCTIVENESS context.

These results support the hypothesis that the degree of discrimination required to perform a more or less specific memory task differs. In other words, the more the task requires the emergence of specific representations, the more the system must discriminate between memory traces in order to simulate the specific features of the items. To test

whether the distinctiveness context induces a type of simulation (either specific features for high distinctiveness or overlapping features for low distinctiveness) that is beneficial or detrimental depending on the type of trial, it is necessary to manipulate the sensorimotor simulation more directly. To manipulate the sensorimotor simulation, it is possible to interfere with the simulation of the sensorimotor features of the traces during the emergence of the representation (e.g., Purkart et al., 2019 ; Vallet et al., 2010). Experiment 2a was designed to do precisely this.

6.4 Experiment 2a

The aim of Experiment 2a was to manipulate the sensorimotor mechanism in order to investigate whether the interaction between the distinctiveness context and the trial type is underpinned by the type of simulation induced by the distinctiveness context. As in Experiment 1, trace distinctiveness was manipulated through the visual sensory features of the characters, meaning that interfering with the simulation of specific sensory features would lead to contrasting effects as a function of trace distinctiveness and trial type. More specifically, if a HIGH DISTINCTIVENESS context biases the scale toward a simulation of specific features that is beneficial for MISMATCH (but not MATCH) trials, then interfering with the simulation of specific sensory features of the characters should reduce this bias and be detrimental only for MISMATCH trials. However, according to the scale hypothesis, reducing this bias by means of interference should also lead to an increase in the bias toward the simulation of overlapping features. Thus, if a LOW DISTINCTIVENESS context biases the scale toward a simulation of overlapping features that is beneficial to MATCH (but not MISMATCH) trials, then the interference should increase this bias and be beneficial only for MATCH trials. To test this hypothesis, we used a sensory masking paradigm to interfere with the simulation of specific visual features of the characters when the audio track triggered the simulation of the character during the test phase (Purkart et al., 2019 ; Vallet et al., 2010).

6.4.1 Method

6.4.1.1 Participants

Thirty-two young adults (M_{age} = 19.13 years, SD_{age} = .94, 31 female) from Clermont Auvergne University participated in this experiment in exchange for course credits. All the participants had normal or corrected-to-normal vision and audition, and no history of neurological or psychiatric disorders. All the participants were French native speakers. None of these participants had taken part in Experiment 1.

This study was carried out in accordance with the recommendations of French Law (Loi Jardé n ◦ 2012- 300) with written informed consent being obtained from all the subjects in

accordance with the Declaration of Helsinki. An ethics approval was issued for the current study by the ethics committee of Clermont Auvergne University (IRB00011540-2019-43).

6.4.1.2 Material

The material of this experiment was the same as that of Experiment 1, except that half of the tests in the test phase were presented with a dynamic visual noise (DVN, McConnell & Quinn, 2004) in order to interfere with the simulation of the character's specific features (Purkart et al., 2019). The other half of the trials were presented with a non-interfering control stimulus (Purkart et al., 2019).

Dynamic Visual Noise (DVN)

Five different 5-sec DVN clips were created using the available source code provided by McConnell & Quinn (2004), as was also done by Sheldon et al. (2016). The DVN clips consisted of a matrix of randomly moving black and white squares. This created a continuously changing pattern that passively engaged the participants' visuo-spatial processes and interfered with their visual mental imagery. The DVNs were presented on a 21.5-inch computer screen (1920 × 1080 pixels).

Non-interfering Control Stimulus

A non-interfering control stimulus was created and consisted of a gray screen (Hex color code #CCCCCC). This was presented on a 21.5-inch computer screen (1920 × 1080 pixels).

6.4.1.3 Procedure

Procedure The procedure was identical to Experiment 1, except that the filler task was replaced by a countdown task. In addition, for half of the trials in the test phase, the gray square (non-interfering control stimulus) presented before and after the photograph of the character was replaced by a DVN. Moreover, in the LOW DISTINCTIVENESS context of Experiment 1, the characters' features overlapped so much that the specificity of the emerging representation of the character was reduced to the point where the effect of the mask might have been unable to further enhance the match between the simulated character and the test character. Indeed, CR rates for the LOW DISTINCTIVENESS context on the MISMATCH trials did not exceed the chance threshold (lower CL = .49). To make it possible to observe an effect of the sensory mask, Experiment 2a was spread over 3 sessions rather than 2 in order to increase CR rates. *Figure* 6.5 illustrates the experimental procedure.

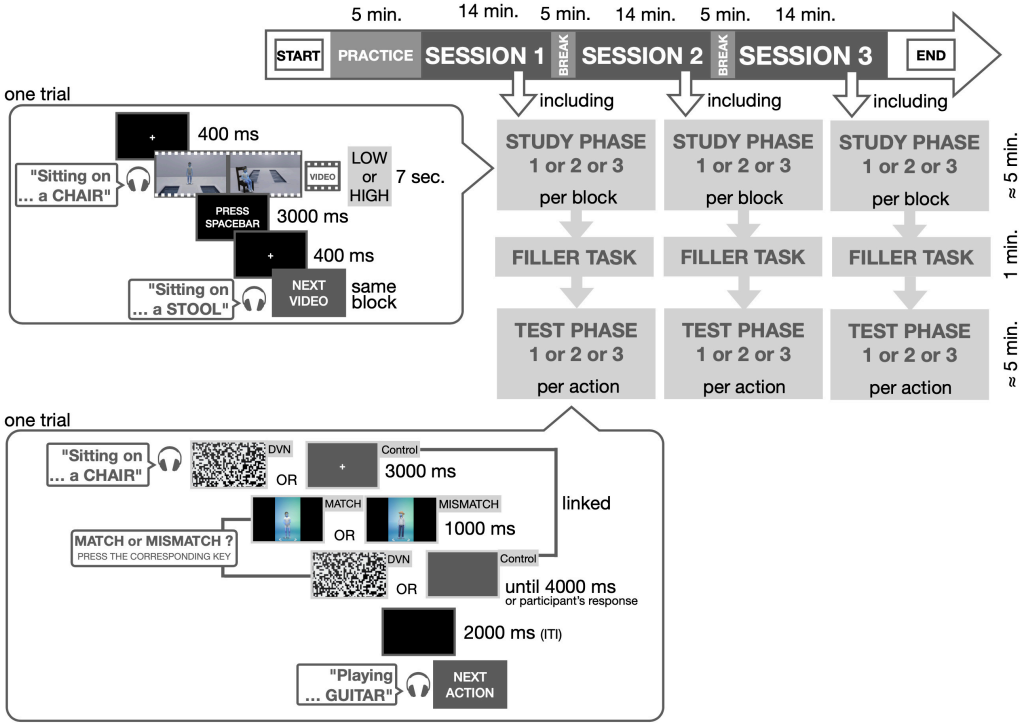


FIGURE 6.5 – Diagram of the procedure used in Experiment 2a. In each trial of the study phase, participants watched and memorized a video showing a character (in a HIGH or LOW DISTINCTIVENESS context) performing an action on an object, while simultaneously hearing a voice saying the name of the action on the object in question. They then performed a filler task task 1 minute before the test phase. In each trial of the test phase, the participants heard a voice naming an action on a given object while seeing a gray screen (control interference) or a dynamic visual noise (DVN interference). They then briefly (1000 ms) saw the character who had performed this action (MATCH trials) or a different character (MISMATCH trials). A gray screen or a DVN was then displayed until the participants responded by saying whether or not the displayed character was exactly the same as the one who had performed the action on the object named by the voice. Apart from the material, sessions 1, 2 and 3 were identical.

6.4.2 Results & Discussion

The data were analyzed using the same procedure as that used in Experiment 1. Two ANOVAs were performed, one on CR and the other on RT. Each analysis was performed with « Distinctiveness » (LOW DISTINCTIVENESS *vs.* HIGH DISTINCTIVENESS), « Trial type » (MATCH *vs.* MISMATCH) and « Interference » (DVN *vs.* Control) as within-subject factors.

For CR (*Figure* 6.6), the analysis revealed a significant main effect of Distinctiveness ($F(1, 31) = 22.95$, $p < .001$, $n^2g = .046$), with higher CR in the HIGH DISTINCTIVENESS context than in the LOW DISTINCTIVENESS context. The analysis also revealed a marginally significant main effect of Trial type ($F(1, 31) = 3.46$, $p = .07$, $n^2g = .023$), with

higher CR for the MISMATCH trials than for the MATCH trials. The analysis revealed no significant main effect of Interference ($F > 1$). The analysis also revealed a significant interaction between Distinctiveness and Trial type ($F(1, 31) = 23.31$, $p < .001$, $n^2g = .105$). Post-hoc comparisons showed marginally higher CR for the MISMATCH trials than for the MATCH trials in the HIGH DISTINCTIVENESS context ($t(60.6) = 1.73$, $p = .089$, $d = .38$), and higher CR for the MATCH trials than for the MISMATCH trials in the LOW DISTINCTIVENESS context ($t(60.6) = -4.55$, $p < .001$, $d = .91$). The other interactions were not significant ($p < .1$).

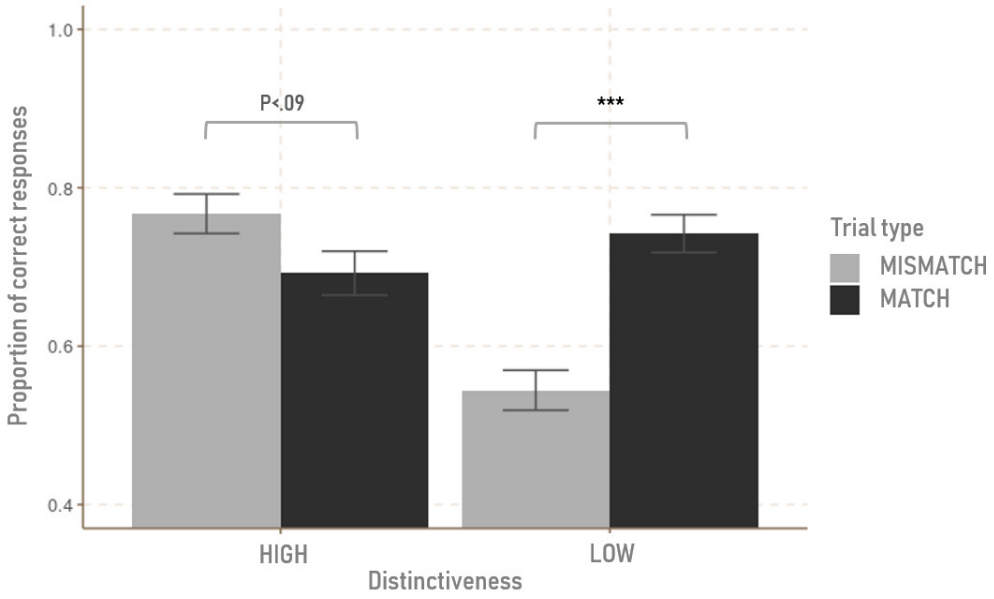


FIGURE 6.6 – Comparison of correct response rates in each Distinctiveness context (HIGH vs. LOW) for the different Trial type (MISMATCH vs. MATCH) and Interference (DVN vs. Control) conditions. Gray bars represent standard errors corrected for the within-participant design.

For RT (*Figure* 6.7), the analysis revealed a significant main effect of Distinctiveness ($F(1, 31) = 14.07$, $p < .001$, $n^2g = .02$), with faster RT in the HIGH DISTINCTIVENESS context than in the LOW DISTINCTIVENESS context. The main effect of Trial type was not significant ($p > 1$) and neither was the main effect of Interference ($p > 1$). The analysis revealed a significant interaction between Distinctiveness and Trial type ($F(1, 31) = 6.35$, $p = .017$, $n^2g = .006$). Post-hoc comparisons showed no difference between MISMATCH trials and MATCH trials in the HIGH DISTINCTIVENESS context ($p > 1$), but faster RT for the MATCH trials than for the MISMATCH trials in the LOW DISTINCTIVENESS context ($t(62) = 2.23$, $p < .03$, $d = .18$). As the analysis also revealed a marginally significant two-way Distinctiveness × Trial type × Interference interaction ($F(1, 31) = 3.37$, $p = .08$, $n^2g = .005$), separate analyses were performed for the LOW and HIGH DISTINCTIVENESS contexts. These analyses only revealed a significant interaction

between Trial type and Interference ($F(1, 31) = 5.24$, $p = .03$, $n^2g = .014$) in the HIGH DISTINCTIVENESS context. Post-hoc comparisons showed slower RT in the DVN than in the Control Interference condition for MISMATCH trials ($t(54.9) = 2.34$, $p = .02$, $d = .36$). This comparison was not significant for the MATCH trial type ($p > .1$).

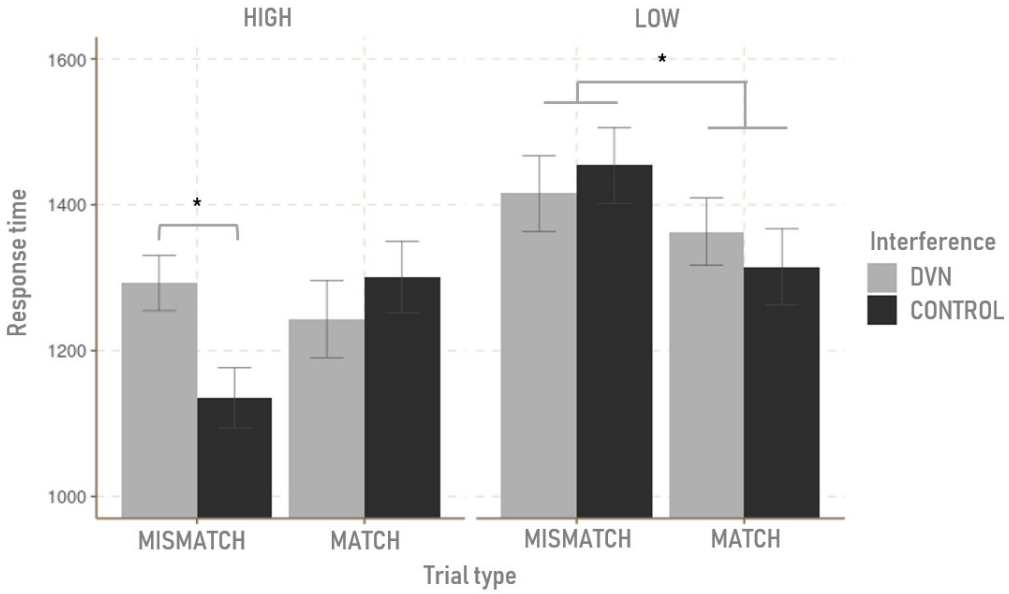


FIGURE 6.7 – Comparison of response times in each Distinctiveness context (HIGH vs. LOW) for the different Trial type (MISMATCH vs. MATCH) and Inference (DVN vs. Control) conditions. Gray bars represent standard errors corrected for the within-participant design.

The aim of Experiment 2a was to manipulate the sensorimotor mechanism by using a DVN in order to investigate whether the interaction between the distinctiveness context and the trial type is underpinned by the type of simulation induced by the distinctiveness context. We hypothesized that the DVN would lead to contrasting effects as a function of distinctiveness context and trial type. More specifically, the DVN should be detrimental only for MISMATCH trials in a HIGH DISTINCTIVENESS context because this context should bias the scale toward the simulation of specific features in a way that is beneficial for MISMATCH (but not MATCH) trials. Moreover, the DVN should be beneficial only for MATCH trials in a LOW DISTINCTIVENESS context because this context biases the scale toward the simulation of overlapping features, which is beneficial for MATCH (but not MISMATCH) trials.

As in Experiment 1, the analysis of Experiment 2a showed higher CR and faster RT for the MATCH than for the MISMATCH trials in the LOW DISTINCTIVENESS context. This suggests that the LOW DISTINCTIVENESS context actually promotes the

simulation of overlapping rather than specific features of the characters and thus biases the simulation towards overlapping features (less discrimination).

Moreover, the analysis showed marginally higher CR for the MISMATCH than for the MATCH trials in the HIGH DISTINCTIVENESS context. This result is similar to that of Experiment 1 but was reduced in Experiment 2a. This could be explained by the change from 2 sessions (in Experiment 1) to 3 sessions (in Experiment 2a). This change reduced the number of trials to be memorized in each session (16 instead of 24), and thus the overall number of competitors (or characters) during the simulation of the character at the time of the test. Since distinctiveness is not an intrinsic feature of an item but a phenomenon emerging from the contrast between the specific features of a given item and the overlapping features of the other competing items, a smaller number of competitors reduces the overall similarity of the competitors, thus in return reducing the distinctiveness of the item in question (Brown et al., 2007 ; Hunt, 2013 ; Hunt & Worthen, 2006 ; Oker & Versace, 2014 ; Surprenant & Neath, 2009a). In this way, the reduction of the number of competitors between Experiment 1 and 2a reduced the advantage of the characters in the HIGH DISTINCTIVENESS blocks. This advantage was further reduced because a DVN which was thought to reduce the specificity of the simulation of the characters was presented in half the trials. Since MISMATCH trials require the simulation of the character's specific features, something which is facilitated by a HIGH DISTINCTIVENESS context, the MISMATCH trials in the HIGH DISTINCTIVENESS context suffered particularly from the DVN.

In line with the above, the DVN did not have a significant main effect on CR and RT but did have a detrimental effect for MISMATCH trials but only in the HIGH DISTINCTIVENESS context. Indeed, slower RTs were observed in the DVN than in the Control Interference condition in the HIGH DISTINCTIVENESS context for MISMATCH trials. This result confirms that the simulation was influenced by the DVN, which shifted the scale towards the simulation of the overlapping features of the characters by interfering with the simulation of the specific features, thus leading to the emergence of a lowly specific representation of the character. At the same time, and contrary to our hypothesis, the DVN did not increase the advantage of LOW DISTINCTIVENESS for the MATCH trials (for either CRs or RTs). This would appear to be due to the fact that the characters in the LOW DISTINCTIVENESS blocks were already insufficiently distinctive for the DVN to shift the scale by reducing the simulation of specific features. In other words, the scale was too biased toward the simulation of overlapping features for the DVN to be beneficial. Despite the change from 2 to 3 sessions, the performances were not above the chance threshold for the MISMATCH trials in the LOW DISTINCTIVENESS context (lower CL = .49). Participants might have found it too difficult to discriminate between the characters of the LOW DISTINCTIVENESS blocks.

The aim of the following Experiment 2b was to enhance the distinctiveness of all the characters in order to determine whether the DVN induces beneficial effects for MATCH trials in a LOW DISTINCTIVENESS context in which the characters do not already induce a strong bias toward the simulation of the overlapping features.

6.5 Experiment 2b

The aim of Experiment 2b was the same as that of Experiment 2a. However, in this new experiment, character distinctiveness was better controlled for. Given that distinctiveness is not an intrinsic feature of stimuli but a phenomenon emerging from the contrast between stimuli (Hunt, 2013 ; Hunt & Worthen, 2006 ; Oker & Versace, 2014 ; Surprenant & Neath, 2009a), the HIGH DISTINCTIVENESS context of Experiment 2a became the LOW DISTINCTIVENESS context (named NEWLOW context) in Experiment 2b and was contrasted with a new, more distinctive context (named NEWHIGH DISTINCTIVENESS context). Since overall character distinctiveness was increased in Experiment 2b, we expected the NEWLOW DISTINCTIVENESS context to reduce the bias toward the simulation of the overlapping features observed in Experiment 1 and 2a in the LOW DISTINCTIVENESS context and make it easier to observe beneficial DVN effects for MATCH trials in this context.

Because the characters in the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context were contrasted with more overlapping characters (NEWLOW DISTINCTIVENESS context), they should have been more distinctive, thus leading to a significant trial type effect, with participants finding it easier to identify a MISMATCH than a MATCH. Thus, the predicted DVN effects for the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context were the same as the predicted DVN effects for the HIGH DISTINCTIVENESS context in Experiment 2a. Indeed, DVN was expected to interfere with the simulation of the specific features of the characters and be detrimental in MISMATCH trials (but not in MATCH trials).

6.5.1 Method

6.5.1.1 Participants

Thirty-six young adults (M_{age} = 19.54 years, SD_{age} = 2.97, 31 female) from Clermont Auvergne University participated in this experiment in exchange for course credits. All the participants had normal or corrected-to-normal vision and audition, and no history of neurological or psychiatric disorders. All the participants were French native speakers. None of these participants had taken part in either Experiment 1 or Experiment 2a.

This study was carried out in accordance with the recommendations of French Law (Loi Jardé n ◦ 2012- 300) with written informed consent being obtained from all the subjects in

accordance with the Declaration of Helsinki. An ethics approval was issued for the current study by the ethics committee of Clermont Auvergne University (IRB00011540-2019-43).

6.5.1.2 Material

The material for this experiment was the same as for Experiment 2a, except that the visual distinctiveness of the characters was increased by creating two new distinctiveness contexts (NEWLOW and NEWHIGH).

Character/Action Videos

Characters – Fourteen blocks (2 practice blocks, 12 experimental blocks) of 4 characters were created using The Sims 4TM video game. For half of the blocks assigned to the « NEWLOW DISTINCTIVENESS » context, the characters in each block were designed to be visually moderately distinct from each other. For half of the blocks assigned to the « NEWHIGH DISTINCTIVENESS » context, the characters in each block were designed to be visually highly distinct from each other. In this context, each character possessed rare and highly specific visual features.

The distinctiveness of the characters in each block was configured on the basis of 11 dimensions : gender (man *vs.* woman), build (heavy *vs.* light), skin color (only blue, red, green, yellow for the NEWLOW DISTINCTIVENESS context, and blue, red, green, yellow, purple, orange, gray, or pink for the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context), age (child *vs.* adult), hair color (only blond, brown, ginger, white for the NEWLOW DISTINCTIVENESS context, and blond, brown, ginger, white, blue, red, green, yellow, purple, orange, gray, or pink for the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context), head covering (beanie, beret, cap, or hat), glasses (with *vs.* without), sleeve length (short *vs.* long), pant length (short *vs.* long), shoes (sneakers *vs.* flip-flops), and faces.

Within each block in the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context, the modalities of all 11 dimensions were pseudorandomized across the 4 characters within the block. In each block of the corresponding context, each character had a unique skin color, including two colors that were not used for the NEWLOW DISTINCTIVENESS context (i.e., purple, orange, pink, gold, gray). All of the color features (i.e., skin, clothes and hair) were presented in a single color for two out of four characters. In addition, the two characters that did not have a unique color wore more complex and unique clothes than those in the NEWLOW DISTINCTIVENESS context (e.g., different color t-shirt with logo rather than a simple white t-shirt with no logo in the NEWLOW DISTINCTIVENESS context). The face of each character was always different in both contexts. We ensured that no character had the same configuration of features as any other character. Of the 14 blocks created, two

blocks were selected for practice. The practice blocks were the same as Experiments 1 and 2a. A photograph was taken of each character.



FIGURE 6.8 – Photographs of the characters in a block in each distinctiveness context.

Action and Videos - The actions were the same as those used in Experiments 1 and 2. The videos were created following the same procedure as used in Experiments 1 and 2. The average length of the videos was 7.5 seconds ($SD = 1.37$).

DVN and Non-interfering Control Stimulus - The same DVN and non-interfering control stimulus as in Experiment 2a were used.

6.5.1.3 Procedure

The procedure was the same as Experiment 2a, except that the correctness of the trials of the test phases was controlled as follows for the MISMATCH trials in order to promote specific *vs.* categorical processing. In the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context, the test character had three or four features that differed from those of the correct studied character on the features of gender, body, skin and age, and, when the correct character was presented in a single color, the test character was not, and vice versa. In the NEWLOW DISTINCTIVENESS context, the test character had one or two features that differed from those of the correct studied character on the features of gender, body, skin and age.

6.5.2 Results & Discussion

The data were analyzed using the same procedure as that used in Experiments 1 and 2a. Two ANOVAs were performed, one on CR and the other on RT. Each analysis was performed with « Distinctiveness » (NEWLOW DISTINCTIVENESS *vs.* NEWHIGH DISTINCTIVENESS), « Trial type » (MATCH *vs.* MISMATCH) and « Interference » (DVN *vs.* Control) as within-subject factors.

For CR (*Figure* 6.9), the analysis revealed a significant main effect of Distinctiveness ($F(1, 35) = 6.04$, $p = .019$, $n^2g = .018$), with higher CR in the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context than in the NEWLOW DISTINCTIVENESS context. The analysis revealed no significant main effect of Trial type or Interference ($F > 1$). The analysis revealed a significant interaction between Distinctiveness and Trial type ($F(1, 35) = 8.93$, $p < .01$, n^2g

= .02). Post-hoc comparisons showed higher CR for the MISMATCH trials than for the MATCH trials in the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context ($t(61) = 2.70$, $p < .009$, d = .47), and no significant difference between the Trial type conditions in the NEWLOW DISTINCTIVENESS context ($p < .1$). The other interactions were not significant ($p < .1$).

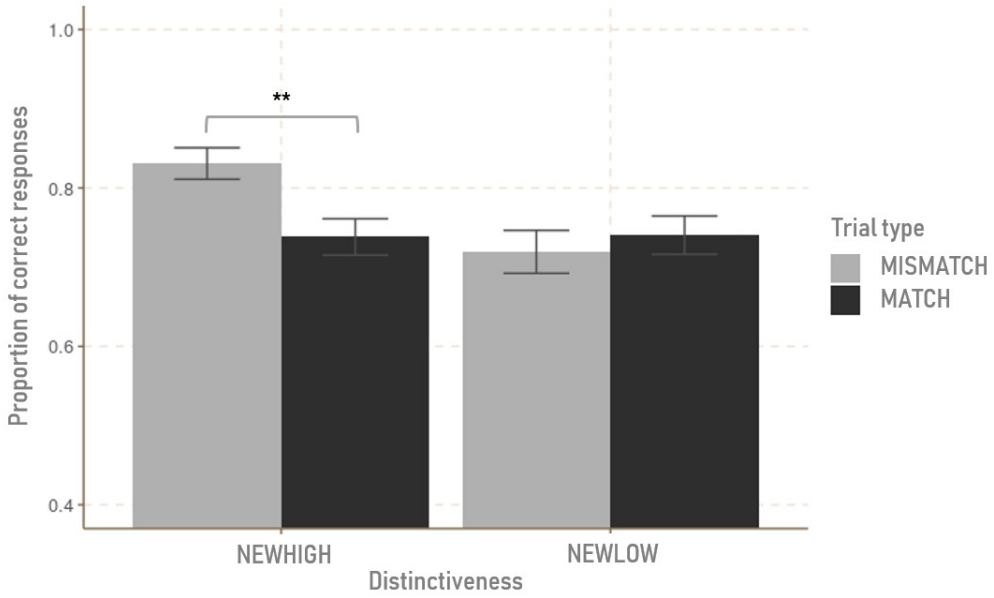


FIGURE 6.9 – Comparison of correct response rates in each Distinctiveness context (NEWHIGH vs. NEWLOW) for the different Trial type (MISMATCH vs MATCH) and Inference (DVN vs. Control) conditions. Gray bars represent standard errors corrected for the within-participant design.

For RT (*Figure* 6.10), the analysis revealed a significant main effect of Distinctiveness ($F(1, 34) = 5.2$, $p = .03$, $n^2g = .005$), with faster RT in the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context than in the NEWLOW DISTINCTIVENESS context. The main effect of Trial type was not significant ($p > 1$) and neither was the main effect of Interference ($p >$ .1). The analysis revealed no significant interaction between Distinctiveness and Trial type ($p > .1$) or between Trial type and Interference ($p > .1$). However, it did reveal a significant interaction between Distinctiveness and Interference ($F(1, 34) = 5.35$, $p < .05$, $n^2g =$ .01). Post-hoc comparisons showed slower RT in the DVN than in the Control Interference condition in the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context ($t(67.7) = 2.12$, $p = .04$, $d =$ .27), but no significant difference was found between DVN and Control Interference in the NEWLOW DISTINCTIVENESS context ($p > .1$). The analysis did not reveal a significant interaction between Distinctiveness, Trial type, and Interference ($p > .1$).

However, in the light of our hypothesis and analysis of Experiment 2a, this two-way interaction was decomposed and a post-hoc analysis was performed. In the NEWLOW DISTINCTIVENESS context, the analysis revealed a marginally significant interaction

between Trial type and Interference ($F(1, 34) = 3.32$, $p = .08$, $n^2g = .008$). Post-hoc analysis showed faster RT in the DVN than in the Control Interference condition for MATCH trials ($t(69.2) = 1.26$, $p = .04$, $d = .31$). This comparison was not significant for the MISMATCH trial type (p > .1). In the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context, the analysis revealed no significant interaction between Trial type and Interference ($F < 1$). However, a post-hoc analysis showed slower RT in the DVN than in the Control Interference condition for MISMATCH trials ($t(66.1) = 2.04$, $p = .04$, $d = .34$) and this comparison was not significant for the MATCH trial type ($p > .1$).

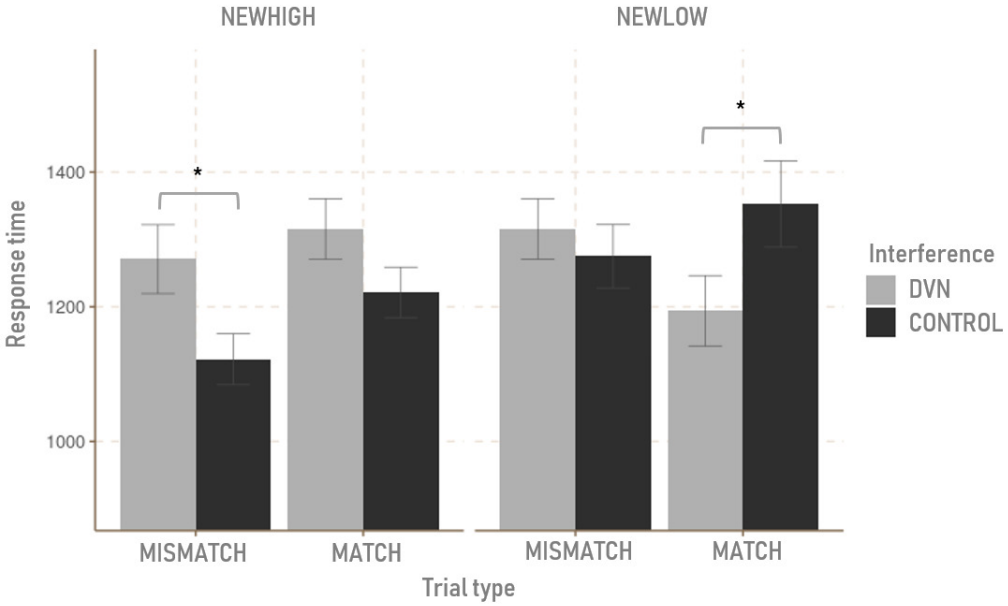


FIGURE 6.10 – Comparison of response times in each Distinctiveness context (HIGH vs. LOW) for the different Trial type (MISMATCH vs MATCH) and Inference (DVN vs. Control) conditions. Gray bars represent standard errors corrected for the within-participant design.

The aim of Experiment 2b was to investigate whether a DVN produces opposing effects depending on the DISTINCTIVENESS context and the trial type (by increasing the distinctiveness of the characters of Experiment 2a). This would result in an increase in the benefit of the NEWLOW DISTINCTIVENESS context for the MATCH trials, combined with a decrease in the benefit of the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context for the MISMATCH trials.

As in Experiments 1 & 2a, participants' CR rates were higher for the MISMATCH trials than for the MATCH trials in the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context. This suggests that the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context still biased the simulation of the specific features of the characters rather than the overlapping features, and thus promoted a high level of discrimination between the memory traces.

However, unlike in Experiments 1 & 2a, the CR rates of the participants did not differ between the MATCH trials and MISMATCH trials in the NEWLOW DISTINCTIVENESS context. This suggests that the NEWLOW DISTINCTIVENESS context promoted the simulation of specific and overlapping features equally. In Experiment 2b, the contrast between the NEWLOW DISTINCTIVENESS characters and the NEWHIGH DISTINCTIVENESS characters provided optimum conditions for the DVN to promote the simulation of the overlapping features and to shift the scale towards the simulation of the overlapping features of the memory traces (less discrimination).

As predicted by our main hypothesis, the participants' responses were 1) slower in the DVN than in the Control Interference condition in the NEWHIGH DISTINCTIVENESS context for MISMATCH trials, but not for MATCH trials ; 2) faster in the DVN than in the Control Interference condition in the NEWLOW DISTINCTIVENESS context for MATCH trials, but not for MISMATCH trials. These results reveal that the DVN had opposite effects depending on the DISTINCTIVENESS context and the trial type, thus confirming that the DVN promotes the simulation of overlapping features by reducing the simulation of specific features.

Taken together, the results of Experiment 2b support the hypothesis that the specificity of the emerging representation of the character depends on trace distinctiveness operating through the simulation of specific features of the memory traces. Thus, the interaction between distinctiveness and trial type is explained by the simulation of specific sensory features of the characters.

6.6 General discussion

The aim of this study was to examine the hypothesis of a continuum of representation specificity emerging from a single memory system that accumulates traces of specific experiences. This continuum of specificity is assumed to reflect a scale between the simulation of overlapping and specific features of the traces. The consequence is that trace distinctiveness should interact with the discrimination demand of the task, which can vary between the two extreme forms of representation in the continuum (non-specific as semantic representation *vs.* specific as episodic representation). Therefore, the continuum hypothesis suggests that such an interaction may also occur within the same memory task in which MATCH and MISMATCH trials have different discrimination demands. The HIGH DISTINCTIVENESS context should favor MISMATCH trials more than MATCH trials, whereas the LOW DISTINCTIVENESS context should favor MATCH trials more than MISMATCH trials.

In accordance with our hypothesis, the low visual distinctiveness between the characters

in the LOW DISTINCTIVENESS context promoted a match between the test character and the participant's representation, thus facilitating MATCH rather than MISMATCH trials (Experiment 1 and 2a). Indeed, the MATCH trials required less discrimination than the MISMATCH trials, in which the participant had to simulate specific features in order to discriminate the simulated character from the test character (i.e., to find a mismatch). By contrast, the high distinctiveness of the characters in the HIGH DISTINCTIVENESS context promoted the simulation of the specific features of the characters and discrimination, and this favored MISMATCH rather than MATCH trials (Experiment 1 and 2a).

Furthermore, and in accordance with our hypothesis, by decreasing the specificity of this simulation, the DVN displayed at the time of the simulation of the character reduced the benefit of the (NEW)HIGH DISTINTIVENESS context for MISMATCH trials (Experiment 2a and 2b). At the same time, and in accordance with the hypothesis of a simulation scale going from overlapping to specific features, the decrease in the specificity of the simulation caused by the DVN was accompanied by an increased benefit of the (NEW)LOW DISTINTIVENESS context for the MATCH trials, but only when the visual features of the characters did not already overlap sufficiently, as in Experiment 2b rather than in Experiment 2a. These results support the hypothesis that the interaction between distinctiveness and trial type is firmly underpinned by the specificity of the emerging representation. Indeed, a more specific emerging representation is more advantageous for establishing a MISMATCH than a MATCH.

One first potential concern might be that the DVN consumes attentional or executive resources rather than interfering with the simulation of specific trace features. However, this interpretation is unlikely as the main effect of DVN was not significant in any of the experiments. Moreover, our finding that DVN resulted in better performance in the NEW-LOW DISTINCTIVENESS context for the MATCH trials (Experiment 2b) is inconsistent with the hypothesis of an attentional effect of DVN. In line with this view, previous studies have already reported that the DVN does not impact executive functioning or attentional ressources (Dean et al., 2005 ; McConnell & Quinn, 2004 ; Sheldon et al., 2019). Despite this, DVN has been found to affect perceptual processes and mental imagery. For instance, DVN altered recall of words that had been memorized with a mental imagery instruction (the « pegword » technique ; e.g., « 1 is a gun that shoots apples »), but did not impair recall of words that had been memorized with a subvocal repetition instruction (McConnell & Quinn, 2004 ; for disruption of encoding, see also Quinn & McConnell, 2006). Another study showed that DVN reduced the proportion of internal (specific) details produced during the description of an imagined scenario but did not affect the proportion of external (non-specific) details produced (Sheldon et al., 2019). Given that mental imagery and imagination are based on sensorimotor simulation (Barsalou, 2008, 2009), it has been proposed that the processing of a DVN by the perceptual systems interferes with simulation and re-

duces the specificity of the emerging representation (Purkart et al., 2019). Since, in our study, the HIGH DISTINCTIVENESS context provided the maximum amount of specific detail, it follows that DVN should be at its most detrimental when participants need to identify a mismatch in this context.

A second potential concern comes from the image-definition hypothesis (Chubala et al., 2020), which states that a DVN only affects the representation of ill-defined images (e.g., snowflakes and textures) but not of well-defined images (e.g., apples). The more differences there are between images, the more well-defined the image representations will be (see p3 [1], Chubala et al., 2020). However, this alternative hypothesis cannot explain our results because DVN was only detrimental for characters in the HIGH DISTINCTIVENESS context (who had many different features). In addition, a beneficial effect of DVN was observed for characters in the LOW DISTINCTIVENESS context (who had the lowest number of different features). The discrepancy between the results of Chubala et al. (2020) and our own can be explained by methodological differences. Indeed, in our study, the DVN was not presented at the same time as the stimuli during the study and the test phase, but only during the simulation at the time of the test phase. In the light of this methodological discrepancy, other studies (e.g., Sheldon et al., 2019), in which the DVN was only presented during the formation of the representation in the test phase, suggest that a DVN reduces the specificity of the emerging representation rather than specifically affecting ill-defined representations of images. In this study, DVN only affected the production of internal (specific) details. According to the image-definition hypothesis, an internal-specific detail (e.g., « the dog was a white Great Dane with black spots ») corresponds to a well-defined image because it refers to a detailed representation of a specific dog instance. Therefore, the effect of DVN seems to differ depending on the moment of presentation. When presented during the test phase, it seems to reduce the specificity of the emerging representation by affecting the simulation of specific trace features. The results of Experiment 2b suggest that affecting the simulation of specific trace features by means of a DVN favors the simulation of overlapping trace features. Overall, these results suggest a simulation scale going from overlapping to specific trace features.

The hypothesis of a simulation scale going from overlapping to specific trace features is consistent with the Act-In model (Versace et al., 2009, 2014). Act-In is a multiple trace model which holds that all sensorimotor experiences are accumulated in the form of memory traces in our cognitive system. These traces reflect the brain states that are specific to each experience and involve the different sensorimotor features (or details). Representations would emerge along a continuum depending on the number of traces involved in the

1. « One can easily compare photographs of two different apples by comparing the overall shape of the apple, the presence or absence of a stem, the shininess of the surface, and so on. In contrast, photographs of snowflakes, as with textures, have many minute differences which will be poorly represented in the image. » - Chubala et al. (2020), p.3

emergence and the dynamic activation (i.e., simulation) of trace features. The integration mechanism corresponds to the binding of the features of the current situation and permits the propagation of activation to specific features that are not already activated by the features of the current situation. This propagation, called intra-trace activation, is facilitated by high trace distinctiveness and is beneficial when the discrimination demand of the task is high. This explains why a HIGH DISTINCTIVENESS context favored MISMATCH trials rather than MATCH trials in our study. This propagation to many specific features of the trace through intra-trace activation limits the propagation to the features that overlap with a large number of traces and produces the emergence of a specific representation. The propagation to overlapping features is called inter-trace activation. This is facilitated by low trace distinctiveness but is detrimental when the discrimination demand of the task is high. This explains why a LOW DISTINCTIVENESS context favored MATCH trials rather than MISMATCH trials in our study. On the one hand, strong inter-trace propagation to overlapping features reduces intra-trace activation, and this excludes specific features and contexts from the emerging representation, thus resulting in the emergence of a non-specific representation. By contrast, strong intra-trace propagation to many specific features limits inter-trace activation as the probability of the memory system finding matching traces is reduced. Therefore, inter-trace and intra-trace activations are thought to be mutually detrimental. Thus, our results can be explained by a scale of activation going from inter-trace (i.e., simulation of overlapping features) to intra-trace propagation (i.e., simulation of specific features).

Taken together, the results of the present study suggest that emerging representations can be organized along a continuum of specificity based on the number of traces involved in the emergence of the representation, with the extremes of this continuum corresponding to the most specific representation (e.g., episodic representation) and the least specific representation (e.g., semantic representation). A growing number of studies support this hypothesis of a continuum of specificity, which could improve our understanding of memory (Craik, 2002 ; Irish & Vatansever, 2020 ; Renoult et al., 2019, 2016 ; Sheldon et al., 2020 ; Versace et al., 2009, 2014). Future studies should focus on the factors that influence the specificity of the emerging representation, i.e., where on the continuum the representation is located. Our data confirm that trace distinctiveness is one of these key factors (Brunel et al., 2013, 2010) as it would facilitate the simulation of trace-specific features.

Notes : The data and statistical analysis scripts for all experiments are available at https://osf.io/qghvx/

Acknowledgements : Jordan Mille and Guillaume T. Vallet are supported by a grant from the Auvergne-Rhône-Alpes region for the project Vieillissement, Maladie Chronique

et Stimulation Cognitive (ViMaCC). The ViMaCC project is co-financed by the European Union within the framework of the Fonds européen de développement régional (FEDER).

Ethics statement : This study was carried out in accordance with the recommendations of French Law (Loi Jardé n ◦ 2012-300), with written informed consent being obtained from all the subjects in accordance with the Declaration of Helsinki. An ethics approval was issued for the current study by the ethics committee of Clermont Auvergne University (IRB00011540-2019-43).

Author contributions : JM and RP participated in all the aspects of the study (design of the experiments, conduct of the experiments, analysis and interpretation of the data, and redaction of the manuscript). RV and GV participated in the design of the experiments, interpretation of the data, and redaction of the manuscript.

Declaration of conflicting interests : The Author(s) declare(s) that there is no conflict of interest.

Funding : This research received no specific grant from any funding agency in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Appendix

Table 1. List of actions and objects used in the memory task (translated from French).

LIST A	**LIST B**
Sit on :	**Play** :
a chair	the violin
an armchair	the piano
a park bench	the guitar
a stool	the drums
Water :	**Put** :
a flowerpot	a robot toy
a tree	a dinosaur toy
a bush	a horse toy
a cactus	a cat toy
Utilize :	**Cooking wit :** :
a computer	a barbecue
a television	a gas cooker
a hi-fi system	a coffee machine
a jukbox	a microwave
Boarding :	**Use :** :

LIST A	**LIST B**
a car	a shower
a bus	a bathtub
a motorbike	a sink
an aeroplane	a toilet
Lie down on :	**Contemplate :** :
a bed	a statue
a sofa	an armour
a deckchair	a painting
a bench	a fountain
Pick up :	**Do sports with** :
a superhero toy	a treadmill
a dragon toy	a punching bag
a helicopter toy	a weight bench
a butterfly toy	a basketball

Transition 2

La présente étude avait pour objectif d'étudier dans quelle mesure la demande de la tâche interagit avec la distinctivité pour faire émerger une représentation spécifique. Selon le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014), plus la diffusion d'activation inter-traces est élevée, plus la représentation émergente sera catégorielle, car chaque détail individuel des événements aura disparu au profit d'éléments communs. Inversement, plus la diffusion d'activation intra-trace est élevée et l'activation inter-traces faible, plus la représentation émergente sera spécifique. Cette activation restreinte à un faible nombre de traces va permettre de simuler les détails spécifiques de l'événement. Ainsi, l'émergence d'une représentation pourrait être définie à partir d'un continuum de spécificité en fonction d'un nombre de traces simulées. Ce continuum pourrait alors être pensé comme une balance dont les deux plateaux seraient les deux types de simulation nécessaires à l'émergence des représentations située aux extrêmes du continuum. Le premier type correspondrait à l'activation des caractéristiques des traces qui se chevauchent (simulation catégorielle) et qui favorisent l'émergence des représentations les moins spécifiques (e.g., représentations sémantiques les plus générales). Le deuxième type correspondrait à la simulation des caractéristiques spécifiques d'une trace (activation intra-trace) qui sous-tend l'émergence des représentations les plus spécifiques (e.g., détails précis d'un épisode). Des traces distinctes augmentent la probabilité que le système repère des caractéristiques spécifiques pour discriminer les traces les unes des autres (Surprenant & Neath, 2009a), et cela augmente la spécificité de la représentation émergente. Ainsi, plus les traces sont distinctes, plus la balance de la simulation devrait être biaisée vers les caractéristiques spécifiques au détriment des caractéristiques des traces qui se chevauchent, et plus la représentation émergente sera spécifique, et vice-versa. Par conséquent, deux tâches qui impliquent un degré différent de spécificité de la représentation émergente impliquent une demande de discrimination différente. Plus la tâche nécessite un degré élevé de discrimination et plus elle devrait bénéficier d'une forte distinctivité sous-tendue par la simulation des composants spécifiques. À l'inverse, plus la tâche nécessite un degré faible de discrimination, plus elle devrait bénéficier d'une faible distinctivité (i.e., de la similarité des traces) sous-tendue par la simulation des composants catégoriels.

Le modèle Act-In prédit que l'établissement d'une correspondance entre la simulation d'un stimulus réalisé à partir d'un indice partiel, et ce même stimulus lors de la phase de test (*MATCH*) relève d'une activité de discrimination plus faible que l'établissement d'une non-correspondance entre un indice partiel et un item non-correspondant (*MISMATCH*). En effet, dans une condition de MATCH, les indices fournit par la présentation du stimulus permettent d'activer spécifiquement la trace ciblée, tandis que dans la condition de MISMATCH, le recouvrement partiel entre l'indice et l'item non-correspondant nécessite de simuler davantage de détails spécifiques pour être en mesure de correctement rejeter l'item non-correspondant. Une forte distinctivité des traces devrait alors faciliter la simulation des caractéristiques spécifiques de l'item étudié et donc améliorer sa discrimination par rapport à l'item non-correspondant (i.e., établir un MISMATCH). À l'inverse, une faible distinctivité des items étudiés devrait faciliter l'établissement d'un MATCH en favorisant la simulation de caractéristiques qui se chevauchent (i.e., simulation davantage catégorielle que pour l'établissement d'un MISMATCH). À ce titre, interférer avec la simulation devrait d'une part réduire le bénéfice de la forte distinctivité pour l'établissement d'un MISMATCH, et d'autre part, augmenter le bénéfice de la faible distinctivité dans l'établissement d'un MATCH. Ces hypothèses ont été testées au moyen d'un paradigme original basé sur une tâche de reconnaissance associative entre un indice contextuel et un personnage créé à l'aide du jeu les SIMS4. Dans une phase d'apprentissage, les participants devaient mémoriser des vidéos dans lesquelles un personnage réalisait une action (e.g., « s'asseoir sur ») sur un objet donné (e.g., « une chaise »). Au début de chaque vidéo, une voix indiquait l'action sur l'objet que le personnage allait effecuter. Une même action était réalisée par 4 personnages différents sur un objet spécifique. Les 4 personnages étaient soit visuellement très distincts les uns des autres (condition de *forte distinctictivité*), soit visuellement très similaires (condition de *faible distinctivité*). Dans une phase test subséquente, une voix rappelait une action sur un objet, puis un personnage était brièvenement affiché. Le personnage pouvait soit correspondre au personnage ayant effecuté l'action sur l'objet en question (essais *MATCH*), soit correspondre à un personnage ayant effectué la même action, mais sur un objet différent (essais *MISMATH*).

Les principaux résultats ont montré que les proportions de réponses correctes de reconnaissance de l'association personnage-action/objet étaient plus élevées pour les essais MISMATCH que pour les essais MATCH. À l'inverse, ces mêmes proportions étaient plus élevées pour les essais MATCH que pour les essais MISMATCH pour la condition de faible distinctivité. Par ailleurs, interférer avec la spécificité de la simulation au moyen d'un masque visuel dynamique (*Dynamic Visual Noise*, DVN) réduisait non seulement le bénéfice de la condition de forte distinctivité (temps de réaction plus long) pour les essais MISMTACH, mais accentuait également le bénéfice de la faible distinctivité pour les essais MATCH lorsque les personnages ne présentaient pas déjà un chevauchement élevé. Pris ensemble, ces résultats suggèrent que l'activation intra-trace qui sous-tend l'activité de

discrimination, et l'activation inter-traces qui sous-tend l'activité de catégorisation sont mutuellement répulsives. Ainsi, une moindre activation des détails spécifiques sensoriels semble être associée à l'activation de davantage de caractéristiques communes aux diverses traces du système mnésique. Autrement dit, la simulation des détails sensoriels semble favoriser l'activité de discrimination et donc l'émergence des représentations spécifiques.

Le déclin sensoriel observé dans le veillissement devrait alors être associé à une réduction de la spécificité lors de l'émergence des représentations spécifiques. Les individus âgés représentent une population particulièrement intéressante pour les hypothèses relatives aux interactions qui se produisent entre la perception et la mémoire (Vallet, 2015). Plus précisement, le vieillissement peut être appréhendé comme un modèle expérimental tout désigné pour étudier certaines hypothèses fortes concernant les mécanismes qui sous-tendent la discrimination des traces à travers les relations entre mémoire et perception, afin de contraindre les modèles théoriques. Le vieillissement perceptif ne relève toutefois pas d'un processus unique. Au lieu de cela, les adultes âgés présentent des changements sensoriels allant des organes jusqu'au traitement de l'intégration des signaux multisensoriels. De même, les changements mnésiques sont associés à des changements neuronaux divers. Ainsi, déterminer comment la dégradation sensorielle impact la dynamique de simulation du système cognitif des adultes âgés, nécessite de décrire précisement les mécanismes neurocognitifs qui sous-tendent ces changements sensoriels et mnésiques d'une part, mais aussi ceux à l'origine de leurs interactions. Le prochain chapitre vise à préciser ces mécanismes à partir d'une perspective théorique.

Troisième Partie : Le vieillissement cognitif comme modèle expérimental de la discrimination

Chapitre 7

Perspective théorique : Low-resolution neurocognitive aging and cognition : an embodied perspective

Jordan Mille[1], Simona M. Brambati[2], Marie Izaute[1], Guillaume T. Vallet[1]

[1] *Université Clermont Auvergne, CNRS, LAPSCO (UMR6024), F-63000 Clermont-Ferrand, France*

[2] *Université de Montréal, GRIUGM, Québec, Canada*

Mille, J., Brambati, S.M., Izaute, M., & Vallet, G.T., (2021). Low-resolution neurocognitive aging and cognition : an embodied perspective. *Frontiers in Systems Neuroscience*, *15*, doi : 10.3389/fnsys.2021.687393.

7.1 Abstract

Consistent with embodied cognition, a growing evidence in young adults show that sensorimotor processing is at the core of cognition. Considering that this approach predicts direct interaction between sensorimotor processing and cognition, embodied cognition may thus be particularly relevant to study aging, since this population is characterized by concomitant changes in sensorimotor and cognitive processing. The present perspective aims at showing the value and interest to explore normal aging throughout embodiment by focusing on the neurophysiological and cognitive changes occurring in aging. To this end, we report some of the neurophysiological substrates underpinning the perceptual and memory interactions in older adults, from the low and high perceptual processing to the conjunction in the medial temporal lobe. We then explore how these changes could explain more broadly the cognitive changes associated with aging in terms of losses and gains.

Keywords : embodiment, aging, neurocognition, perceptual processing, conjunction, distinctiveness

7.2 Introduction

Embodied cognition defines the body and the interaction with the world as shaping cognition and not just as simple inputs/outputs (Wilson, 2002). As a consequence, perceptual and motor systems should play a crucial role in cognitive functioning. Growing evidence, especially in young adults, has shown that sensorimotor components are at the core of language (Pulvermüller et al., 2005), attention (Bradley, 2007), memory (Versace et al., 2014) or action (Hommel, 2009). However, few studies are conducted in normal aging (Vallet, 2015). This is particularly surprising given that aging is marked by perceptual (and motor) decline in the one hand and by cognitive decline in the other hand. This perspective aims at proposing an embodied account of age-related cognitive decline focusing on perceptual and memory interactions in older adults. To this end, the neurophysiological substrates at the origin of the interactions between perceptual and memory should be understood. The low and high levels of sensory neurophysiological changes in older adults will be firstly described as their impact on the emergence of memory representations. Then, with the support of the hierarchical representational model (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010), we will examine how changes in the perceptual-mnemonic conjunctive processes, occurring in the medial temporal lobe (MTL), alter the emergence of representation. Finally, we will discuss how these changes could explain more broadly the cognitive changes associated with aging in terms of losses and gains based on the Activation- Integration model (Versace et al., 2009, 2014).

7.3 Sensory-perceptual decline and low-resolution representation in aging

Biological aging affects the whole body including, at a low- sensory level (sensory organs), many sensory modalities. Recently, the five Aristotelian senses (hearing, vision, taste, touch, and smell) was simultaneously assessed in older adults aged 57– 85 years (Correia et al., 2016). The results showed that 74% of the participants had a deficit in identifying taste, 70% in touch, 22% in smell, 20% in corrected vision and 18% in corrected hearing. This study also provides for the first time an estimate ofthe proportion in which the sensory modalities are jointly altered. Two thirds of the participants had a deficit of two or more modalities, 27% had a deficit of only one of these modalities, while only 6% showed no impairment. At a higher level, aging worsens the transmission of sensory information from these organs to the brain (Ulfhake et al., 2002) and higher perceptual thresholds are also found (e.g., Fozard & Gordon-Salant, 2001). At a cortical level, the occipital sensory cortex is less affected in aging with regard to structural integrity (e.g., Peters, 2006), but long-term peripheral sensory alteration may promote atrophy of the perceptual areas of the brain (Baltes & Lindenberger, 1997 ; Boucard et al., 2009 ; Golub, 2017). Functionally, the dopaminergic modulation deficit in aging, regulating the neurons sensitivity to related

signals, reduces the functional specialization of neuronal activation. This is also true in neuronal circuits that are still relatively intact (Li et al., 2001), especially for visual stimuli in posterior regions (Park et al., 2004). The impoverished perceptual signal results in weakened unisensory and strengthen multisensory information processing (Dieuleveult et al., 2017). As older adults exhibited reduced activity in occipital regions coupled with increased frontal activity, a functional compensation occurs (Davis et al., 2008).

Embodied cognition predicts that these perceptual changes should directly impact cognitive functioning. In this approach, all forms of knowledge (e.g., semantic, episodic) remains grounded in its sensorimotor components (Glenberg et al., 2013). The cognitive representations are not retrieved in memory, but instead emerge from the simulation of these components associated with the individual's previous experiences based on the constraints of the present situation (*Figure* 7.1). Simulation refers here to the automatic and mandatory re-enactment of the brain activities of the perceptual, motor and emotional states produced by past experiences in the modal and heteromodal areas (Barsalou, 2008). Thus, the neurophysiological degradation occurring in aging in perceptual processing should deteriorate the simulation mechanism at the core of representation emergence (Vallet, 2015).

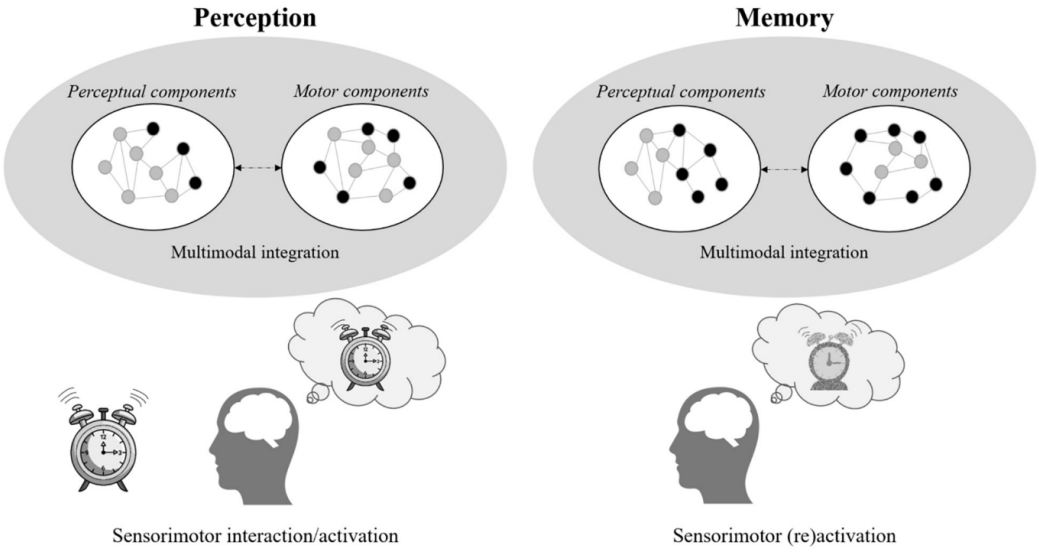


FIGURE 7.1 – Illustration of the sensorimotor grounded memory traces. The left panel represents the activation of the sensorimotor components when seeing an object (here, an alarm clock). The right panel represents the partial (re)activation, constrained by the present situation, of these sensorimotor components leading to the emergence of the associated memory. As memory is defined as a dynamic emergence, the representation may be slightly different from the percept.

A less efficient simulation in older adults should lead to the emergence of "low-resolution" impoverished representations, that is, representations with lower details. In other words, the signal-to-noise ratio of the sensorimotor simulation should be lower, mainly due to a

decrease in central perceptual processing. Whereas the perceptual discriminability in memory is underlied by occipital regions regardless of age (Bowman et al., 2019), older adults exhibits reduced representation fidelity in these regions (Zheng et al., 2018). Impoverished sensory input may decrease the activation of specific sensory components of perceptually present information, but it should generally not alter the ability to simulate perceptually absent (and therefore mnemonic) information. Coherently, it has been shown that older adults did not suffer from a retrieval deficit, but insteaded exhibit less precise mnemonic representations of the items (i.e., less accurate responses on the color and orientation) and of the context (e.g., location) of the information to be learned (Korkki et al., 2020). This study also showed that the reduction in accuracy is not fully explained by a deficit in low-level sensory functioning alone (visual acuity), which may rather occur from neural dedifferentiation in the parahippocampus (Koen et al., 2019). The lower-resolution hypothesis could also account for associative (e.g., source memory) deficits in aging. Indeed, older adults have the greatest deficit in access associations requiring a high level of specificity (e.g., the old man was in this park), whereas they performed as well as younger adults to recognize general associations (e.g., the old man was in a park) and fuzzy associations (e.g., the old man was out somewhere) (Greene & Naveh-Benjamin, 2020). As all forms of knowledge (e.g., semantic, episodic, autobiographical) emerges from simulation, a consequence of this hypothesis is that memory deficits in older people should not be limited to newly learned knowledge. Coherently, older adults also recall less specific perceptual or spatiotemporal details in autobiographical memory tasks (very long-term memory see, Frankenberg et al., 2021). A better understanding of the changes requires to study the neurophysiological mechanisms underlying memory in the MTL (the hippocampus and surrounding cortex) and the effect of age on them.

7.4 Low-resolution representation induce more interferences in aging memory

In the MTL, the general coding principle is based on the functional theory of the hippocampus (e.g., Marr, 1971 ; Rolls, 2013). According to this theory, the emergence of specific memories (i.e., episodic memory) relies on the pattern separation (PS) and the pattern completion (PC) mechanisms. PS is defined as the ability to reduce interference from similar percepts by processing non-overlapping representations, whereas the PC allows recalling a whole and specific memory from an incomplete input signal by complementing (activating) the missing components. The input signals projected from the sensory cortex and then, the entorhinal cortex processed it into a non-overlapping pattern in the dentate gyrus via the mossy fiber (PS). This non-overlapping pattern is then projected as distinct representations into the CA3 field ofthe hippocampus, after from which the representation could be retried from CA3 by diffusing activation to the cortex (PC, Rolls, 2016 ; Pishdadian et al., 2020). Modern approaches of neurocognition state that PS occurs beyond

the hippocampus, all along the ventral stream (Cowell et al., 2019 ; Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Kent et al., 2016).

These modern approaches emphasize the content of information to be processed focusing on the visual modality for the moment. All visual representations are, for instance, processed hierarchically from the simplest processing within the visual cortex to the most complex processing in the hippocampus (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010). This representational-hierarchical model states that non-overlapping representations (PS) could be obtained by the conjunction of perceptual features along the ventral stream regions to the hippocampus (see Kent et al., 2016). Basic sensory interference between individual stimulus characteristics (e.g., lines and colors) can be resolved in the sensory cortex. When more perceptually complex features are introduced (e.g., objects), the interference is resolved at higher processing level (e.g., the perirhinal cortex -PrC). Finally, combinatorial codes (e.g., conjunctive representations of object scenes in a spatial context) are resolved in the hippocampus.

The representations are assumed to be widely distributed into a system where characteristics of objects and scenes are progressively combined as the processing progress hierarchically. Moreover, and consistently with the embodiment, memory representation would emerge from the activation of perceptual units, and thus, the distinction between memory and perception are no more relevant (see also, Graham et al., 2010). Thus, conjunctions would not only reduce memory interference, but would also eliminate the ambiguity of visually similar stimuli in supposedly non-memory tasks. Accordingly, the PrC is involved in processing of complex perceptual objects (Barense et al., 2007 ; Buckley et al., 2001 ; Bussey et al., 2002) and lesions to the PrC induce false recognition due to interference from similar memories (Burke et al., 2010 ; McTighe et al., 2010). Similarly, growing evidence indicates that the hippocampus underlies the processing of conjunctions of complex spatial information in memory (Girardeau et al., 2009) and in presumed non-mnemonic tasks (see, Lee et al., 2012).

Applied in aging, the functionally weakened sensory signals in the sensory cortex would increase perceptual/mnemonic interference as conjunctions would be less efficient along the ventral stream. Indeed, and on the contrary to the occipital cortex, the MTL is structurally affected by aging, both in the PrC (Fidalgo et al., 2016 ; Ryan et al., 2012) and the hippocampus (Fraser et al., 2015). As a result, conjunction processing is expected to be impoverished in older adults. This should increase interference mainly between similar memories (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Surprenant et al., 2006). Actually, when the memories are sufficiently distinct (efficient PS or dissimilar memories), then the PC mechanism can easily complete a specific trace, but when the memory traces overlap, then the system will enter into an unstable attractor that may lead to the emergence of altered/confused

information (inefficient PC) (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Zotow et al., 2020). Furthermore, the contribution of conjunctive representations to reduce interference could be more important as the delay increases. Delay-dependent impairments after MTL damage result from deficient conjunction representations to resolve the ambiguity of simpler representations in lower-level regions that are more likely to be encountered during delay (Yonelinas, 2013). Therefore, the processing of similar information in aging could be impacted at low levels of similarity in long-term memory, while deficits would be evident at shorter time frames (e.g., short-term memory, perception) only at higher levels of similarity.

On a behavioral standpoint, less efficient PS in aging is mainly studied in memory using a *perceptual lure discrimination index*. In a study phase, the participant learns images. In a subsequent recognition task, these images (targets) are presented along with new images that are visually distinct (foils) or that are visually similar (lures) to the targets. The results show a linear decrease in perceptual lure discrimination as perceptual similarity increases in older adults (see Leal & Yassa, 2018). Older adults thus indicated more often having already seen a new image, especially when it is perceptually similar to a target (declining perceptual lure discrimination index). Similarly, false recognition was more likely for items in categories that are visually more similar than those that are more distinct (Boutet et al., 2019). It should be highlighted that the perceptual lure discrimination index is associated with more global cognitive functioning in older adults (Pishdadian et al., 2020). As such, the alteration of the conjunction processing in the MTL could have wider consequences than the specific memories.

7.5 Distinctiveness of memory traces on other cognitive domains

The consequence of reduced sensory processing in aging should not be limited to memory according to embodiment. According to the embodied and situated memory models Act- In (Activation-Integration, Versace et al., 2014), representations (e.g., semantic, episodic) emerge from the same sensorimotor components of the different memory traces. All experiences of the individual are supposed to be accumulated as memory traces. These traces are distributed across modal and heteromodal neuronal systems coding the multiple sensorimotor components of the experiences.

The different components of a given memory trace are bound together (Opitz, 2010), following the conjunction processing and therefore the PS. The binding allows the PC, described in Act-In as an intra-trace activation. A specific memory emerges when the activation does not propagate to similar traces (called inter-trace activation). Reversely, the activation of multiple similar traces (inter-trace activation) should produce categorial (non-specific/semantic) knowledge. A strong inter-trace diffusion achieves categorization by

eliminating specific details and context of events (see Versace et al., 2009, 2014), mechanism underlined by the CA1 subregion of the hippocampus and neocortical upstream (Kumaran & McClelland, 2012). The intra-trace and inter-trace activations are mutually repulsive so strengthen or weaken one kind of activation should directly weaken or strengthen the other. Given that intra-trace activation is facilitated by distinctiveness, better simulations (higher resolution representations) should allow more activation of contextual details limiting the activation of common/similar components of other traces (inter-trace activation) (e.g., Ekstrom & Yonelinas, 2020). Furthermore, distinctiveness is also a function of the number of experiences accumulated, then more traces should increase the likelihood of their overlap. This, in turn, should increase the inter-trace activation. Consequently, the decline of perceptive and conjunctive processing associated with more traces (more events experienced by older adults) should induce less distinct traces in older adults (Vallet, 2015), then it should in return bias the dynamics of the simulation in favor of the inter-trace activation (less distinct processing).

This balance between specific and non-specific knowledge could be illustrated by the fact that older adults produce fewer internal (specific) details associated with more external (categorial) details when they recall an event compared to young adults (e.g., Levine et al., 2002). The effect of aging on the visual cortex and the hippocampus reduces specific details (neural dedifferentiation), while aging enhances categorial representations in the anterior temporal lobe (neural hyperdifferentiation) (Deng et al., 2021). Therefore, older adults exhibit relatively well-preserved performance in semantic tasks (see, Salthouse, 2010, for a review). However, a more qualitative analysis shows that they produce more categorial (e.g., cat) and less unique (e.g., botfly) semantic knowledge (Murphy & Castel, 2020). Their memory difficulties are then not limited to a given memory system, but rather occur due to the alteration of mechanisms involved in the emergence of specific knowledge. Thus, not only do older adults have less detailed specific knowledge in episodic tasks (specific knowledge, Greene & Naveh-Benjamin, 2020 ; Frankenberg et al., 2021), but they also less benefit from distinctiveness (see Smith, 2006) due to a more generic (categorial) and less distinct processing (Koutstaal & Schacter, 1997 ; Smith, 2006).

Aging might be characterized by an imbalance toward generic (non-specific) processing constrained by the weight of prior knowledge at the expense of specific processing. Compared to young adults, older people produced indeed less specific details and more generic details in a basic image description task and in future imagination task (Gaesser et al., 2011 ; Schacter et al., 2013). Yet, an integrated view of neurocognitive functioning suggests that deficits in modal (e.g., less specialization in occipital processing) and heteromodal (e.g., structural impairment of MTL) regions should alter the processing done within the connected regions as the prefrontal cortex (Davis et al., 2008). The neuromodulation deficit induces noise in the neural processing, including the prefrontal cortex, and leads to

less specific and more general processing (Li et al., 2001). As the processes are less specific, and the similarity of the previous processes favors the automation of processes (see Logan, 1988), new processes are less likely to emerge. The same over-repeated processes will more likely emerge, making more rigid and less flexible other processing. This rigidity is found for their executive functions such as to change categorization rules in the Wisconsin tasks (e.g., Daigneault et al., 1992 ; Ashendorf & McCaffrey, 2008). Interestingly, the largest executive switching costs were found under conditions of ambiguous sensory stimuli and overlap between sets of responses (Mayr, 2001). This is consistent with the hypothesis that perceptual deficit reduce trace distinctiveness and lead to increased inter-trace activation, requiring more inhibition in prefrontal cortex (Li et al., 2001). Similar link between sensory functioning and inhibition is observed in young adults with degraded vision (e.g., cataract vision simulation, as found in pathological visual aging) in the Stroop task (see Monge & Madden, 2016 for a review). A more evidence comes from the Perceptual Lure Discrimination Index in the Mnemonic Similarity Task that is related to inhibition (Foster & Giovanello, 2020). Finally, it is noteworthy that the MocA (global measure of cognitive aging) were associated with lure discrimination performances in older adults (Pishdadian et al., 2020).

7.6 Conclusion

Normal aging is characterized by sensory-perceptual (and motor) decline, on the one hand, and cognitive decline on the other. Further studies, using a longitudinal design, are required to fully explore the progressive sensory (motor) and cognitive changes occurring throughout life. Embodied cognition provides a theoretical framework explaining the possible these links given that any representation at the source of cognitive functioning remains grounded in these sensorimotor components. As such, memory and perception (and action) are functionally equivalent. This perspective investigated the neurophysiological mechanisms underlying these links. The sensory decline (organ level) should have a minimal impact, mainly on overlapping stimuli by impoverishment of the related signal. Higher perceptual decline should affect the simulation mechanism leading to the emergence of a less specific and detailed representation. Functional changes in the primary perceptual areas may reduce the benefit of distinct perceptual information, while structural changes in the MTL may reinforce of overlapping perceptual and memory information. Since embodied representation should be at the core of cognition, such changes should have wider cognitive consequences than memory. Thus, aging could be characterized by less specific and more rigid processing.

This perspective highlights the interest to study aging in an embodied cognition approach, which could represent an alternative to other theories of cognitive aging due to how the sensory (motor)- cognitive interactions are defined. The focus of the present article

on perceptual-memory interactions also suggest that early sensory improvement and environmental enrichment could improve cognitive aging (Leon & Woo, 2018). Similar effects should also be found with motor and action interactions. We hope that this briefoverview of the contribution of embodied cognition to characterize neurocognitive aging will encourage further investigation of cognitive functions in aging from an embodied perspective.

Data availbility statement : The original contributions presented in the study are included in the article/supplementary material, further inquiries can be directed to the corresponding author/s.

Author contribution : JM : conceptualization, writing – original draft, and project administration. GV : conceptualization, writing – review and editing, supervision, funding acquisition, and resources. SB : writing – review and editing. MI : writing – review and editing, and supervision. All authors contributed to the article and approved the submitted version.

Funding : JM and GV are supported by a grant from the Auvergne-Rhône- Alpes region for the project Vieillissement, Maladie Chronique et Stimulation Cognitive (ViMaCC). The ViMaCC project was co-financed by the European Union within the framework of the Fonds européen de développement régional (FEDER). MI was supported by the FACTOLAB framework, sponsored by Michelin Tyres Manufacturer and by the French government research programs “Investissements d’Avenir” through the IDEX- ISITE initiative 16-IDEX-0001 (CAP 20-25) and the IMobS3 Laboratory ofExcellence (ANR-10-LABX-16-01).

Transition 3

Le précédent article avait pour objectif de mettre en évidence l'intérêt d'explorer le vieillissement mormal à travers l'approche incarnée et située de la cognition en se concentrant sur les changements neurophysiologiques et cognitifs qui se produisent chez les adultes âgés. Le vieillissement normal est caractérisé par un déclin sensoriel-perceptif, d'une part, et un déclin cognitif, d'autre part. La cognition incarnée fournit un cadre théorique expliquant ces liens possibles, étant donné que toute représentation à la source du fonctionnement cognitif reste ancrée dans ces composantes sensorimotrices (e.g., Vallet et al., 2013b). Ainsi, la mémoire et la perception sont fonctionnellement équivalentes (*cf.* **Chapitre 3**). À ce titre, le déclin perceptif observé au cours de l'avancée en âge devrait être associé à des représentations de moins bonne résolution (Vallet, 2015). Les modèles Hiérarchique Représentationel (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Kent et al., 2016) et Act-In (Versace et al., 2009, 2014) ont permis d'étudier les mécanismes neurophysiologiques qui sous-tendent ces liens. Nous avons proposé que le déclin sensoriel (au niveau de l'organe) devrait avoir un impact minimal, principalement sur les stimuli qui se chevauchent par appauvrissement du signal associé lors de la formation de nouvelles traces. À un niveau cérébral, le déclin perceptif devrait affecter le mécanisme de simulation conduisant à l'émergence d'une représentation moins spécifique et détaillée. Les changements fonctionnels dans les zones perceptives primaires peuvent réduire le bénéfice d'informations perceptives distinctes, tandis que les changements structurels dans le lobe temporal médian (LTM) peuvent renforcer le chevauchement des informations perceptives et mnésiques. Puisque l'émergence des représentations au coeur du fonctionnement cognitif reste ancrée dans les composants sensoriels, et que les processus cognitifs sont largement distribués et interagissent au sein de larges réseaux cérébraux pour produire un comportement, les changements perceptifs devraient avoir des conséquences plus larges que les processus mnésiques.

Ainsi, les déficits dans les régions modales (e.g., moindre spécialisation dans le traitement occipital) et hétéromodales (e.g., atteinte structurelle du LTM) devraient modifier le traitement effectué dans les régions connectées comme le cortex préfrontal (Davis et al., 2008). Le déficit de neuromodulation induit du bruit dans le traitement neuronal, y com-

pris dans le cortex préfrontal, et conduit à un traitement moins spécifique et plus général (Li et al., 2001). Ainsi, le vieillissement pourrait être caractérisé par un traitement moins spécifique et plus rigide. Cette rigidité se traduit par une moindre efficience des fonctions exécutives (e.g., Daigneault et al., 1992 ; Ashendorf & McCaffrey, 2008). Les déficits perceptifs modifie la dynamique de simulation du système cognitif. Plus précisemment, ces déficits réduisent la distincitivité des traces des adultes âgés, ce qui biaiserait le système vers la simulation de composants catégoriels. Ainsi, le vieillissement mnésique (et plus largement cognitif) pourrait se caractériser par une augmentation du chevauchement des traces. D'un point de vue cognitif, ce biais de simulation des composants catégoriels nécessite d'inhiber l'activation de davantage de traces lorsqu'il s'agit de faire émerger une représentation spécifique. Autrement dit, la recherche par le système mnésique des composants distincts ou des composants suffisamment intégrés pour permette la simulation de composants spécifiques serait perturbée en raison d'une similarité accrue des traces. D'un point de vue neuronal, le caractère distribué et interactionniste des fonctions cognitives avancé par l'approche incarnée et située de la cognition (basé sur les principes du connexionnisme), suggère que la dégradation de la perception devrait produire des effets avec les régions et fonctions avec lesquelles la perception interagit, par exemple le cortex préfrontal.

Déterminer les facteurs qui sous-tendent l'émergence des représentations spécifiques des adultes âgés nécessite de considérer les changements qui se produisent dans le cortex préfrontal. Comme il existe des connexions bilatérales entre le LTM qui sous-tend les processus d'intégrations favorisant la discrimination des traces (Kent et al., 2016) et le lobe préfrontal (Eichenbaum, 2017), la discrimination des traces est associée au fonctionnement préfrontal (e.g., Pidgeon & Morcom, 2016 ; Turney & Dennis, 2017). Les lobes préfrontaux sont impliqués dans le fonctionnement exécutif (e.g., Gilbert & Burgess, 2016) qui permet la discrimination des leurres (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Foster & Giovanello, 2020). Il est donc nécessaire d'étudier les facteurs susceptibles d'influencer le fonctionnement exécutif dans l'activité de discrimination mnésique. En accord avec l'approche incarnée qui propose que le fonctionnement cognitif résulte des interactions entre les caractéristiques corporelles (et pas seulement le cerveau) et l'environnement (Wilson, 2002), les facteurs périphériques, dont la variabilité du rythme cardiaque (*Heart Rate Variability*, HRV) influencent le fonctionnement du système nerveux central. Ainsi, le modèle de l'intégration neurovisceral (Thayer et al., 2009) propose que la HRV est associée au fonctionnement préfrontal (Thayer et al., 2012) et donc exécutif (Forte et al., 2019 ; Williams et al., 2019). De façon cohérente avec l'hypothèse selon laquelle la variabilité du rythme cardiaque est associée à une meilleure discrimination des traces, de récentes données ont mis en évidence que la HRV de jeunes adultes est associée au rejet correct des leurres sémantiques, mais seulement lorsque le chevauchement entre l'item test et l'item étudié est élevé. Autrement dit, cette relation ne semble pas se produire lorsque le chevauchement entre les traces est faible ou lorsque le participant doit simplement reconnaître des cibles (Feeling et al., 2021).

Il apparaît particulièrement pertinent d'étudier la relation entre la HRV et la discrimination des traces dans le vieillissement, car les adultes plus âgés présentent une altération des régions préfrontales (Raz et al., 1997) et donc du fonctionnement exécutif (Belleville et al., 1996 ; Greenwood, 2000). Étant donné que les adultes âgés présentent une difficulté pour rejeter correctement un leurre visuel en comparaison de leurs homologues plus jeunes (e.g„ Davidson et al., 2018 ; Toner et al., 2013), le matériel visuel devrait être particulièrement adapté pour explorer si une plus grande HRV est associée à une meilleure discrimination des leurres perceptifs chez les adultes âgés. L'étude suivante vise donc à tester si (1) la relation positive entre la HRV et la discrimination de leurre, plutôt que la reconnaissance correcte, peut être étendue au matériel visuel chez les jeunes adultes et, (2) à explorer l'effet de l'âge sur cette relation. L'hypothèse principale est qu'une HRV plus élevée devrait être associée à une plus meilleure discrimination des leurres perceptifs, mais cette association ne devrait pas être observée pour la reconnaissance correcte ou pour des leurres dont le chevauchement était plus faible. De plus, en raison des altérations préfrontales/exécutives liées à l'âge, cette relation devrait être plus faible chez les adultes plus âgés que chez les adultes jeunes.

Chapitre 8

Étude 3 : « Recognition takes a young heart », vagal tone is associated with visual lure discrimination among young adults but not among older ones : An exploratory study

Jordan Mille[1#], Valentin Magnon[1#], Marie Izaute[1], Pierre Chausse[1], Frédéric Dutheil[1,2], Guillaume T. Vallet[1]

[1] *Université Clermont Auvergne, CNRS, LAPSCO (UMR6024), F-63000 Clermont-Ferrand, France*

[2] *Australian Catholic University, Faculty of Health, School of Exercise Science, Melbourne, Australia*

[#]These authors contributed equally to this work

Article soumis dans la revue
Neuropsychobiology

8.1 Abstract

Vagus nerve activity (vagal tone) is recognized to influence cognitive functioning, especially executive functions. Since executive functioning is involved in memory discrimination processes, vagal tone should positively influence memory performance. Accordingly, it was recently suggested that vagal tone is associated with lower false recognitions for verbal material in young adults. The present exploratory study aims at extending those results to visual material in young adults (n = 28), then to test whether the association between vagal tone and false recognition is maintained in older adults (n = 21). Short term vagal tone assessment occurred before a false recognition task in which participants had to discriminate targets (photographs previously learned) from lures (photographs sharing similarities with targets) or foils (photographs sharing very few similarities with targets). Results showed that young adults with high vagal tone were more able to discriminate true from false items (very similar lures) than young adults with low vagal tone. However vagal tone did not benefit older adults performance in memory discrimination. Those first results confirm the previously suggested key role of vagal modulation in memory discrimination, especially for false memories that are characterized by a high overlapping with the memory traces of the true memory. New possible perspectives on the implications of psychophysiological mechanisms in cognitive aging are also discussed.

Keywords : Memory discrimination, Vagal tone, Heart rate variability, Aging, Perceptual lure, False recognition

8.2 Introduction

Memory is a dynamic function that does not faithfully retrieve information, but rather flexibly reconstructs it (e.g., Schacter, 2012b ; Schacter et al., 2012). This reconstruction allows to achieve a diversity of behaviors accordingly with the constrains of the current situation (Schacter, 2012b), including imagining a future scenario (Schacter et al., 2017), solving a problem or being creative (Addis et al., 2016). Yet, flexibility has a cost that is memory errors. Those errors are most likely to occur for overlapping memory traces (i.e., very similar events). Similarity indeed generates ambiguity (more confusable) of the memory traces and then increases the likelihood of triggering confusion-related memory errors (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Surprenant & Neath, 2009a). Conversely, very distinct events (non-overlapping traces) do not induce ambiguity and thus rarely lead to memory errors (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Surprenant et al., 2006). Therefore, an efficient memory should be characterized not only by the number of items retrieved, but also by the accuracy (rightness) of the recall (see Koriat et al., 2000), especially for overlapping memory traces.

In order to comprehend how to improve memory accuracy, one must then understand how the memory system could reduce the overlap between memory traces. This reduction is underpinned by a neurophysiological mechanism called « pattern separation » (Leal & Yassa, 2018). Pattern separation is defined as the mechanism that computes dissimilar output patterns in response to similar input patterns and it is underpinned by the medial temporal lobe (Kent et al., 2016 ; Yassa & Stark, 2011). More precisely, the dentate gyrus of the hippocampus is involved in the reduction of the overlap, whereas CA3 subfields of the hippocampus itself store the resulting non-overlapping representations (Hainmueller & Bartos, 2020). The pattern separation only supports the discrimination of visual stimuli when they are very similar and thus highly overlapping (i.e., visual lures, for a review, see Leal & Yassa, 2018). From a behavioral standpoint, the perceptual lure discrimination ability requires an efficient pattern separation (Stark et al., 2019). Since there are bilateral connections between medial temporal lobe and the prefrontal lobe (Eichenbaum, 2017), lure discrimination ability is coherently associated with prefrontal functioning (e.g., Pidgeon & Morcom, 2016 ; Turney & Dennis, 2017). This association is reinforced by the prefrontal lobes' involvement in executive functioning (e.g., Gilbert & Burgess, 2016) which support lure discrimination ability (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Foster & Giovanello, 2020).

It is therefore relevant to investigate the factors susceptible to influence the executive functioning in the context of false recognition. It is established that the central nervous system is influenced by several peripheral factors. Among them, heart rate variability (HRV), reflecting the variations of the inter beat time interval (see Shaffer et al., 2014), may play an important role. HRV is associated with the activity of several brain areas involved in emotional processing (e.g., insula, amygdala) and executive functioning

(e.g., prefrontal cortex) in accordance with the neurovisceral model (Thayer et al., 2009). The bilateral communication between heart and brain is mainly mediated by the vagus nerve (Park et al., 2012 ; Porges, 2007). Previous studies have reported a mutual influence between vagal tone and prefrontal activity (Thayer et al., 2012) and by extension with executive functioning (Forte et al., 2019 ; Williams et al., 2019). Consistently, the vagus nerve seems to improve control over memory (Gillie et al., 2014) making vagal stimulation particularly relevant to improve memory performance (Clark et al., 1999 ; see also Whitehurst et al., 2016). Vagal tone thus appears to be indirectly (control over memory) and directly (memory performance) involved in memory processes.

Recently, it has been shown that vagal tone may be especially associated with the correct rejection of semantic lures (only with high overlap with to-be-remembered items) rather than the correct rejection of foils (low overlap with to-be-remembered items) or the correct recognition of the targets (Feeling et al., 2021). The neurovisceral integration model predicts that this association should be explained by the vagal influence on prefrontal activity promoting discrimination (Thayer et al., 2009). This discrimination ability should be particularly critical for reducing false recognition, including perceptual lures instead of semantic lures. This should be especially relevant since the pattern separation and frontal activity are strongly associated with perceptual lure discrimination. Given that false memories can reflect different aspects, and might be underpinned by different mechanisms (e.g., Calvillo & Parong, 2016 ; Patihis, 2016), it is relevant to investigate vagal influence on memory discrimination in other tasks and material to generalize this relation. Furthermore, and as noted by Feeling et al. (2021), the influence of vagal tone on memory would benefit from being explored in aging, because older adults exhibit prefrontal alteration (Raz et al., 1997) and thus poorer executive functioning (Belleville et al., 1996 ; Greenwood, 2000). Given that older adults perform particularity worse on correct rejection of perceptual lures (but not in other cases) than their younger counterparts (Davidson et al., 2018 ; Toner et al., 2013), visual material should be particularly suitable for exploring whether a high vagal tone contributes to better discriminate perceptual lure among older adults as well.

This exploratory study aims to test if (1) the positive relation between vagal tone and lure discrimination, rather than correct recognition, can be extended to visual material in young adults and (2) to explore the effect of aging on this relationship. The main hypothesis is that high vagal tone would be associated with greater perceptive lure discrimination (i.e., high overlap with to-be-remembered items). This association should not be observed for correct recognition or lower overlap lures since these items require lower discrimination process. Given that the association between vagal tone and discrimination has never been studied among older adults, it is expected that this relation should be weaker in older adults than younger ones due to the established age-related prefrontal/executive alterations.

8.3 Method

8.3.1 Participants

In total, 71 participants (30 older adults and 41 young adults) were enrolled in this study. In exchange of their participation, participants could win one of four gift certificates worth €50 each. Exclusion criteria were screened based on sociodemographic data (age, sex, etc.) and medical histories that may affect cognition and cardiovascular functioning, such as neurological (head trauma, epilepsy, etc.), physiological (hypo- or hyperthyroidism, type 2 diabetes) or neurodevelopmental (autism, dyslexia, etc.) conditions. In addition to medical history, lifestyle habits susceptible to affect the autonomic nervous system and cognitive functioning were screened as well, such as smoking, drinking alcohol or body mass index (BMI). Self-reported sleep quality and sleep quantity were also controlled. Thymic disorders were assessed by the Hospital and Anxiety Depression Scale (HADS, see Zigmond & Snaith, 1983) and global cognitive status by the Mini Mental State Examination (MMSE, see Folstein et al., 1975). Following the tests norms, a cut-off score ≥ 11 was used as a clinical score for the anxiety and depression subscales of the HADS, and a cut-off of < 27 for the MMSE. Based on those criteria, 8 participants were excluded : 5 young adults had a high score of depression or anxiety and 1 had a BMI > 35 ; 1 older adult had an elevated anxiety score, and 1 had a score < 27 on the MMSE. In addition, 14 more participants were excluded due to a technical issue with the physiological data acquisition (see protocol and exclusion details in Magnon et al., 2021). They loosen the medical grade wristband for comfort reasons witch resulted in non-analyzable due to flattened heart rate recordings. The final sample thus consisted of 49 participants, 28 young ($M_{age} = 19.57$, $SD_{age} = 1.64$, 4 males) and 21 older adults ($M_{age} = 65.52$, $SD_{age} = 4.87$, 5 males).

8.3.2 Material

8.3.2.1 HRV assessment

Heart rate variability was assessed by the EMPATICA E4 Wristband (Empatica E4, Italy) which is a medical-grade wearable device. In comparisons with electrocardiography (ECG) measurements, the reliability and accuracy of EMPATICA E4 for research on HR and HRV have been previously validated (Schuurmans et al., 2020). Heart rate was recorded during the whole session, the inter-beat intervals (IBI) were extracted from the 3 to 5 minutes baseline (as recommended, see Li et al., 2019) right before completing the memory discrimination task. IBI were then used to obtained HRV outcomes using the Kubios HRV software (v.3.3.1). To control the presence of artefacts or occasional ectopic beats a very low threshold filter was applied in Kubios when judged necessary. The main HRV outcome were the High Frequency band (HF, range from 0.15 to 0.4 Hz) as it reflects parasympathetic mediated changes in HRV, namely vagal tone (Laborde et al., 2017 ; Shaffer & Ginsberg,

2017). Specifically, the HF power, reflecting the percentage of HF among the total power minus the very low frequency (normal units), was used.

8.3.2.2 False recognition task

A total of 64 photographs of artefacts without background selected in the BOSS pictures bank (Brodeur et al., 2014) was divided into 4 lists of 16 photographs defining the Target, High overlap, Mild overlap and Low overlap conditions. The 16 Targets were selected to belong to a distinct and specific semantic category. Then photographs in the High overlap condition were chosen to represent the same object (see *Figure* 8.1), but from a different perspective with slight differences in terms of forms (e.g., two umbrellas, one a little bigger than the other). In the Mild overlap condition, photographs were objects sharing a similar form than the target (e.g., a mitten seen up close) and in the Low overlap, photographs represent objects very dissimilar from the other photographs. The photographs were converted into greyscale. An additional 6 colors photographs of animals were used in the practice trials. All the photographs had a size of 400 by 400 px with a 72 × 72 pp resolution. As our hypothesis focuses on memory discrimination, an A' index (Talwar & Gerstein, 1999) was computed based on the signal detection theory (see Macmillan & Creelman, 2005). It was computed from correct responses (Target recognition and correct rejection for Mild overlap and High overlap) and errors (misrecognition for Target and misrecognition for Mild and High overlap) : A' = 1 – [(False Alarm / Hit) + (Omission / Correct Rejection)] / 4. A low A' indicating a poor discrimination while a high A' reflecting accurate discrimination. The variables used to compute A' included Hit rate : defined as the proportion of presented photographs participants correctly identified as true with higher proportions reflecting better identification of true memories ; False Alarm rate : defined as the proportion of lure or new photographs incorrectly identified as presented photographs with lower proportions reflecting better rejection of false memories ; Omission : defined as the proportion of missed presented photographs with higher proportions reflecting low target rejection ; Correct Rejection : defined as the proportion of new photographs correctly rejected with higher proportions reflecting better lure rejection. This index was applied to Mild overlap and High overlap items. Since Low overlapping condition did not meet normality assumption, no A' was computed for this item type.

8.3.3 Procedure

This study was part of a larger project with multiple objectives including testing the effect of a breathing method on stress (Magnon et al., 2021). As such, several administered tests were not considered in this study. The research was approved by the French South-West and Overseas Regional Ethics Committee for Medical and Health Research Ethics (ID-RCB : 2020-A02193-36). This design was chosen in order to maximize the variability of HF to serve as baselines of the memory test. In this way, some of the participants who

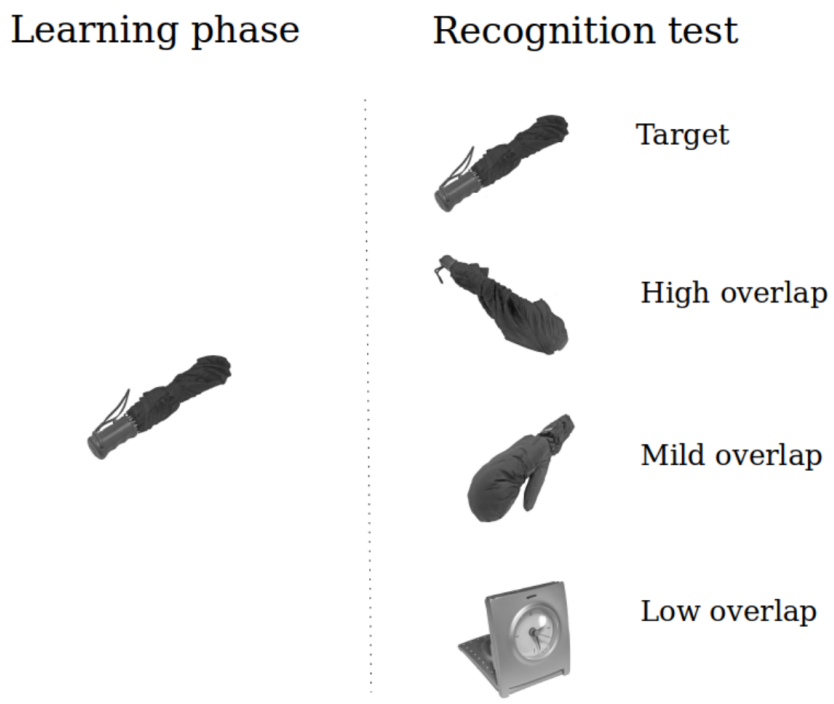


FIGURE 8.1 – Example of photographs used in each condition (Target vs. High overlap vs. Mild overlap vs. Low overlap) for a given to-be-remembered item.

completed the memory task after the deep and slow breathing should have higher HF than some participants who performed it before. Furthermore, a median split analysis should also reinforce the difference between the low and high HF group will allow to greatly diminish sample size requirements. This increased variability increases the odds of observing the effect tested. This would allow reducing the sample size as more variability should be observed in both HF and memory performance.

Each participant was tested individually in a session that lasted approximately 1 hour (see *Figure* 8.2). Firstly, the Empatica wristband was installed on the left wrist of the participant and the device was turned on. The participant then completed the health and sociodemographic interview and the MMSE (Folstein et al., 1975) followed by a computerized task (either an emotional categorization task or the false recognition task) lasting 10 minutes. Then, during a pre-test period, participants completed the Sate Anxiety Inventory (STAI, see Gauthier & Bouchard, 1993 ; Spielberger, 1972). Afterward, the participants underwent a 5-minutes breathing exercise and completed the STAI a second time. An interoception test (heartbeat detection task, see Garfinkel et al., 2015), the State Test Anxiety Scale (*Échelle d'Anxiété Évaluation État*, EAEE, see Beaudoin & Desrichard, 2009) and the second computerized task (counterbalanced with the first one described above) followed. In this pre/post design, participants underwent the false recognition task before (Group B) and after (Group A) the breathing exercise. Finally, the Emotion Regulation Question-

naire (ERQ, see Christophe et al., 2009 ; Ioannidis & Siegling, 2015), the French National Reading Test (fNART, see Mackinnon et al., 1999), the HADS (Zigmond & Snaith, 1983) and the White Bear Suppression Scale Inventory (WBSI, see Schmidt et al., 2009) were administered. The session ended by a debriefing on the experiment.

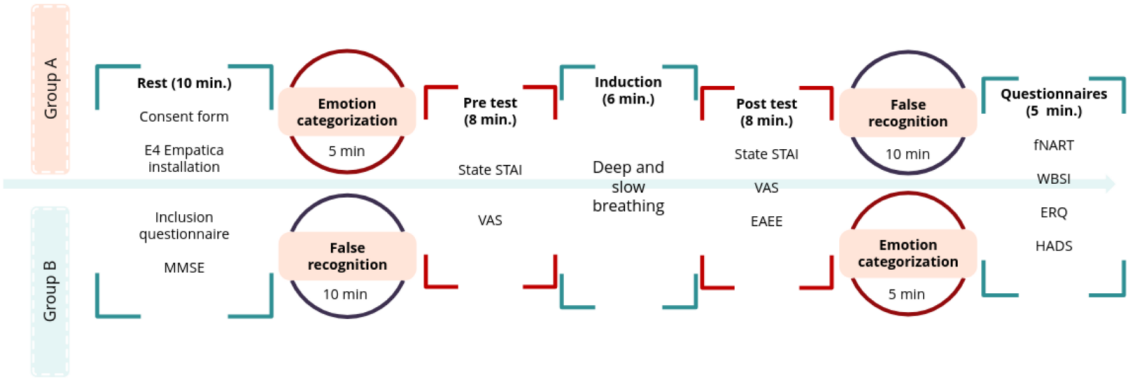


FIGURE 8.2 – Overview of the study design. Note. MMSE : Mini Mental State Examination ; VAS : visual analogic scales of stress, sleep and fatigue ; EAEE : échelle d'anxiété évaluation état ; fNART : French National Adult Reading Test ; WBSI : White Bear Suppression Inventory ; ERQ : Emotion Regulation Questionnaire ; HADS : Hospital Anxiety and Depression Scale.

Regarding the false recognition task more specifically, it started by a learning phase in which the participant had to memorize a list of 16 photographs (Target) presented individually. A trial was as follow : after a fixation cross displayed on the center of the screen for 500 ms, a photograph was presented for 4,000 ms. Then, a visual mask (high visual noise) was displayed for another 500 ms, before a new trial start. The order of presentation of the photographs was randomized across the participants. Between the learning phase and the recognition test, the participant completed a filler task (count backwards one at a time from 180 for 20 sec.). The recognition phase was an « old/new » paradigm. The participant had to decide whether a given photograph presented on the screen was to-be-remembered or not. Sixty-four photographs were then displayed, one by one, until the response of the participant or for 5,000 ms. Overall, ¼ of the stimuli corresponds to the photographs seen in the learning phase (Target), ¼ to High overlap, ¼ to Mild overlap and ¼ to Low overlap photographs. An inter-stimuli interval (ISI) of 300 ms separated the presentation of two successive stimuli. The presentation of the photographs was fully randomized across the participants. An overview of the procedure is presented in (see *Figure* 8.3).

8.3.4 Statistical analysis

All the statistical analyses were performed using R version 4.0.4 and RStudio version 1.2 (R Core Team, 2018). For all statistical analyses, the statistical significance threshold used was set at $p < .05$. For each Age Group, a median split on HF power was applied to create

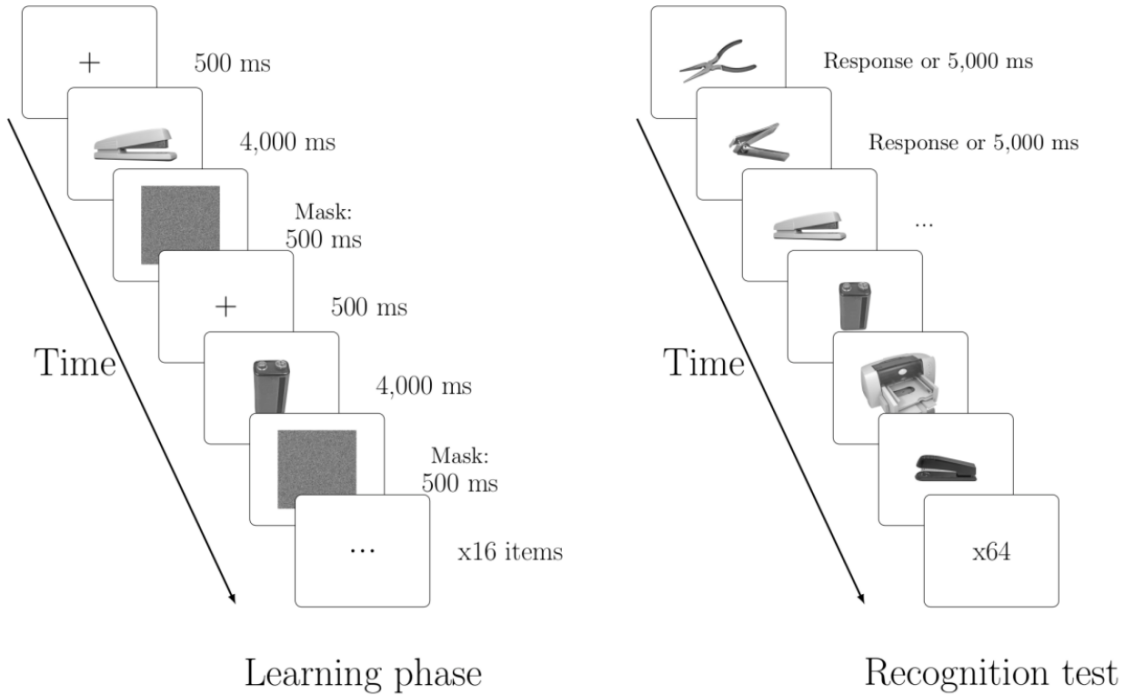


FIGURE 8.3 – Illustration of the false recognition task with the learning phase (16 photographs to-be-remembered) and the recognition test (old/new decision).

two groups (High *vs.* Low HF level). Correct response rate from the recognition task (Target, High overlap and Mild overlap) meets the sphericity and normality assumption exept the Low overlap scores (ceiling effect). To ensure that the breathing exercise was efficient on HF and to compare HF level among young and older adults, an ANOVA with a 2x (Time : False recognition task before *vs.* after breathing) and 2x (Age : Young *vs.* Older) between-subjects design was firstly conducted. The effect of age and HF on memory performance was then explored by running a mixed ANOVA using a 2x (Age : Young *vs.* Older participants) by 4x (Item Type : High overlap *vs.* Mild overlap *vs.* Low overlap *vs.* Target) by 2x (HF level : High *vs.* Low) conducted with Age and HF level as a between-subject variables and the Item Type as a within-subject variable. The interaction was decomposed by running separated ANOVA on each Item Type with Age and the HF level as between-subjects variables, except for the Low overlap condition (due to normality assumption violation). Afterward, the A' indexes were used as dependent variables (see above for details) for Mild overlap and High overlap items in two ANOVAs with a 2x (Age : Young *vs.* Older participants) by 2x (HF level : High *vs.* Low) between-subjects factors on Mild and High overlap scores. Tukey's posthoc tests were performed on all significant main and interaction effects.

8.3.5 Results

8.3.5.1 Effect of Age and Time on HF

The analysis showed a main effect of Time ($F(1, 45) = 13.76$, $p < .001$, $n^2g = .23$), no main effect of Age ($F(1, 45) = 1.77$, $p > .10$, $n^2g = .04$) and no interaction between Time and Age ($F(1, 45) = 1.13$, $p > .10$, $n^2g = .02$). As expected, the group which completed the false recognition task after the breathing exercise ($M = 46.62$, $SE = 5.58$) had a higher HF level than the group which completed it before ($M = 24.91$, $SE = 2.21$) for both young and older adults.

8.3.5.2 Memory performances according to Item Type, Age, and HF

The analysis (see *Figure* 8.4) revealed a main effect of the Item Type ($F(1, 62) = 40.87$, $p < .001$, $n^2g = .41$), whereas the main effect of Age tended toward significance ($F(1, 47) = 3.83$, $p = .06$, $n^2g = .02$). There was no main effect of HF level ($F(1, 47) = 0.57$, $p > .10$, $n^2g = .002$). The interaction between Item Type by Age ($F(1, 62) = 3.62$, $p = .06$, $n^2g = .06$) and the interaction between Age and HF ($F(1, 45) = 3.90$, $p = .06$, $n^2g = .02$) were marginally significant. However, the interaction between HF and Item Type was no significant ($F < 1$). Interestingly, there was a marginally significant effect of the two-way interaction between Item Type, Age, and HF ($F(1, 62) = 3.26$, $p = .06$, $n^2g = .05$).

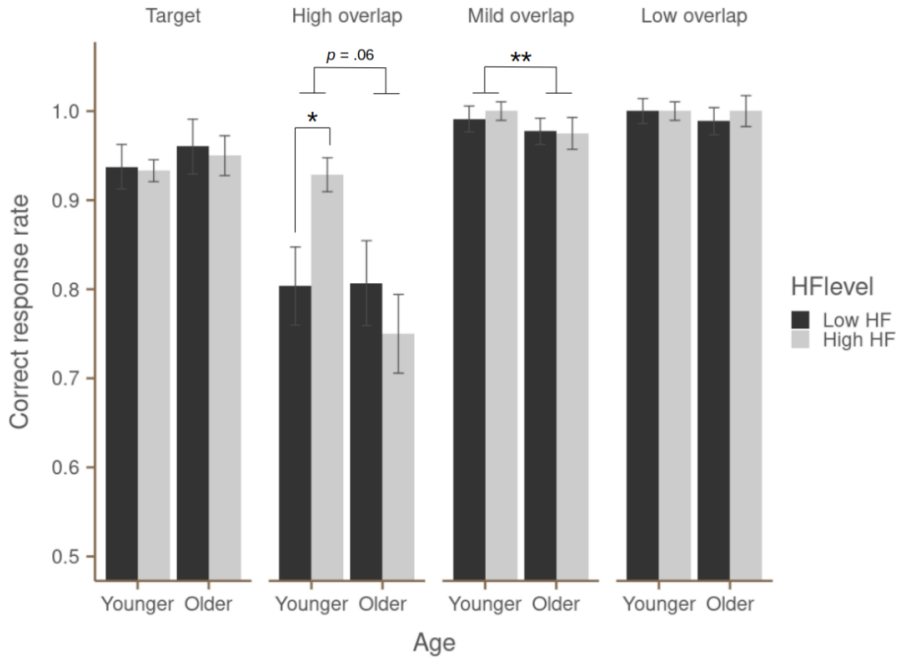


FIGURE 8.4 – Comparison of correct response rates for the different Item Type (Target vs. High overlap vs. Mild overlap vs. Low overlap) for each HF level (High vs. Low) and each Age Group (Younger vs. Older). Note. Gray bars represent standard errors. * p <.05. ; ** p <.01.

8.3.5.3 HF effect on memory performances according to Age

The analysis of the High overlap items revealed no main effect of HF level ($F(1, 45) = 0.58$, $p > .10$, $n^2g = .01$), a marginally main effect of Age ($F(1, 45) = 3.84$, $p = .06$, $n^2g = .08$) and a significant interaction between these factors ($F(1, 45) = 4.13$, $p < .05$, $n^2g = .08$). Posthoc analyses showed that younger participants with higher HF ($M = 0.93$, $SE = 0.04$) perform better than younger participants having lower HF ($M = 0.80$, $SE = 0.04$, $t(45) = 2.14$, $p = .04$, $d = .91$). However, there are no differences in correct response rate ($t(45) = 0.40$, $p > .10$, $d = .35$) in older participants having a high HF ($M = 0.80$, $SE = 0.05$) compared to low HF ($M = 0.75$, $SE = 0.05$).

The ANOVA on Mild overlap items revealed no main effect of HF level nor an interaction effect (all $F < 1$). However, a main effect of Age ($F(1, 45) = 7.80$, $p = .008$, $n^2g = .15$) showed that younger participants had a higher correct response rate for Mild overlap items ($M = 0.99$, $SE = 0.003$) than older ones ($M = 0.97$, $SE = 0.007$), independently of their HF level.

As expected, the analysis conducted on the Target revealed no significant effect of HF level, Age nor interaction between them (all F 1).

8.3.5.4 HF effect on discrimination (A') according to Age

HIGH OVERLAP

The analysis revealed no main effect of HF level ($F < 1$), nor main effect of Age ($F(1, 45) = 1.6$, $p > .10$, $n^2g = .08$) and a significant interaction ($F(1, 45) = 4.50$, $p = .04$, $n^2g = .08$). Posthoc analyses showed that, the difference between younger with low HF ($M = 0.93$, $SE = 0.01$) and younger with high HF ($M = 0.96$, $SE = 0.01$) was marginal, $t(45) = 1.82$, $p = .08$, $d = .66$. However, Older adults with higher HF ($M = 0.92$, $SE = 0.01$) did not perform better than older adults with low HF ($M = 0.94$, $SE = 0.01$, $t(45) = 1.23$, $p > .10$, $d = .44$).

MILD OVERLAP

The ANOVA performed on the Mild overlap items show no significant effect (all $F<1$).

8.4 Discussion

The purpose of this exploratory study was to assess whether a higher HF specifically predict better lure discrimination for high overlapping visual stimuli in both young and older adults. As expected, among young adults, higher HF allows better lure discrimination of very similar lures (High overlap). Moreover, the results confirm that High overlap is the

hardest condition since memory performance was significantly lower in the High overlap condition than in the other conditions.

At the best of our knowledge, there is only one study that has investigated the relation between vagal tone and false recognition, which was conducted only in young adults (Feeling et al., 2021). They used verbal materials with a semantic relationship between the target and the lures. Our results are consistent with their finding, analyses on A' discrimination index suggest that vagal tone promotes better discrimination of high overlapping lure, here extended to a perceptual material. Memory discrimination abilities require possessing of non-overlapping representations based on the pattern separation mechanism occurring in the MTL (e.g., Kent et al., 2016 ; Yassa & Stark, 2011). In other words, pattern separation allows creating non-overlapping representations from similar inputs by the conjunctive processing of multiple perceptual features between each other's (see Kent et al., 2016). Since conjunctive processing add the propriety that « the whole is greater than the sum of the parts », it enhanced output dissimilarity and thus drives memory discrimination for overlapping memory traces (Baker et al., 2002 ; Erez et al., 2016). When the perceptual lure is lowly overlapping with concurrent memory traces, the conjunctive processes are not required since the participants can only rely on basic features processed in posterior brain areas in order to discriminate it. However, those conjunctive processes are critical when it comes to high overlap lures because the individual features do not allow to resolve ambiguity between perceptual lure and memory traces (Graham et al., 2010 ; Kent et al., 2016). It is unlikely that the influence of HF on discrimination could be explained by pattern separation, since the relation between vagal tone and MTL was not previously reported. Conversely, vagal tone is known to influence executive functioning. Because lure discrimination also relies on control decision associated with prefrontal/executive functioning (e.g., Pidgeon & Morcom, 2016 ; Turney & Dennis, 2017), executive functions should have been critically involved when the overlap of memory traces was at its highest (see Forte et al., 2019 ; Williams et al., 2019 for the association between executive functioning and HF).

Our results go a step further by testing the role of HF in memory discrimination among older adults, which has never been reported before. Older adults showed similar recognition performance than young adults in almost all conditions as typically expected unlike for high overlap in which older adults exhibit a lower performance (see also Leal et al., 2017 ; Yeung et al., 2013). Since there are age-related structural impairment in the MTL including the perirhinal cortex (Fidalgo et al., 2016 ; Ryan et al., 2012) and the hippocampus (Fraser et al., 2015), older adults would have less efficient processing of pattern separation for resolving overlapping in behavioral memory discrimination task (e.g., Leal & Yassa, 2018). Unlike young adults, older adults with high HF did not perform better with high overlapping lures despite that there is no Age difference in HF level. While it was reported that vagal tone decreased with age (Hernández-Vicente et al., 2020), other

studies suggested that parasympathetic indexes of vagal tone follow a U-shaped curve with a reversal increase above 60 years old (Almeida-Santos et al., 2016 ; Geovanini et al., 2020) or with no change at all (Reardon & Malik, 1996). Consequently, the different pattern of results between the young and older adults on the association between HF and memory performance cannot be explained by HF only. Several explanations might enlighten this interaction between Age and HF effect on memory performance on High overlap items.

Given that HF promotes better memory discrimination on the account of prefrontal activity, one possible explanation would be that a high HF among older adults might not be enough to counterbalance the structural alteration occurring on prefrontal region in aging (Raz et al., 1997). Due to the less efficient processing of conjunctive representations (Kent et al., 2016), another explanation would be that the effect of higher HF on executive function is not sufficient to overcome the confusion between degraded conjunctive representations of the target and its associated high overlapping lure in older adults. Finally, it remains unclear whether vagal influence on prefrontal activity is maintained among older adults since this relation is understudied. Therefore, age-related changes in this influence might account for the lack of HF benefits on memory discrimination. Future studies should investigate whether the association between vagal tone and prefrontal activity changes with age. It is noteworthy that those possible explanations are not exclusive and might be complementary.

One might argue that the study design was too complex to clearly identify the relationship between HF and memory discrimination. However, conducting the memory task before or after the breathing exercise might instead be seen as a strength. This choice allowed to increase variability in HF with significantly higher level after the breathing exercise, in both younger and older adults. Moreover, it could be stress out that most of the participants and in a similar proportion of young and older adults having performed the task after the breathing exercise were assigned in the high HF condition after the median split [1]. Secondly, the assessment of vagal tone in this study differs from previous vagal measure by Feeling et al. (2021) who used the Root Mean Squared of Successive Differences (RMSSD) index. Nonetheless, this index might be less specific than HF as it not only account for parasympathetic activity (vagal tone), but also for sympathetic activity (Berntson et al., 2005). Furthermore, HF has been more specifically associated with memory performance than RMSSD (Whitehurst et al., 2016). HF was therefore the most relevant index for the present study. Finally, despite the reliability and accuracy of the medical grade wristband for research on HR and HRV as previously demonstrated (Schuurmans et al., 2020), the wristband remains relatively less accurate than ECG measurement.

1. The proportion of high level of HF (over the total number of participants in the group) was greater in the group which completed the memory task after the breathing exercise (65 %) than the group which completed it before (30 %), $z = 4.65$, $p = .03$. More precisely, there was a greater proportion of participants with a high HF level after breathing than before in both younger (before : 33 % *vs.* after : 63 %) and older adults (before : 27 % *vs.* after : 70 %).

Taken together, the results of this exploratory study confirm the link between vagal tone and memory discrimination of high overlapping memory traces in young adults (Feeling et al., 2021) and suggest that this relation can be extend to visual material. Our results also revealed that older adults seem to not benefit from higher HF, even if no HF difference was found between the two age groups. Vagal tone is supposed to act on prefrontal regions and thus on executive functions. Yet, these are multiple sub-components within the executive functions (Miyake et al., 2000). Among them, inhibition might represent the most specific functions involved in such memory tasks. Indeed, inhibition is firstly associated with better discrimination performances, especially when memory traces overlap (e.g., Foster & Giovanello, 2020). Secondly, HF seems to be associated with prefrontal activity (Thayer et al., 2012) and inhibitory process (Schevernels et al., 2016), including for memory task (Gillie et al., 2014). When an overlapping item is presented during the recognition test, inhibition might be crucial to not falsely recognize it as a to-be-remembered item. Thirdly, in relation to structural prefrontal lobe impairment (Belleville et al., 1996 ; Greenwood, 2000), inhibition is one of the main cognitive alterations occurring in aging (Dempster, 1992 ; Lustig et al., 2007). In order to have a better understanding of the underlying mechanism involved, future studies could examine the degree to which inhibitory process are central in the association between HF and memory discrimination. In the context of aging, it would be relevant to determine to what extent inhibition deficit may explain the lack of relationship between HF and memory discrimination or how prefrontal and MTL alterations may contribute to the age-related lack of association between vagal tone and memory discrimination.

Statement of Ethics : The research was approved by the French South-West and Overseas Regional Ethics 410 Committee for Medical and Health Research Ethics (ID-RCB : 2020-A02193-36).

Conflict of Interest Statement : Authors are required to disclose any possible conflicts of interest. All forms of support and financial involvement (e.g. employment, consultancies, honoraria, stock ownership and options, expert testimony, grants or patents received or pending, royalties) which took place in the previous three years should be listed, regardless of their potential relevance to the paper. Also the nonfinancial relationships (personal, political, or professional) that may potentially influence the writing of the manuscript should be declared. If there is no conflict of interest, please state : “The authors have no conflicts of interest to declare.”

Author Contributions : GTV and VM design the experiment. JM and VM analyzed the data, interpreted them and wrote the first version of the manuscript. GTV gave feedbacks on the data analyses, the interpretation of the data and help to improve the manuscript.

JM and VM wrote a new version of the manuscript that was read and validated by MI and FD providing their insight. All authors read and approved the final version.

Data Availability Statement : The data used in the present article are available at https://osf.io/yqhsx

Quatrième Partie : Discussion générale

Chapitre 9

Discussion des résultats expérimentaux

9.1 Rappel de la problématique générale

L'objectif général de cette thèse était de déterminer les mécanismes qui sous-tendent l'émergence des représentations spécifiques à travers une approche incarnée et située de la cognition, et plus spécialement le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014). Ce modèle propose que les représentations émergent de l'interaction entre la situation présente (cognition dite *située*) et les traces en mémoire définies comme principalement sensorimotrices (cognition *incarnée*), à travers un processus d'*appariement global*. L'émergence d'un souvenir par exemple, n'apparaît donc pas spontanément, mais est plutôt guidée par des indices (voir le *Cue-Driven Principle*, Surprenant & Neath, 2009a ; voir aussi Tulving, 1983). L'interaction entre la situation présente et les traces en mémoire engendre la formation d'une nouvelle trace mnésique correspondant au pattern d'activation cérébral. Aussi, les traces refléteraient les interactions produites entre le corps et l'environnement qui s'effectuent nécessairement par les sens (et la motricité). Les représentations demeureraient alors ancrées dans leurs composants constitutifs, de nature sensorielle (e.g., Vallet et al., 2010, 2013b) (et motrice, e.g., Dutriaux & Gyselinck, 2016). Plus précisément, les traces correspondraient aux traitements que l'individu réalise notamment sur les informations sensorielles (Chiaramonte & Rousset, 2011 ; Rousset, 2000 ; Whittlesea, 1987, 1989).

Les interactions entre la mémoire et la perception ne se réduisent pas à une implication des systèmes perceptifs sur le fonctionnement mnésique. Les traces sensorimotrices influencent également les traitements perceptifs (e.g., Rey et al., 2015 ; Riou et al., 2011). Cela suggère que les unités de traitement de la mémoire seraient communes à celles impliquées dans les traitements perceptifs. L'hypothèse d'un partage des unités de traitement

entre ces fonctions est également soutenue par le modèle Représentationnel Hiérarchique (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Kent et al., 2016) qui propose que le lobe temporal médian (LTM) serait non seulement impliqué dans la conjonction (i.e., l'intégration) des composants sensoriels dans des tâches mnésiques, mais aussi dans des tâches de nature perceptive. La mémoire et la perception peuvent alors être conçues comme fonctionnellement équivalentes. Dans ce cadre, la mémoire correspondrait à une simulation des composants sensoriels (et moteurs) des traces mnésiques (e.g., Barsalou, 2008), c'est-à-dire à une perception entre l'absence de percept.

Selon le modèle Act-In, la *dynamique de simulation* permet de différencier les phénomènes mnésiques (e.g., souvenirs spécifiques, connaissances générales). La dynamique de simulation est fonction de deux types de mécanismes : l'*intégration multicomposants* et les activations *intra-trace* et *inter-traces*. Les différents composants de la trace sont intégrés ensemble à travers un mécanisme d'*intégration multicomposants*. Les stimulations de la situation présente engendre une propagation de l'activation à d'autres événements similaires (activation dite inter-traces). L'activation inter-traces favoriserait une *simulation catégorielle*, c'est-à-dire une activation des caractéristiques communes des différentes traces. L'activation intra-trace active quant à elle, les composants reliés des traces à travers le mécanisme d'intégration, mais non nécessairement présents dans la situation. Le degré de spécificité d'une représentation serait alors dépendant de la spécificité des composants simulés. Plus la *simulation* est *spécifique* et restreinte à un faible nombre de traces (i.e., faible activation inter-traces), plus la représentation émergente serait spécifique. À l'inverse, plus les composants simulés sont communs à de nombreuses traces (i.e., forte activation inter-traces), plus la représentation émergente serait catégorielle.

Le système mnésique réaliserait *par défaut* une *activité de catégorisation*, c'est-à-dire que les stimulations produites par la situation présente engendreraient une diffusion de l'activation inter-traces. L'émergence d'une représentation spécifique nécessiterait alors de limiter l'activation des traces à celle(s) de l'événement donné (Brunel et al., 2010, 2013), et serait sous-tendue par la *simulation des composants spécifiques*. Autrement dit, l'émergence d'une représentation spécifique s'apparenterait à une *activité de discrimination* des traces mnésiques. Puisque la représentation émergente dépend de l'appariement global entre la situation présente et la situation de formation de la trace, la correspondance encodage-récupération est un facteur facilitateur important (e.g., Godden & Baddeley, 1975 ; Smith et al., 1978), mais cette simple correspondance n'apparaît bénéfique que si elle participe à la discrimination des traces en permettant d'activer spécifiquement la trace de l'événement à faire émerger (Badham et al., 2016 ; Nairne, 2006). À ce titre, la distinctivité – que nous avons défini comme *la réduction du chevauchement entre les traces*, serait un facteur crucial pour faire émerger des représentations spécifiques lorsque la tâche nécessite d'accéder à des détails spécifiques, en particulier pour les traces pour lesquelles le contexte est similaire à

plusieurs événements. En effet, si le système cognitif active par défaut les traces similaires à la situation présente, et que la formation d'une nouvelle trace reflète ces activations, alors la similarité du contexte devrait réduire la spécificité (voir Brunec et al., 2020 ; voir aussi Ezzyat & Davachi, 2021), ce qui en retour perturberait l'activité de discrimination. Lorsque le contexte varie fortement entre les événements, l'apport de la réduction du chevauchement des traces devrait alors être considérablement réduit, voire inefficient car l'intégration de caractéristiques contextuelles permettrait de réduire le chevauchement entre les traces des stimuli similaires, c'est-à-dire de rendre la trace plus distincte. Le bénéfice d'un plus faible chevauchement des traces (i.e., forte distinctivité) se manifesterait donc principalement lorsque la tâche nécessite 1) d'accéder à des détails spécifiques, et 2) que les traces correspondent à un contexte similaire.

Ce travail de thèse a porté sur la distinctivité comme facteur facilitant la discrimination des traces en se concentrant sur la dimension perceptive. Dans un *premier axe*, nous avons évalué les mécanismes de la distinctivité perceptive qui favorisent la simulation des composants spécifiques. Il s'agissait plus précisément d'évaluer la contribution relative de deux facteurs dans l'activité de discrimination : la distinctivité des composants sensoriels des traces et le nombre de composants sensoriels (i.e., la richesse) de la trace. Pour cela npis avons déterminer les conditions dans lesquelles le chevauchement des traces perturbe l'émergence des représentations spécifiques, selon le niveau de distinctivité des composants des traces, le nombre de modalités de stimulation (i.e., richesse de la trace) et l'efficience sensorielle extrinsèque. Dans un *deuxième axe*, nous avons étudié si la simulation des composants spécifiques favorisée par la distinctivité s'apparente à une réduction de la simulation catégorielle, et inversement. Autrement dit, il s'agissait d'étudier l'interaction entre la distinctivité et le type d'activité mnésique que la tâche nécessite. L'objectif sous-jacent était de déterminer les mécanismes de la distinctivité qui favorisent la simulation spécifique, c'est-à-dire déterminer si la spécificité est sous-tendue par une réduction de la simulation produite par défaut (i.e., la simulation catégorielle) au sein d'un système mnésique unique. Enfin, le *troisième axe* avait pour objectif d'utiliser le vieillissement comme modèle expérimental afin de tester certaines hypothèses fortes concernant les mécanismes qui sous-tendent la discrimination des traces à travers la relation entre les changements perceptifs et mnésiques associés à l'avancée en âge. Il s'agissait plus particulièrement de déterminer si le vieillissement mnésique (et par extension cognitif) peut être appréhendé comme un biais de l'activité de catégorisation au détriment de l'activité de discrimination en raison des changements sensoriels des adultes âgés. Nous avons tout d'abord décrit les mécanismes neurocognitifs qui sous-tendent les relations entre le fonctionnement sensori-perceptif et mnésique/cognitif au sein d'une perspective théorique. Ensuite, nous avons évalué dans quelle mesure l'activité de discrimination est incarnée dans des processus physiologiques, non pas restreints au cerveau, mais diffus dans le corps de façon plus large. L'objectif était de déterminer si le fonctionnement exécutif, dont inhibiteur, est associé à

l'activité vagale afin de favoriser l'activité de discrimination à partir d'une sélection des traces spécifiques.

9.2 Axe 1 : La richesse de la trace comme facteur facilitant la simulation spécifique

Le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014), propose que la distinctivité perceptive sous-tende l'émergence des représentations spécifiques à partir d'une simulation spécifique. Dans **l'Étude 1**, nous avons étudié les facteurs qui favorisent la *spécificité de la simulation* (Axe 1). Il s'agissait d'étudier comment le système diffuse l'activation au sein de la trace correspondant à un événement spécifique à travers une *activité de discrimination*. La capacité du système à simuler les composants spécifiques d'un événement devrait être facilitée lorsque 1) les traces du système cognitif sont distinctes les unes des autres sur un ou plusieurs composants, et 2) lorsque la trace est enrichie à travers une intégration de ces divers composants. Une forte distinctivité des composants réduit la confusion entre les traces, et augmente donc la spécificité de la simulation (Surprenant et al., 2006). Par ailleurs, l'intégration des composants de la trace apparaît comme majeur pour la discrimination des traces (Kent et al., 2016). En effet, non seulement un plus grand nombre de composants est associé à une probabilité réduite de chevauchement entre les traces du système (Ekstrom & Yonelinas, 2020), mais les principes de l'émergence selon lesquels le produit ne se résume pas à la somme des parties, suggèrent également que l'intégration pourrait être particulièrement efficace pour rendre la trace distincte car les composants intégrés au sein de la trace auraient des propriétés qui ne sont pas réductibles à la simple somme des composants (Baker et al., 2002 ; Labeye et al., 2008 ; Sripati & Olson, 2010). Par conséquent, bien que le degré de distinctivité des composants et le nombre de composants de la trace (i.e., richesse de la trace), devrait tous deux favoriser l'émergence des représentations spécifiques, le nombre de composants de la trace favoriserait davantage la spécificité de la représentation en comparaison du degré de distinctivité des composants (Brunel et al., 2010, 2013). Deux expériences ont été menées pour examiner l'interaction entre le degré de distinctivité des composants (faible *vs.* élevé) et le nombre de modalités distinctives (distinctivité unimodale *vs.* multimodale).

Étant donné qu'un plus faible chevauchement des traces semble favoriser l'émergence de représentation spécifique lorsque la tâche nécessite 1) d'accéder à des détails spécifiques, et 2) que les traces correspondent à un contexte similaire, nous avons évalué le poids relatif du degré de distinctivité des composants et de la richesse de la trace au sein d'une tâche de reconstruction sérielle visuo-spatiale adaptée du jeu de Simon (Humes & Floyd, 2005 ; Pisoni & Cleary, 2004). Cette tâche nécessite d'une part d'accéder à des détails spécifiques, en ce sens qu'il s'agit de reconstruire avec précision l'ordre dans lequel ils sont apparus au sein de la séquence. D'autre part, le caractère sériel de la reconstruction de la séquence

ne permet pas d'induire un changement de contexte, car le participant doit former une représentation unifiée de la séquence. Par ailleurs, cette tâche présente plusieurs avantages pour étudier l'effet des facteurs de la distinctivité perceptive. Tout d'abord, la répétition des items au sein d'une séquence permet de maximiser le chevauchement entre les stimuli multimodaux, car ils peuvent être présentés plusieurs fois au cours d'une séquence. Ensuite, cette tâche permet de manipuler efficacement le degré de distinctivité des composants (faible *vs.* élevé), mais aussi de faire varier le nombre de composants sensoriels des traces mnésiques (stimulation visuelle *vs.* stimulation auditive *vs.* stimulation audiovisuelle). Les participants étaient invités à étudier, puis à reproduire des séquences spatiales au sein d'une matrice de cases 2×2 dans laquelle chaque case était associée à un son et à une couleur. Lorsque le participant reproduisait correctement la séquence, une autre séquence de longueur N+1 est présentée, de sorte que la mesure correspondait à la plus grande séquence que le participant reproduisait (empan visuo-spatial). Dans l'*Expérience 1a*, les stimuli correspondaient à des stimulation basiques (des carrés de couleurs/ nuances de gris et sons tonaux).

Conformément à nos hypothèses, les résultats de l'*Expérience 1a* ont montré que l'empan moyen des participants était plus faible dans l'adaptation du Simon lorsque la distinctivité des composants était faible entre les stimuli pour des simulations unimodales visuelles, mais non pour des stimulations audiovisuelles. Les résultats de l'*Expérience 1b* ont montré que l'effet de distinctivité (empan moyen plus élevé pour la condition de forte distinctivité en comparaison de la condition de faible distinctivité) pour la condition visuelle était répliqué lorsque les participants effectuaient la tâche avec une consigne de suppression articulatoire. Les résultats de l'*Expérience 1b* confirment que l'effet de distinctivité visuelle ne peut pas être intégralement réduit à un recodage verbal des stimuli de la condition de forte distinctivité (qui ont un label distinct), mais non des stimuli de la condition de faible distinctivité (qui n'ont pas de label distinct). Ainsi, l'empan spatial était plus élevé dans l'adaptation de la tâche de Simon lorsque la distinctivité visuelle était élevée, mais uniquement dans la condition de distinctivité unimodale. En d'autres termes, alors qu'une forte distinctivité la condition de distinctivité visuelle conduisait à de meilleures performances d'empan spatial que la condition de faible distinctivité, cette différence n'était plus significative lorsque la distinctivité était multimodale. Le degré de distinctivité des composants pourrait ainsi être moins crucial pour la spécificité des traces mnésiques lorsque des traces multimodales sont impliquées, car une stimulation multimodale pourrait déjà suffisamment réduire le chevauchement entre les traces.

L'*Expérience 2* avait pour objectif de déterminer si la plus grande réduction du chevauchement par une stimulation multimodale s'explique par un plus grand nombre de modalités sensorielles, ou si cela se produit en raison d'un enrichissement de la trace (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Kent et al., 2016). Si les résultats de l'*Expérience 1a* s'expliquent

par le nombre de composants plutôt que par le caractère multimodal de la trace, alors l'utilisation de stimuli visuels plus complexes et riches devrait réduire le bénéfice de la distinctivité unimodale. Dans l'*Expérience 2*, des participants réalisaient la même tâche de mémoire de Simon, mais les stimulations visuelles de formes simples (carrés de couleurs) de la matrice était remplacées par des photographies plus riches. Étant donné que notre hypothèse prévoyait que des stimuli plus complexes devaient réduire l'effet de distinctivité, nous avons réduit encore davantage la distinctivité des stimuli visuels au moyen d'une dégradation visuelle extrinsèque (port de lunettes simulant une cataracte avancée) afin de favoriser l'observation d'un effet de distinctivité visuelle. La distinctivité multimodale était manipulée au moyen de trois conditions : une condition *unimodale sans son*, une condition *multimodale avec des sons tonaux*, et une condition *avec des sons sémantiquement congruents*. Cette dernière condition a été ajoutée pour dissocier l'effet de la dégradation visuelle qui pourrait réduire l'accès au sens des photographies d'une simulation multimodale. Les principaux résultats ont montré que la dégradation visuelle (faible distinctivité visuelle extrinsèque) réduisait l'empan spatial moyen lorsque le chevauchement des traces était le plus élevé, c'est-à-dire, dans la condition de faible distinctivité intrinsèque et lorsque la distinctivité était unimodale. Ces résultats sont compatibles avec l'hypothèse selon laquelle la distinctivité des traces semble davantage sous-tendue par la richesse des stimuli, c'est-à-dire le nombre de composants (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Kent et al., 2016) en comparaison du nombre de modalité de stimulation. Ils confirment par ailleurs de façon expérimentale que la dégradation sensorielle perturbe l'activité de discrimination lorsque le chevauchement des traces est le plus élevé (Surprenant et al., 2006). Aussi, la simulation des composants spécifiques semble davantage bénéficier de la réduction du chevauchement des traces au moyen d'une augmentation du nombre de composants de la trace en comparaison du degré de la distinctivité des composants. La dégradation sensorielle visuelle semble donc être particulièrement délétère lorsque les stimulations correspondent à des stimuli visuels peu riches et unimodaux. Toutefois, ces résultats ne permettent pas de déterminer si la distinctivité favorisant la simulation des composants spécifiques s'accompagne d'une réduction de la simulation des composants catégoriels.

9.3 Axe 2 : Une balance entre les composants catégoriels et spécifiques

L'**Étude 2** avait pour objectif de déterminer si la simulation des composants spécifiques favorisée par une forte distinctivité visuelle des traces nuit à la simulation des composants catégoriels, c'est-à-dire les composants des traces qui se chevauchent, et inversement (Axe 2). Autrement dit, il s'agissait d'étudier dans quelle mesure la *demande de la tâche interagit* avec la *distinctivité* pour faire émerger une représentation spécifique. Si la spécificité de la simulation est sous-tendue par un faible chevauchement des traces, c'est-à-dire une réduction de l'activité de catégorisation, alors il apparaît pertinent de dé-

terminer dans quelle mesure favoriser ou perturber la spécificité de la simulation influence non seulement l'activité de discrimination, mais aussi l'activité de catégorisation. Selon Act-In (Versace et al., 2009, 2014), la diffusion de l'activation intra-trace couplée à une faible diffusion d'activation inter-traces induirait une simulation spécifique, ce qui favoriserait l'activité de discrimination, mais perturberait l'activité de catégorisation. En effet, cette dernière activité serait au contraire sous-tendue par une diffusion de l'activation au sein des composants communs des traces (i.e., activation inter-traces). Dans Act-In, les représentations émergent au sein d'un système mnésique unique à traces multiples à partir de l'activation d'un nombre plus ou moins important de traces. Ainsi, les représentations peuvent être réparties sur un continuum de spécificité (Craik, 2002 ; Hintzman, 1986 ; Keresztes et al., 2018 ; Versace et al., 2009, 2014). Plus la diffusion d'activation inter-traces est élevée, plus la représentation émergente sera non-spécifique, car chaque détail individuel des événements aura disparu au profit d'éléments communs. Inversement, plus la diffusion d'activation intra-trace est élevé et l'activation inter-trace réduite, plus la représentation émergente sera spécifique, car cette activation va être restreinte à un faible nombre de traces, ce qui va permettre de simuler les détails de l'événement.

L'émergence d'une représentation peut donc être définie à partir d'un continuum de spécificité en fonction d'un nombre de traces simulées. Ce continuum pourrait être pensé comme une balance dont les deux plateaux seraient les deux types de simulation nécessaires à l'émergence des représentations situées aux extrêmes du continuum. Le premier type correspondrait à l'activation des caractéristiques des traces qui se chevauches (simulation catégorielle) et qui favorisent l'émergence des représentations les moins spécifiques (e.g., représentations sémantiques les plus générales). Le deuxième type correspondrait à la simulation des caractéristiques spécifiques d'une trace (activation intra-trace) qui sous-tend l'émergence des représentations les plus spécifiques (e.g., détails précis d'un épisode). Des traces distinctes augmentent la probabilité que le système repère des caractéristiques spécifiques pour discriminer les traces les unes des autres (Surprenant & Neath, 2009a), et cela augmente la spécificité de la représentation émergente. Ainsi, plus les traces sont distinctes, plus la balance de la simulation devrait être biaisée vers les caractéristiques spécifiques au détriment des caractéristiques des traces qui se chevauchent, et plus la représentation émergente sera spécifique, et vice-versa. En d'autres termes, la simulation de composants spécifiques (*simulation spécifique*) et la simulation de composants communs (*simulation catégorielle*) pourraient être en balance. À ce titre, la simulation des composants spécifiques d'une trace favorisée par une forte distinctivité, devrait d'une part être bénéfique à l'activité de discrimination (Surprenant & Neath, 2009a), et d'autre part, perturbatrice pour l'activité de catégorisation. À l'inverse, la simulation des composants communs favorisée par la similarité des composants entre les traces (i.e., faible distinctivité), devrait être bénéfique à l'activité de catégorisation (McClelland et al., 1995 ; Kumaran & McClelland, 2012), mais devrait être perturbatrice pour l'activité de discrimination. Par ailleurs, si la

mémoire et la perception sont fonctionnellement équivalentes, alors une moindre efficience perceptive devrait être associée à une moindre simulation des détails spécifiques, ce qui en retour pourrait renforcer la simulation catégorielle. Autrement dit, réduire le ratio signal/bruit de la simulation devrait réduire le bénéfice d'une forte distinctivité d'une part, mais aussi renforcer le bénéfice d'une faible distinctivité pour l'activité de catégorisation.

Le modèle Act-In permet de formuler l'hypothèse selon laquelle la simulation de composants spécifiques et la simulation de composants catégoriels pourraient non seulement être respectivement facilitatrice/perturbatrice pour l'activité de discrimination et l'activité de catégorisation, mais également pour deux tâches pour lesquelles le degré de discrimination est plus ou moins élevé. Deux tâches qui impliquent un degré différent de spécificité de la représentation émergente impliquent également une demande de discrimination différente. Par exemple, l'établissement d'une correspondance entre la simulation d'un stimulus réalisé à partir d'un indice partiel et de ce même stimulus lors de la phase de test (*MATCH*) relève d'une activité de discrimination plus faible que l'établissement d'une non-correspondance entre un indice partiel et un item non-correspondant (*MISMATCH*). En effet, dans une condition de MATCH, les indices fournis par la présentation du stimulus permettent d'activer spécifiquement la trace ciblée, tandis que dans la condition de MISMATCH, le recouvrement partiel entre l'indice et l'item non-correspondant nécessite de simuler davantage de détails spécifiques pour être en mesure de correctement rejeter l'item non-correspondant. Une forte distinctivité des traces devrait alors faciliter la simulation des caractéristiques spécifiques de l'item étudié et donc améliorer sa discrimination par rapport à l'item non-correspondant (i.e., établir un MISMATCH). À l'inverse, une faible distinctivité des items étudiés devrait faciliter l'établissement d'un MATCH en favorisant la simulation de caractéristiques qui se chevauchent. À ce titre, interférer avec la simulation devrait d'une part réduire le bénéfice de la forte distinctivité pour l'établissement d'un MISMATCH, et d'autre part, augmenter le bénéfice de la faible distinctivité dans l'établissement d'un MATCH.

Ces hypothèses ont été testées au moyen d'un paradigme original basé sur une tâche de reconnaissance associative entre un indice contextuel et un personnage créé à l'aide du jeu les SIMS4. Dans une phase d'apprentissage, les participants devaient mémoriser des vidéos dans lesquelles un personnage réalisait une action (e.g., « s'asseoir ») sur un objet donné (e.g., « une chaise »). Au début de chaque vidéo, une voix indiquait une action et un objet sur lesquels le personnage allait effectuer l'action. Une même action était réalisée par 4 personnages différents sur un objet spécifique. Les 4 personnages étaient soit visuellement très distincts les uns des autres (condition de *forte distinctictivité*), soit visuellement très similaires (condition de *faible distinctivité*). Dans une phase test subséquente, une voix rappelait une action sur un objet, puis un personnage était brièvenement affiché. Le personnage pouvait soit correspondre au personnage ayant effectué l'action sur l'objet en

question (essai *MATCH*), soit correspondre à un personnage ayant effectué la même action, mais sur un objet différents (essai *MISMATCH*). Les résultats de l'*Expérience 1* ont montré que dans la condition de forte distinctivité, les proportions de réponses correctes de reconnaissance d'association personnage-action/objet étaient plus élevées pour les essais MISMATCH que pour les essais MATCH. À l'inverse, ces mêmes proportions étaient plus élevées pour les essais MATCH que pour les essais MISMATCH pour la condition faible distinctivité.

Afin de déterminer si la condition de distinctivité induisait un type de simulation donné, c'est-à-dire, une simulation des caractéristiques spécifiques dans la condition de forte distinctivité, et des caractéristiques qui se chevauchent pour la condition de faible distinctivité, nous avons manipulé plus directement la simulation sensorimotrice dans une deuxième expérience à partir d'un paradigme de masquage visuel (Purkart et al., 2019 ; Vallet et al., 2010, 2013b). Dans l'*Expérience 2*, les participants effectuaient la même tâche, mais durant la phase de test, un masque visuel dynamique (*Dynamic Visual Noise*, DVN) était présenté avant et après l'apparition du personnage afin d'interférer avec la simulation visuelle (Purkart et al., 2019) du personnage. L'hypothèse était que si la simulation relève d'une balance entre les composants spécifiques et chevauchants, alors le DVN devait réduire la simulation des propriétés spécifiques et donc réduire l'avantage de la forte distinctivité pour les essais MISMATCH. Il devait par ailleurs, se traduire par une plus grande simulation des propriétés qui se chevauchent et donc augmenter le bénéfice de la condition de faible distinctivité pour les essais MATCH. Les résultats de l'*Expérience 2a* ont partiellement confirmé ces hypothèses. En effet, ils ont montré que le bénéfice de la forte distinctivité était réduit pour les essais MISMATCH - mais non pour les essais MATCH, sur la mesure des temps de réaction. En revanche, contrairement à nos hypothèses, le DVN n'augmentait pas le bénéfice de la faible distinctivité pour les essais MATCH. Les résultats de l'*Expérience 2b* ont toutefois montré que lorsque la distinctivité des personnages était rehaussée et que les caractéristiques des personnes n'étaient pas déjà fortement chevauchantes (comme dans l'expérience 2a), le DVN réduisait à la fois l'avantage de la forte distinctivité pour les essais MISMATCH, et augmentait aussi le bénéfice de la faible distinctivité pour les essais MATCH. Ainsi, interférer avec la simulation de détails spécifiques au moyen d'un DVN a non seulement réduit la simulation des composants spécifiques facilitée par la distinctivité de traces, mais aussi augmenté la simulation de composants catégoriels facilitée par le chevauchement des traces lorsque cette activation n'était pas déjà importante. Ces résultats suggèrent que la simulation spécifique et la simulation catégorielle sont en balance. Ainsi, une moindre simulation de détails sensoriels spécifiques semble être associée à une simulation davantage catégorielle.

Les *Étude 1* et *2* suggèrent que l'accès à des détails sensoriels spécifiques favorise l'activité de discrimination des traces et donc l'émergence des représentations spécifiques. À

ce titre, le déclin sensoriel observé dans le vieillissement devrait être associé à une réduction de la spécificité au cours de l'émergence des représentations.

9.4 Axe 3 : Le vieillissement cognitif, un biais vers la simulation catégorielle

Le *troisième axe* de recherche avait pour objectif d'examiner dans quelle mesure le vieillissement mnésique (et par extension cognitif) peut être caractérisé par une réduction de la distinctivité des traces du système cognitif en raison d'un déclin des fonctions sensori-perceptives. Pour cela, nous avons tout d'abord décrit les mécanismes neurocognitifs incarnées qui sous-tendent les changements cognitifs et sensoriels conjoints au cours du vieillissement, des organes périphériques jusqu'aux traitements de l'intégration des signaux multisensoriels (*pespective théorique*). L'approche incarnée prédit que le déclin sensoriel devrait avoir un impact direct sur le fonctionnement cognitif (Vallet, 2015). L'atteinte au niveau des organes sensoriels devrait principalement réduire le ratio signal/bruit des traces nouvellement formées, mais il n'existe pas de preuve directe permettant de supposer qu'une telle atteinte pourrait nuire à la simulation *per se*. Ainsi, les adultes âgés devraient présenter une moindre résolution de la simulation, principalement en raison d'une atteinte du système nerveux central. Le modèle Représentationnel Hiérarchique (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Kent et al., 2016) permet de décrire plus précisément l'implication de chacun des niveaux de traitements perceptifs. La moindre spécificité de l'activité neuronale des régions postérieures des adultes âgés (e.g., Bowman et al., 2019 ; Park et al., 2004 ; Voss et al., 2008) devrait diminuer la spécificité des représentations émergentes, et réduire le bénéfice de la distinctivité des traces portée par les caractéristiques saillantes. Les atteintes structurelles du LTM (Fraser et al., 2015 ; Fidalgo et al., 2016 ; Ryan et al., 2012), qui permet de réduire le chevauchement entre les traces (Kent et al., 2016), devraient quant à elles réduire la discrimination, principalement entre les traces dont le chevauchement est le plus élevé. Par ailleurs et puisque les représentations au cœur du fonctionnement cognitif restent ancrées dans les composants sensoriels, et que les processus cognitifs sont largement distribués et interagissent au sein de larges réseaux cérébraux pour produire un comportement, les changements perceptifs devraient avoir des conséquences plus larges que les processus mnésiques. Ainsi, les déficits dans les régions modales (e.g., moindre spécialisation dans le traitement visuel occipital) et hétéromodales (e.g., atteinte structurelle du LTM) devraient modifier le traitement effectué dans les régions connectées comme le cortex préfrontal (Davis et al., 2008). Le déficit de neuromodulation induit du bruit dans le traitement neuronal, y compris dans le cortex préfrontal, et conduit à un traitement moins spécifique et plus général (Li et al., 2001). La réduction de la spécificité ne serait donc pas limitée aux représentations, mais pourrait s'étendre aux traitements eux-mêmes. À ce titre, le vieillissement pourrait être caractérisé par un traitement moins spécifique et plus rigide. Autrement dit, les traitements des adultes âgés seraient davantage

contraints par les traitements passés. Cette rigidité se traduirait par une moindre efficience des fonctions exécutives (e.g., Daigneault et al., 1992 ; Ashendorf & McCaffrey, 2008). D'un point de vue cognitif, ce biais de simulation catégorielle nécessite d'inhiber l'activation de davantage de traces lorsqu'il s'agit de faire émerger une représentation spécifique. Autrement dit, la recherche par le système cognitif des composants distincts ou des composants suffisamment intégrés pour permette la simulation spécifique serait perturbée en raison d'un chevauchement accrue des traces. D'un point de vue neuronal, le caractère distribué et interactionniste des fonctions cognitives avancé par l'approche incarnée et située de la cognition (basé sur les principes du connexionnisme), suggère que la dégradation de la perception devrait produire des effets avec les régions et fonctions avec lesquelles la perception interagit, par exemple le cortex préfrontal.

Déterminer les facteurs qui sous-tendent l'émergence des représentations spécifiques des adultes âgés nécessite donc de considérer les changements qui se produisent dans le cortex préfrontal. Le cortex préfrontal sous-tendrait des processus inhibiteurs de haut-niveaux (e.g., Dempster, 1992) nécessaires à la discrimination des traces. Cette implication du cortex préfrontal dans la discrimination (e.g., Pidgeon & Morcom, 2016 ; Turney & Dennis, 2017) s'expliquerait par les connexions bilatérales entre le LTM qui sous-tend les processus d'intégrations favorisant la discrimination des traces (Kent et al., 2016) et le lobe préfrontal (Eichenbaum, 2017). Ainsi, les lobes préfrontaux sont impliqués dans le fonctionnement exécutif (e.g., Gilbert & Burgess, 2016), dont l'inhibition qui soutient la discrimination des leurres (Ekstrom & Yonelinas, 2020 ; Foster & Giovanello, 2020). Il est donc nécessaire d'étudier les facteurs susceptibles d'influencer le fonctionnement exécutif, en particulier l'inhibition dans l'activité de discrimination mnésique. En accord avec l'approche incarnée qui propose que le fonctionnement cognitif résulte des interactions entre les caractéristiques corporelles (et pas seulement le cerveau) et l'environnement (Wilson, 2002), les facteurs périphériques, dont la variabilité de la fréquence cardiaque (*Heart Rate Variability* HRV) influencent le fonctionnement du système nerveux central. Ainsi, le modèle de l'intégration neuro-viscérale (Thayer et al., 2009) avance que la HRV est associée au fonctionnement préfrontal (Thayer et al., 2012) et donc exécutif (Forte et al., 2019 ; Williams et al., 2019). De façon cohérente avec l'hypothèse selon laquelle la HRV est associée à une meilleure discrimination des traces, de récentes données ont mis en évidence que la HRV de jeunes adultes est associée au rejet correct des leurres sémantiques, mais seulement lorsque le chevauchement entre l'item test et l'item étudié est élevé. Autrement dit, cette relation ne semble pas se produire lorsque le chevauchement entre les traces est faible ou lorsque le participant doit simplement reconnaître des cibles (Feeling et al., 2021).

Il était particulièrement pertinent d'étudier la relation entre la HRV et la discrimination des traces dans le vieillissement, car les adultes plus âgés présentent une altération du préfrontal (Raz et al., 1997) et donc du fonctionnement exécutif (Belleville et al., 1996 ;

Greenwood, 2000). Étant donné que les adultes âgés présentent une difficulté pour rejeter correctement un leurre visuel en comparaison de leurs homologues plus jeunes (e.g, Davidson et al., 2018 ; Toner et al., 2013), le matériel visuel devait être particulièrement adapté pour étudier si une plus grande activité vagale est associée à une meilleure discrimination des leurres perceptifs chez les adultes âgés. L'*Étude 3* visait donc à tester si (1) la relation positive entre la HRV et la discrimination de leurres, plutôt que la reconnaissance correcte, peut être étendue au matériel visuel chez les jeunes adultes et, (2) à explorer l'effet du vieillissement sur cette relation. L'hypothèse principale était qu'une HRV plus élevée devrait être associée à une plus grande discrimination des leurres perceptifs, mais cette association ne devait pas être observée pour la reconnaissance correcte ou pour des leurres dont le chevauchement était plus faible. De plus, en raison des altérations préfrontales/exécutives liées à l'âge, cette relation devait être plus faible chez les adultes plus âgés que chez les adultes jeunes.

Cette hypothèse a été testée à l'aide d'un paradigme de reconnaissance d'images. La phase de test était constituée de plusieurs conditions. L'item affiché pouvait soit correspondre à un item étudié (condition *TARGET*), soit correspondre à un item nouveau et dont le chevauchement avec un item étudié était faible (condition *LOW OVERLAP*), intermédiaire (*MILD OVERLAP*), ou élevé (*HIGH OVERLAP*). L'expérience a été réalisée auprès d'adultes jeunes et âgés, et leur variabilité du rythme cardiaque été mesurée à l'aide d'une montre spécialisée. Les principaux résultats ont tout d'abord montré que les adultes âgés obtenaient un score de réponses correctes plus faible dans les conditions les plus chevauchantes, c'est-à-dire les conditions MILD et HIGH OVERLAP. Ensuite, les résultats ont montré que les participants jeunes ayant une plus forte variabilité du rythme cardiaque obtenaient de meilleures performances de réponses correctes, mais seulement dans la condition où le chevauchement était le plus élevé (HIGH OVERLAP). Aussi, cette relation n'était pas retrouvée chez les adultes âgés.

9.5 Synthèse des résultats expérimentaux

Pris ensemble, les résultats des *Études 1*, *2* et *3* suggèrent que la distinctivité visuelle est globalement impliquée dans l'émergence des représentations spécifiques. En effet, la distinctivité visuelle module l'émergence dans des tâches variées, ce qui soutient l'hypothèse selon laquelle elle favorise l'activité de discrimination.

Les résultats présentés mettent d'une part en évidence l'implication de plusieurs facteurs dans l'activité de discrimination. D'autre part, ils fournissent une meilleure compréhension des mécanismes qui sous-tendent cette activité mnésique. Une faible distinctivité des composants entre les différentes traces perturbe l'émergence des représentations spécifiques lorsque la tâche nécessite une activité de discrimination élevée, c'est-à-dire, une

reconstruction précise d'une séquence visuo-spatiale (*Étude 1*), un rejet de fausses associations (*Étude 2*) ou de leurres perceptifs (*Étude 3*). Ces résultats confirment ainsi que l'effet de la distinctivité des composants est d'autant plus marqué que les traces présentent un fort chevauchement. Par exemple, lorsque les stimulations sont unimodales et que les stimuli correspondent à des formes simples (*Étude 1 - Expérience 1a* et *1b*) ou que les formes sont plus complexes, mais que les stimuli présentent un chevauchement très élevé (*Étude 3*). L'enrichissement des stimuli à travers des formes plus complexes favorise la discrimination en réduisant le chevauchement entre les traces (*Étude 1 - Expérience 2*). À l'inverse, la dégradation de l'input sensorielle réduit la distinctivité de la trace et donc l'activité de discrimination, ce qui perturbe en retour l'émergence des représentations spécifiques lorsque le chevauchement est élevé (*Étude 1 - Expérience 2*). Étant donné que le vieillissement est associé à un déclin sensori-perceptif, les adultes âgés présentent une baisse importante de la discrimination des leurres perceptifs lorsque le chevauchement est élevé (*Étude 3*).

Les résultats suggèrent par ailleurs que la richesse de la trace est le facteur le plus important pour réduire le chevauchement entre les traces et donc l'activité de discrimination (*Étude 1 - Expérience 1* et *2*). Cet enrichissement de la trace serait obtenu au moyen d'un mécanisme d'intégration (e.g., Versace et al., 2009). En accord avec le modèle Représentationel Hiérarchique (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Kent et al., 2016), il est important de noter qu'il n'est pas nécessaire que cette intégration face intervenir diverses modalités sensorielles, en ce sens que lorsque les stimuli étaient visuellement enrichis, la distinctivité des composants n'avait d'effet qu'en combinaison d'une dégradation de l'entrée visuelle (*Étude 1 - Expérience 2*). L'activité de discrimination est alors facilitée par la conjonction de divers signaux sensoriels, y compris au sein d'une même modalité. Cette plus grande discrimination s'apparente à une moindre activation inter-traces, et donc une moindre simulation catégorielle. En effet, les résultats de l'*Étude 2* suggèrent qu'une forte distinctivité des traces favorise l'établissement d'un MISMATCH qui nécessite de discriminer plus finement les traces les unes des autres en comparaison de l'établissement d'un MATCH. Par ailleurs, les résultats de cette étude ont également indiqué qu'interférer avec le mécanisme de simulation au moyen d'un DVN réduisait non seulement le bénéfice de la forte distinctivité pour l'établissement d'un MISMATCH (*Étude 2 - Expérience 2a* et *2b*), mais accentuait aussi le bénéfice de la faible distinctivité pour l'établissement d'un MATCH (*Étude 2 - Expérience 2b*). La réduction de la simulation spécifique produite par le DVN se traduirait alors par une augmentation de la simulation catégorielle qui faciliterait l'établissement d'un MATCH. Ces résultats suggèrent donc qu'une baisse du ratio signal/bruit de la simulation se traduit par une simulation moins spécifique et davantage catégorielle. Ainsi, la simulation spécifique et la simulation catégorielle seraient en balance.

La discrimination des traces fait donc intervenir des processus neurophysiologiques relatifs aux processus perceptifs, mais elle est également associée à des processus neurophy-

siologiques plus largement répartis dans le corps. Une plus grande variabilité du rythme cardiaque, qui est notamment associée à une meilleure activité inhibitrice (Schevernels et al., 2016) était associée à moins de fausses reconnaissances de leurres perceptifs lorsque le chevauchement était le plus élevé chez les adultes jeunes, mais pas chez les adultes âgés (*Étude 3*). Plusieurs facteurs pourraient expliquer cet effet de l'âge sur la relation entre la HRV et les erreurs de mémoire. Tout d'abord, si la HRV est associée à une meilleure discrimination des traces à travers une relation avec l'activité préfrontale, il est possible que l'atteinte structurale des régions préfrontales des adultes plus âgés réduise cette relation (Raz et al., 1997). Une autre explication serait que l'atteinte structurelle des adultes âgés au sein des régions du LTM, notamment le cortex périrhinal (e.g., Ryan et al., 2012 ; Fidalgo et al., 2016) ne permet pas d'intégrer correctement les signaux les uns avec les autres (Kent et al., 2016). Autrement dit, les adultes âgés ne bénéficieraient pas de la relation entre la HRV et le cortex préfrontal pour compenser (possiblement inhiber) la simulation catégorielle, car le mécanisme d'intégration en amont serait dégradé. Enfin, si la relation entre la HRV et le cortex préfrontal est corroboré par de nombreuses données chez l'adulte jeune (Thayer et al., 2012), il n'est pas déterminé si cette relation se maintient au cours de l'avancée en âge. Cette relation pourrait alors être soumise à des effets de l'âge, ce qui pourrait expliquer l'absence de relation entre la HRV et la discrimination des leurres des adultes âgés dans les résultats rapportés dans ce travail. Il est toutefois important de noter que ces explications ne sont pas mutuellement exclusives.

Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que la distinctivité (multi)sensorielle favorise l'activation de discrimination. Le vieillissement mnésique et plus largement cognitif, doit alors être compris à la lumière des changements sensori-perceptifs. La distinctivité des composants et la richesse de la trace sous-tendent cette activité, mais le bénéfice de la distinctivité des composants semble se réduire lorsque le nombre de composants de la trace augmente. La richesse de la trace à travers l'intégration sous-tendrait davantage la simulation spécifique. Lors de la formation de nouvelles traces, la dégradation de l'entrée sensorielle s'apparenterait à une réduction de la distinctivité des composants. Appliquée au vieillissement, la dégradation de l'organe sensoriel réduirait le ratio signal/bruit des traces nouvellement formées, ce qui augmenterait leur chevauchement. Ce type de dégradation perturberait alors l'émergence de représentations spécifiques lorsque le chevauchement entre les traces est le plus élevé. Une plus faible distinctivité serait associée à l'activation de plus de traces du système cognitif (i.e., simulation catégorielle), en ce sens qu'elle favoriserait l'établissement d'un appariement entre des stimulations présentes lorsque de nombreuses traces en mémoire se chevauchent. Par conséquent, la distinctivité favoriserait la simulation spécifique, mais perturberait également la simulation catégorielle. Ainsi, ces deux types de simulation seraient en balance. La simulation serait plus particulièrement sous-tendue par le cerveau. Ainsi, à un haut niveau de traitement, le vieillissement sensoriel serait associé à une moindre résolution de la simulation, ce qui réduirait à la fois la simulation des

composants spécifiques, mais augmenterait également la simulation de composants catégoriels. Des facteurs physiologiques corporels plus larges interviendraient dans l'activité de discrimination et donc la simulation spécifique. Ainsi, une plus haute HRV était associée à une meilleure capacité de rejet de leurres. Cette relation pourrait relever d'un meilleur fonctionnement préfrontral, mais cela reste à confirmer. L'avancée en âge induirait des modifications dans la relation entre certains paramètres physiologiques telles que la variabilité du rythme cardiaque et l'activité de discrimination. Ainsi, le vieillissement cognitif doit non seulement être compris dans le cadre des nombreux changements sensoriels et cérébraux, mais il est également nécessaire de considérer les changements corporels plus globaux.

Une perspective intégrative du fonctionnement cognitif semble alors fructueuse à plusieurs niveaux. Tout d'abord à un niveau *mnésique uni-système*. En effet, la distinctivité favorise l'émergence de représentations spécifiques au sein de nombreuses activités discriminantes (reproduction de séquence visuo-spatiale/ *Étude 1*, reconnaissance associative/ *Étude 2* ou encore rejet de leurres perceptifs/ *Étude 3*), y compris pour des tâches censées faire intervenir des systèmes à court/ *Étude 1* et long-terme/ *Études 2 et 3* (Neath et al., 2014). De plus, la distinctivité permet de rendre compte de l'émergence des différents types de représentations au sein d'un continuum de spécificité en fonction du degré de discrimination de la tâche. Ainsi, les représentations les plus spécifiques émergeraient d'une forte discrimination des traces favorisée par une distinctivité élevée, tandis que les représentations les plus catégorielles émergeraient d'une forte catégorisation (i.e., faible discrimination) entre les traces favorisée par une faible distinctivité. Ensuite, une perspective intégrative apparaît fructueuse à un *niveau interdisciplinaire* afin d'unifier les processus cognitifs et neurophyiologiques relatifs à l'intégration. L'intégration des composants de la trace proposée par le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014) pourrait permettre d'unifier les mécanismes cognitif et neurophysiologique, en ce sens qu'elle rendrait compte des mécanismes de séparation des patterns qui permet de réduire le chevauchement entre les traces au sein du LTM (*Perspective théorique*). En accord avec le modèle Représentationnel Hiérarchique (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010), l'intégration se produirait de façon hiérarchique et permettrait de rendre la trace plus distincte en raison des principes de l'émergence (Baker et al., 2002 ; Labeye et al., 2008 ; Sripati & Olson, 2010). Enfin, une perspective intégrative permet d'unifier *différentes fonctions* en replaçant la cognition au sein d'un corps en interaction avec son environnement. Les processus mnésiques et perceptifs semblent largement interdépendants et seraient même fonctionnellement équivalents (*Perspective théorique*). Ainsi, une moindre efficience perceptive perturberait l'activité de discrimination (*Études 1 et 2*). Une analyse plus précise indique que le niveau de traitement perceptif est nécessaire à considérer afin de préciser l'impact du type de représentations, c'est-à-dire, catégorielles/spécifiques mais aussi nouvelles/anciennes (*Perspective théorique*). Non seulement la mémoire interagit avec la perception à de nombreux niveaux, mais ces fonctions sont largement distribuées au sein du cerveau, et plus largement du corps

(*Étude 3*). La cognition émerge alors de l'interaction de nombreuses fonctions distribuées en fonction des interactions entre le corps et l'environnement (*Perspective théorique*).

Chapitre 10

Limites et perspectives

10.1 Limites générales

Les travaux présentés au sein de cette thèse comprennent un certain nombre de limites. Dans cette partie, nous ne reviendrons pas sur celles qui sont spécifiques à chacune des expériences, puisqu'elles ont déjà été décrites lors de leurs discussions respectives. Au lieu de cela, nous appuierons davantage sur les limites globales de ce travail de thèse.

Une première limite globale est que la plupart des expériences ont été réalisées avec des échantillons relativement faibles pour observer des interactions simples ou doubles. Il est important de rappeler que la plupart des expériences ont été réalisées dans le contexte de la crise sanitaire du COVID-19. Dans cette thèse, les variables d'intérêts portaient sur des caractéristiques perceptives, elles nécessitent donc un certain contrôle des conditions de physiques (e.g., luminosité, taille de l'écran) lors des passations. Ainsi, des passations en lignes ont été exclues. Dans l'*Étude 1 - Expérience 2* et l'*Étude 2 - Expérience 2*, les analyses n'ont pas révélé d'interactions significatives, mais les analyses *post-hoc* étaient compatibles avec les hypothèses *a priori*. Ainsi, ces études offrent un premier soutien expérimental aux hypothèses avancées, mais d'autres études auprès d'échantillons plus larges sont nécessaires pour confirmer ces premiers résultats.

Une deuxième limite globale concerne la diversité des paradigmes utilisés entre les *Études 1*, *2* et *3*. Par exemple, tandis que dans l'*Étude 1*, la tâche nécessite un maintien temporaire en mémoire des séquences visuo-spatiales, le délai entre la phase d'étude et la phase de test dans l'*Étude 2* et l'*Étude 3* est bien plus long et ces études impliquent respectivement l'apprentissage de vidéos ou de photographies statiques. Selon la terminologie de l'approche multi-systèmes, l'adaptation de la tâche de Simon (*Étude 1*) est une tâche de mémoire de travail visuo-spatiale, tandis que la tâche impliquant les vidéos (*Étude 2*) est

une tâche de reconnaissance associative en mémoire à long-terme ciblant le système épisodique. Enfin la tâche de l'*Étude 3* correspond à une tâche de reconnaissance en mémoire à long-terme épisodique qui nécessite une discrimination des leurres perceptifs. D'une part, il est important de noter que dans Act-In (Versace et al., 2009, 2014), la mémoire est conçue comme un système unique. À ce titre, il n'y a pas de distinction entre la mémoire à court et long-terme. D'autre part, et puisque ce travail s'inscrit dans une approche fonctionnelle de la mémoire, la cohérence entre les expériences ne doit pas être recherchée entre les systèmes mnésiques, mais plutôt des mécanismes. Le choix de ces tâches a été réalisé à partir de leurs mécanismes communs, c'est-à-dire, les mécanismes d'activation et d'intégration qui sous-tendent la discrimination des traces qui se chevauchent. L'observation selon laquelle les résultats sont cohérents entre les différents paradigmes utilisés confirme que ces tâches ciblent au moins dans une certaine mesure les mécanismes d'intérêts pour le présent travail de thèse.

Une troisième limite globale porte sur l'absence de diversité des modalités sensorielles manipulées. En effet, à l'exception de l'*Étude 1* dans laquelle il s'agissait de déterminer l'effet de l'enrichissement de la trace au moyen de la multimodalité, la totalité des manipulations des facteurs sensoriels (i.e., distinctivité et dégradation) a porté sur la modalité visuelle. Ce choix a été réalisé pour plusieurs raisons. Tout d'abord, parce que la modalité visuelle est généralement considérée comme prédominante chez l'animal humain (Colavita, 1974). Ensuite, parce que les hypothèses formulées au cours de cette thèse reposent sur le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014) d'une part, et le modèle représentationnel hiérarchique (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Kent et al., 2016) d'autre part. Or, à ce jour, ce dernier modèle a uniquement décrit les processus de conjonction au sein de la voie ventrale en se concentrant sur les traitements visuels. Il apparaît donc plus difficile de déterminer de façon précise les mécanismes qui pourraient être impliqués dans la discrimination des composants sensoriels non-visuels. Il faut donc rester prudent quant à la généralisation à d'autres modalités des résultats rapportés au sein de cette thèse. De façon analogue, nous nous sommes concentrés sur le fonctionnement sensoriel, mais l'hypothèse d'une réduction du ratio signal/bruit de la simulation pourrait tout à fait être appliquée au vieillissement moteur (Vallet, 2015). De futurs travaux devront donc déterminer les mécanismes communs et spécifiques aux autres modalités sensorielles, mais aussi motrices, ainsi que l'effet de la dégradation conjointe de multiples modalités.

Enfin, bien que la démarche de cette thèse consistait à étudier l'effet des variables perceptives chez l'adulte jeune - au niveau de l'organe d'une part, et du cerveau d'autre part, afin de contrôler l'effet de ces variables indépendamment de facteurs de confusions associé au vieillissement, le faible nombre de manipulations expérimentales auprès des adultes âgés nécessite de rester prudent dans l'application des mécanismes décrits pour rendre compte du vieillissement. Il faut rester d'autant plus mesuré que les mécanismes

précis qui sont impliqués dans certaines des tâches nécessiteraient d'être précisés. Nous aborderons davantage ces limites dans la section suivante dédiée aux perspectives et aux expériences complémentaires envisagées.

10.2 Perspectives et expériences complémentaires envisagées

Une première perspective concerne *le niveau de traitement sensoriel de la simulation*. Le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014) et le modèle Représentationnel Hiérarchique (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Kent et al., 2016) d'une part, et les résultats des expériences réalisées auprès des jeunes adultes et portants sur les mécanismes qui sous-tendent l'activité de discrimination d'autre part, permettent de développer un certain nombre d'hypothèses pour rendre compte du vieillissement mnésique. Dans le **Chapitre 7**, nous avons proposé que la dégradation de l'organe sensoriel réduit le ratio signal/bruit des traces, dont la perturbation devrait être principalement limitée à la formation de nouvelles connaissances. Cette hypothèse a été formulée pour des raisons empiriques, mais aussi pour des raisons théoriques. D'un point de vue empirique, les données disponibles ont mis en évidence un effet modeste de la dégradation expérimentale de l'entrée sensorielle chez l'adulte jeune sur le fonctionnement cognitif (Lindenberger et al., 2001). Cet effet semble principalement induire un ralentissement de la recherche visuelle (Gilmore et al., 2006), une augmentation de l'interférence (Ben-David & Schneider, 2009 ; Peng et al., 2017) et une moindre efficience du rappel associatif (Naveh-Benjamin & Kilb, 2014). Il n'est toutefois pas évident de déterminer si cette moindre performance dans le rappel associatif reflète un effet de la dégradation sensorielle sur le mécanisme de binding (Naveh-Benjamin & Kilb, 2014), ou d'une moindre spécificité de la trace dégradée dont l'effet perturbateur porte principalement sur le rappel d'informations hautements spécifiques (i.e., précises) (Greene & Naveh-Benjamin, 2020 ; Korkki et al., 2020). Sur le plan théorique, comme nous l'avons présenté dans le **Chapitre 3**, il n'existe pas de preuve directe que la simulation se produit jusqu'au niveau de l'organe sensoriel. Puisque l'approche incarnée propose que la simulation sensorimotrice soit le mécanisme central de l'émergence des représentations (e.g., Barsalou, 2008), les changements qui perturbent cette simulation seulement de façon indirecte devraient avoir un impact limité. Plus précisément, la dégradation de l'organe sensoriel pourrait réduire la qualité du signal, ce qui en retour réduirait la spécificité des traces nouvellement formées. Cette moindre spécificité pourrait alors augmenter le chevauchement entre les traces similaires et donc favoriser l'apparition d'interférences lors de l'émergence des représentations spécifiques. Ainsi, les effets de la dégradation du signal d'entrée pourraient surtout se manifester pour les tâches qui nécessitent de faire émerger des représentations spécifiques très détaillées (Naveh-Benjamin & Kilb, 2014) et lorsque le chevauchement entre les traces est particulièrement élevé (Surprenant et al., 2006). Les résultats de l'*Étude 1* sont compatibles avec cette hypothèse. En effet, la dégradation sen-

sorielle expérimentale chez des adultes jeunes réduisait les performances d'empan dans la condition où le chevauchement entre les stimuli était le plus élevé. Il n'est toutefois pas possible d'exclure que les organes sensoriels soient impliqués dans le mécanisme de simulation. En effet, des preuves très indirectes d'une simulation de l'état pupillaire ont été fournies par Zokaei et al. (2019). Dans leur étude, ils ont rapporté que le rappel correct de l'orientation d'une grille (lumineuse *vs.* sombre) était associé à une dilatation de la pupille, durant l'intervalle de rétention de la grille, équivalente à celle observée pour traiter l'orientation de la grille à mémoriser. Ces données étant de nature corrélationnelle, ils ne permettent pas de déterminer les mécanismes à l'origine de ces effets. Il serait donc particulièrement intéressant de répliquer ce protocole à travers une manipulation expérimentale de la dilatation de la pupille afin de déterminer si la ré-instanciation de l'état pupillaire favorise ou interfère avec la simulation en mémoire. De telles expériences pourraient permettre de déterminer les niveaux de traitements sur lesquels la simulation se produit. Cette question est fondamentale pour la compréhension des mécanismes qui sous-tendent l'équivalence fonctionnelle en mémoire et perception d'une part, et l'impact que de tels changements peuvent avoir dans le vieillissement d'autre part.

Une deuxième perspective porte sur *l'hypothèse d'une balance entre la simulation spécifique et catégorielle*. Nous avons proposé qu'à un niveau cérébral, les changements sensoriels liés à l'âge devraient avoir des conséquences plus larges qu'au niveau de l'organe externe. Ces changements cérébraux incluent une moindre spécialisation de l'activation des régions postérieures (i.e., dédifférenciation) (Park et al., 2004 ; Bowman et al., 2019), et une atteinte structurelle des régions du LTM - y compris le cortex périrhinal (Ryan et al., 2012 ; Fidalgo et al., 2016) et l'hippocampe (voir, Fraser et al., 2015 pour une méta-analyse) qui sont impliquées dans la conjonction (i.e., intégration) des caractéristiques sensorielles (Kent et al., 2016). L'approche incarnée prédit que ces changements devraient réduire la résolution de la simulation lors de l'émergence des représentations. Cette moindre résolution de la simulation pourrait tout autant perturber l'émergence des représentations nouvellement acquises que celles plus anciennes. Dans l'*Étude 2*, la présentation d'un DVN perturbant la simulation (Purkart et al., 2019) a non seulement favorisé l'établissement d'un MATCH dans la condition de faible distinctivité (i.e., fort chevauchement entre les personnages), mais aussi perturbé l'établissement d'un MISMATCH dans la condition de forte distinctivité. Selon le modèle Act-In, l'établissement d'un MATCH entre le personnage simulé et le personnage présenté lors de l'écoute de l'action peut être considéré comme une condition moins discriminante que l'établissement d'une non-correspondance. La stimulation de la situation présente (l'exposition du personnage correct) active spécifiquement la trace en question pour les essais MATCH. Ainsi, une moindre résolution de la simulation pourrait favoriser la simulation des composants catégoriels, ce qui en retour perturberait la simulation des composants spécifiques. Ces résultats suggèrent une forme de balance entre ces formes de simulation. Toutefois, une démonstration plus convaincante consisterait à obser-

ver un effet facilitateur d'un masque visuel sur une tâche réellement catégorielle (plutôt que sur une tâche peu discriminante - tel que l'établissement d'un MATCH au sein d'un tâche de reconnaissance associative). L'hypothèse selon laquelle une plus faible résolution de la simulation favorise la catégorisation pourrait être plus précisément évaluée au moyen d'un paradigme de masquage couplet associé à un paradigme d'amorçage inter-modal tel que celui utilisé par Vallet et al. (2010). Dans une première phase, les participants doivent catégoriser des sons selon qu'ils correspondent à un animal (e.g., aboiement) ou à un objet (e.g., klaxon). La moitié des sons est présentée sous une condition de perturbation de la simulation (i.e., avec un masque), tandis que pour l'autre moitié, la simulation visuelle des sons n'est pas perturbée. Si une moindre résolution de la simulation ne réduit pas seulement la simulation des composants spécifiques, mais favorise également la simulation des composants catégorielles, alors dans une seconde phase de catégorisation d'image, on devrait non seulement observer un effet réduit de l'effet d'amorçage sur les cibles (i.e., image d'un chien à partir du son d'aboiement), mais aussi un effet facilitateur du masque sur le traitement des associés sémantiques (e.g., un puma à partir du son de miaulement).

Une troisième perspective concerne *les niveaux de traitements avec lesquels le DVN interfère*. En effet, il reste à déterminer spécifiquement les traitements perceptifs qui sont impliqués dans l'effet du DVN au sein de l'*Étude 2*. Le modèle Représentationel Hiérarchique (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Kent et al., 2016) permet d'envisager que le DVN a réduit la simulation visuelle au sein des régions visuelles postérieures. En effet, selon ce modèle, des conjonctions de plus en plus complexes seraient réalisées le long de la voie ventrale - des régions postérieures vers les régions antérieures. Aussi, les régions antérieures seraient plus particulièrement impliquées dans la discrimination des traces pour lesquelles le chevauchement est le plus élevée. Si le DVN avait perturbé le traitement de ces régions, alors il aurait dû plus spécifiquement perturber l'établissement d'un MISMATCH dans la condition de *faible distinctivité*. Au lieu de cela, le DVN a réduit le bénéfice de la *forte distinctivité* pour l'établissement d'un MISMATCH. Cela suggère que la moindre spécialisation de l'activité cérébrale des adultes âgés au sein des régions postérieures pourrait réduire le bénéfice des informations visuellement distinctes. Toutefois, à notre connaissance, aucune étude n'a déterminé les régions cérébrales ciblées par le DVN. Étudier comment le DVN interfère avec les processus perceptifs permettrait non seulement de préciser les mécanismes qui sont à l'origine de nos effets, mais déterminer les mécanismes neuronaux associés à la présentation du DVN est également important car ce masque a été utilisé dans de nombreuses études portant sur les processus mnésiques (Parker et al., 2017 ; Purkart et al., 2019 ; Chubala et al., 2020).

Une quatrième perspective porte sur *les preuves expérimentales des mécanismes de conjonction au sein du LTM*. Les atteintes structurelles du LTM observées au cours du vieillissement (Ryan et al., 2012 ; Fraser et al., 2015 ; Fidalgo et al., 2016) réduiraient la

discrimination des traces pour lesquelles le chevauchement est le plus élevé (Kent et al., 2016). À ce titre, de nombreuses études ont par exemple rapporté que des lésions du cortex périrhinal induisaient des fausses reconnaissances en raison des interférences qui se produisent entre les traces similaires (Burke et al., 2010 ; McTighe et al., 2010). Il est toutefois important de noter que ces études *expérimentales* ont porté sur des lésions réalisées sur l'animal non-humain. Des études ont mis en évidence un lien entre les atteintes spécifiques (e.g., hippocampes) et la discrimination perceptive chez l'humain, mais elles n'ont pas été de nature *provoquée* (voir e.g., Kirwan et al., 2012). Ainsi, il serait intéressant de manipuler expérimentalement l'efficience des traitements réalisés au sein de ces régions afin de confirmer leur implication dans la discrimination des traces mnésiques. Cette manipulation expérimentale pourrait être réalisée au moyen d'une stimulation magnétique transcrânienne qui permet d'engendrer une « lésion artificielle » et temporaire de la région visée par le champ magnétique (Hallett, 2000).

Enfin, une cinquième perspective porte sur *la stimulation cognitive dans le vieillissement*. L'hypothèse selon laquelle le vieillissement sensoriel induit un changement dans la dynamique d'activation des traces, c'est-à-dire un biais vers l'activation inter-traces, conduit à repenser le vieillissement cognitif, et permet d'envisager de nouvelles pistes d'interventions cognitives. Dans une approche fonctionnelle et incarnée de la cognition, le vieillissement n'est pas à considérer au travers de systèmes sensorimoteurs et mnésiques (et sous-systèmes mnésiques) indépendants (e.g., Versace et al., 2009), mais à partir des mécanismes qui sous-tendent les traitements cognitifs. Ainsi, cette approche permet d'envisager les programmes de stimulation sous l'angle des mécanismes en jeu dans l'émergence des connaissances plutôt que de chercher à cibler des fonctions cognitives ou systèmes mnésiques préservés dans une optique palliative. Si le vieillissement se caractérise par une moindre discrimination, alors il apparaît pertinent d'entraîner les adultes âgés à traiter l'information de façon plus spécifique. Ces programmes de stimulation pourraient par exemple prendre la forme de tâches dans lesquelles l'information perceptive serait de plus en plus similaire afin d'entraîner le système à repérer les différences et donc à générer (faire émerger) des traces plus distinctes les unes des autres. Cette manipulation du chevauchement sensoriel des stimuli pourrait être réalisée au travers de tâches de différentes natures, par exemple, perceptive (e.g., repérer les différences entre deux images), mais aussi de nature mnésique (e.g., rappeler des images de plus en plus similaires). Une autre piste porte sur l'induction de spécificité épisodique (ISE), une brève induction qui semble favoriser le rappel de détails spécifiques (Madore et al., 2014, 2019) - y compris chez l'adulte âgé (Madore et al., 2014). Les mécanismes précis à l'origine des effets de l'ISE restent à déterminer, mais l'observation selon laquelle le DVN interfère avec les bénéfice de cette induction suggère qu'elle cible le mécanisme de simulation sensorimotrice (voir Purkart et al., 2019). De récentes données récoltées au sein de notre équipe suggèrent que l'ISE pourrait plus particulièrement promouvoir la simulation des composants spécifiques. En effet, dans la même tâche

de mémoire reconnaissance associative des personnages des SIMS que celle utilisée dans l'*Étude 2 - Expérience 1*, les participants ayant réaliser une ISE entre la phase d'étude et la phase de test ont montré une diminution des fausses alarmes pour les essais MISMATCH lorsque le système cognitif est le plus en difficulté pour discriminer les traces (i.e., condition de faible distinctivité) en comparaison de ceux ayant bénéficié d'une induction contrôle (Mille et al., 2021). Bien qu'il reste à déterminer la durée de cet effet d'une part, et que ces résultats nécessite d'être répliqués chez des adultes âgés d'autre part, ces premiers résultats fournissent une piste encourageante pour favoriser la simulation spécifique dans le vieillissement. Il pourrait par ailleurs être intéressant de coupler ce type de stimulation avec une intervention portant sur les paramètres physiologiques des adultes âgés. En effet, si de meilleurs paramètres physiologiques, telle qu'une plus grande HRV, favorise la discrimination des traces au moyen d'une inhibition des caractéristiques qui se chevauchent, alors ce type de programmes pourraient par exemple être couplés à des exercices de respirations qui améliorent ces paramètres (Van Diest et al., 2014) - y compris chez l'adulte âgé (Magnon et al., 2021). Le projet Vieillissement, Maladie Chronique et stimulation Cognitive (ViMaCC) a été mis en place au sein de notre équipe en collaboration avec la start'up E-ajeo afin de développer et d'évaluer un programme ciblant la discrimination des traces au moyen d'une stimulation cognitive d'une part, et du renforcement des paramètres physiologiques à partir d'un programme d'activité physique et de respiration d'autre part.

L'approche incarnée et située de la cognition offre non seulement des perspectives théoriques, mais aussi des perspectives cliniques novatrices. Dans le chapitre suivant nous discuterons de la place de cette approche au sein des sciences cognitives en justifiant notre proposition de la définir en tant que programme de recherche (Woloszyn & Hohol, 2017), mais aussi plus largement des apports et questions théoriques soulevés par cette thèse.

Chapitre 11

Cognition incarnée et modèle Act-In

11.1 L'approche incarnée et située comme programme de recherche

La recherche menée au cours de cette thèse s'inscrit dans le cadre théorique de l'approche incarnée et située de la cognition, et plus particulièrement dans le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014). Cette approche remet principalement en question deux fondamentaux de l'approche computo-symbolique : 1) la modularité de la cognition et 2) la nature stable et strictement symbolique des représentations. Il a été proposé que la cognition incarnée et située pourrait fournir un cadre théorique unificateur des sciences cognitives (e.g., Glenberg et al., 2013). En effet, dans cette approche, les processus cognitifs sont appréhendés selon de nombreux facteurs (corporels, introspectifs et environnementaux) en interaction avec les contraintes de la situation présente (e.g., Barsalou, 2008). Dans ce cadre, les représentations sont à comprendre dans un sens *« faible »*, c'est-à-dire, comme une possibilité de recréation (simulation) d'un état neuronal reflétant un événement (ou une somme d'événements) vécu par l'individu. Cette approche envisage alors la cognition comme fondamentalement dynamique et apparaît ainsi particulièrement adaptée pour rendre compte de la variabilité inter-individuelles (les expériences entre les individus sont différentes), mais aussi intra-individuelle (un même individu n'est jamais placé dans une situation isomorphe à une situation passée, e.g., Versace et al., 2002). À ce titre, cette approche était toute désignée pour fournir le cadre théorique du présent travail de thèse qui visait une perspective intégrative de divers champs de la littérature de la cognition. En revanche, cette considération de nombreux facteurs au sein de l'approche incarnée et située fait l'objet de nombreuses critiques, dont notamment son caractère vague (Goldinger

et al., 2016) et donc peu falsifiable (e.g., Livins & Doumas, 2012). Nous proposons que ces critiques relèvent d'une mauvaise caractérisation de l'approche incarnée et située, et plus largement de ce qu'est une approche en (neuro)sciences cognitives.

Puisque la psychologie cognitive, et par extension, les sciences cognitives ont pour objectif de construire une connaissance scientifique portant sur les comportements et les processus mentaux, ces sciences doivent formuler des hypothèses théoriques réfutables par les observations empiriques (e.g., Popper, 1962). Ce caractère peu réfutable de la cognition incarnée et située suggérerait alors qu'il faudrait rejeter les propositions de cette approche. Dans le **Chapitre 3**, nous avons avancé que ce raisonnement nous parait peu adéquat. En effet, la cognition incarnée et située (tout comme l'approche computo-symbolique) n'est ni un modèle, ni une théorie, ni une hypothèse. Elle correspond davantage à une approche/une perspective (ou un paradigme selon la terminologie de Khun, 1983). Comme nous allons le développer, définir la cognition incarnée et située comme un *modèle* ou une *approche* ne relève pas d'un purisme terminologique, cet acte de définition est associé à de nombreuses conséquences de nature épistémologique.

En accord avec l'idée selon laquelle la cognition incarnée correspond à une approche, nous avons proposé de définir plus précisément cette approche comme un *programme de recherche*, tel que défini par Irme Lakatos (1976). Nous souhaitons justifier davantage les raisons pour lesquelles nous avons émis cette proposition. Selon Lakatos, tout programme de recherche est constitué d'un *noyau dur* qui n'a pas pour but d'être testé, mais qui permet de développer des prédictions - appelées hypothèses auxiliaires - qui elles, seront *testables*, *ajustables* et *réfutables*. Ensuite, ces hypothèses permettent le développement de *théories* et de *modèles*. Par conséquent, selon Lakatos, une approche n'a pas pour vocation à être réfutables. Seules les hypothèses, théories et modèles qui en découlent le doivent. Cette « immunité envers la réfutabilité » n'est en rien un laxisme, elle se justifie pour des raisons épistémiques de nature structurelle. Toute réflexion théorique implique nécessairement des postulats. Ce problème épistémologique a été largement décrit dans le champ de la philosophie des sciences. Il est désigné sous l'appellation de *trilèmme de Münchhausen* (ou *trilèmme d'Aggripa*, Klein, 2008). Le trilèmme de Münchhausen avance qu'une connaissance ne peut être justifiée que selon trois structures. Aussi, aucune chaîne de justification ne permet de fonder l'ensemble des connaissances. Une connaissance A peut premièrement être justifiée par B, qui est, elle-même justifiée par C, et ainsi de suite. Dans ce cas, il y a une *régression infinie*. Deuxièmement, A peut être justifiée par B, qui est, elle-même justifiée par C, et B est justifiée par A. Dans ce cas, la justification est *circulaire*. Troisièmement, la connaissance A peut être justifiée par B, et B n'est pas justifiée. Cette chaîne de justification est généralement appelée un *arret dogmatique*. Ce que ce trilèmme met en évidence, c'est qu'aucune de ces trois chaînes de justification ne permet de justifier l'en-

semble des connaissances. Par conséquent, le recours à des postulats, et donc un noyau dur dans un programme de recherche, semble inévitable pour des raisons structurelles.

S'il est vrai que l'approche computo-symbolique, ou l'approche incarnée et située, sont des cadres théoriques si vagues qu'il devient difficile de les réfuter, il est alors inadéquat d'évaluer ces approches à travers un critère de réfutabilité. Par exemple, si l'approche computo-symboloqique était réfutable, alors les nombreuses observations selon lesquelles les systèmes sensorimoteurs sont impliqués dans le traitement des représentations (e.g., Dutriaux et al., 2019 ; Vallet et al., 2013b) auraient dû conduire à l'abandon du postulat selon lequel les représentations sont amodales, mais aussi à l'abandon du computo-symbolisme dans son ensemble. Au lieu de cela, certains auteurs ont par exemple avancé que les représentations demeurent amodales, mais qu'elles peuvent communiquer (i.e., interagir) avec les modalités sensorimotrices (voir e.g., Mahon, 2015). Autrement dit, ces observations en inadéquation avec l'approche computo-symbolique ont été intégrées à partir de modifications *a posteriori* (ici l'ajout de flèches entre les boites reflétant des systèmes différents). Comme le propose Khun (1983), lorsqu'un paradigme installé (e.g., un paradigme dominant) est soumis à une *prédiction* qui est en *inadéquation avec l'observation*, alors cette inadéquation est davantage considérée comme une *anomalie* que comme une *falsification*. Khun avance que tous les paradigmes contiennent quelques anomalies. À ce titre, il défend que cela n'est en rien un défaut. Une application stricte du critère de réfutabilité qui consisterait à rejeter l'intégralité d'un paradigme sur la base d'une anomalie ne permettrait pas de fédérer une communauté de chercheurs autour de certaines notions formant un paradigme (i.e., aucune base ne serait jamais établie), et *in fine*, ne permettrait pas de réaliser certaines découvertes nécessitant un haut degré de spécialisation. L'abandon d'un paradigme (ou programme de recherche) aurait davantage à voir avec l'émergence d'un paradigme concurrent plus fructueux (Lakatos, 1976 ; Khun, 1983).

Le critère de falsification ne doit donc pas être appliqué de façon naïve. Au lieu de cela, il doit être compris dans son cadre historique, c'est-à-dire, comme une réponse au *problème de l'induction* selon lequel l'accumulation de cas particuliers ne fournit pas une justification à la généralisation des énoncés. Non seulement l'histoire des sciences met en évidence que les changements de paradigmes ne se produisent pas en raison d'observations correspondantes à une falsification d'un paradigme, mais le critère de falsification présente lui-même plusieurs limites (Chalmers, 1976). Une première limite concerne le fait que tout énoncé comprend des *hypothèses auxiliaires non considérées dans la situation de test*. Par exemple, lorsque nous réalisons un test de l'hypothèse selon laquelle l'eau bout à 100° sous certaines conditions données à l'aide d'un thermomètre, l'observation de la valeur 110° pour l'ébullition pourrait, soit être attribuée à une erreur de l'hypothèse (*énoncé théorique*), soit à un thermomètre défectueux (*énoncé d'observation*). L'accumulation d'évidences envers l'hypothèse selon laquelle l'eau bout à 100° sous certaines conditions

données, conduit à considérer qu'il est approprié de considérer que c'est le thermomètre qui est défectueux (i.e. raisonnement bayesien). Autrement dit, rejeter l'énoncé d'observation plutôt que l'énoncé théorique. Cet exemple met en évidence que l'observation ne réfute pas nécessairement l'hypothèse, au contraire l'énoncé théorique peut « réfuter » l'énoncé d'observation. La seconde limite du falsificationnisme porte sur la *dépendance de l'observation par rapport à la théorie* et la *faillibilité des falsifications*. Les énoncés d'observation doivent être établis dans le langage d'une théorie. Lorsqu'un chercheur travaillant sur la mémoire met en contraste deux conditions expérimentales, par exemple, selon un traitement profond *vs.* superficiel, non seulement ces conditions sont directement déterminées par des énoncés théoriques, mais surtout, les autres facteurs pour lesquels il n'y a pas de raison de penser qu'ils puissent agir sur les comportements des participants ne seront pas considérés. Par exemple, l'état de pensée de l'expérimentateur lorsque les participants des différentes conditions réalisent l'expérience ou encore la couleur des vêtements des participants. Aussi, lorsqu'un chercheur rapporte ses résultats, il ne fera pas mention de l'intégralité des données, mais seulement celles dont les énoncés théoriques permettent d'envisager un effet. À ce titre, plus l'expérience et le test sont précis, plus ils seront dépendants de la théorie. Ces limites expliquent pourquoi l'analyse de l'histoire des sciences montrent que ce n'est pas l'observation d'anomalies qui a conduit à des changements de paradigmes, mais plutôt l'apparition d'un paradigme concurrent plus fructueux (voir Chalmers, 1976). Par conséquent, et dans la lignée des travaux de Lakatos, nous proposons que le critère d'évaluation des approches de la cognition (e.g., computo-symboliques, incarnées et situées) doit davantage se baser sur sa *fécondité épistémique*, c'est-à-dire, la mesure dans laquelle les questions de recherche motivées par un programme permettent de réaliser des découvertes non permises (ou moins évidentes) par un autre programme.

Cette approche épistémologique n'est en rien une invitation à l'imprécision. Bien au contraire, elle nécessite de définir *a priori* les éléments théoriques du noyau dur. Les hypothèses et théories qui en découlent doivent alors non seulement s'inscrire dans ces éléments, mais aussi être précises afin d'être réfutables. En revanche, il est important de noter que cette approche épistémologique peut se démarquer de la conception naïve du falsificationnisme par l'idée selon laquelle la qualité d'une théorie n'est pas seulement d'être compatible avec l'observation, la théorie doit également mettre en avant l'importance de certaines questions de recherche plutôt que d'autres (i.e., induire un déplacement des questions de recherche). Dans la suite de cette discussion, nous aborderons un certain nombre de questions que l'approche incarnée soulève, et plus spécifiquement l'hypothèse d'une équivalence entre perception et mémoire.

11.2 L'équivalence fonctionnelle perception et mémoire

Dans le **Chapitre 3**, nous avons présenté un certain nombre de questions de recherche fructueuses et soulevées par l'approche incarnée et située qui sont relatives à la considération du fonctionnement perceptif dans les processus mnésiques. L'approche incarnée et située ne permet pas seulement d'expliquer les liens entre le fonctionnement perceptif et mnésique, elle suggère surtout que la compréhension des processus mnésiques *nécessite* de considérer le fonctionnement perceptif de l'individu (i.e., elle induit un *déplacement* vers cette question de recherche). Les travaux de cette thèse vont dans ce sens en mettant en évidence que la distinctivité des composants des traces (qui est notamment dépendante de l'efficience des processus sensori-perceptifs), mais aussi l'intégration des composants sensorielles sous-tendent non seulement l'émergence des représentations spécifiques, et permettent aussi de différencier ce type de représentations de celles davantage catégorielles. De plus, en raison des interactions bidirectionnelles entre la perception et la mémoire d'une part (e.g., Dabic et al., 2018 ; Rey et al., 2015 ; Riou et al., 2011 ; Vallet et al., 2010, 2013b), et de l'observation d'un chevauchement des activités cérébrales qui sous-tend ces fonctions d'autre part (e.g., Graham et al., 2010 ; Murray & Bussey, 1999 ; Nadel & Peterson, 2013 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Simmons et al., 2005), nous avons défendu l'hypothèse selon laquelle ces fonctions seraient fonctionnellement équivalentes. L'hypothèse d'une équivalence fonctionnelle entre la mémoire et la perception pose toutefois la question des niveaux de traitements sur laquelle se produit la simulation sensorimotrice à l'origine de l'émergence des représentations et, *a fortiori*, la question de la différentiation des états phénoménologiques de ces fonctions. L'émergence des représentations serait sous-tendue par un mécanisme de simulation sensorimotrice implicant la re-instanciation de l'activité cérébrale des états sensorimoteurs (Barsalou et al., 2003 ; Barsalou, 2008). Les travaux de neuro-imagerie supporte cette hypothèse, en ce sens qu'ils rapportent un chevauchement entre l'activité cérébrale lorsqu'il est demandé à un participant d'effectuer un simple traitement perceptif (e.g., visuel, auditif, gustatif) et celle observée lorsque ce même participant traite un concept fortement associé à des informations de la même modalité sensorielle (e.g., Simmons et al., 2005). Cela suggère que la simulation est (au moins) sous-tendue par le cerveau.

Les études ayant porté sur une simulation étendue aux organes sensoriels sont quant à elles manquantes. Nous avions avancé qu'il n'y a pas de raison *a priori* d'envisager que la simulation soit restreinte au cerveau. En réalité, un partage total des unités de traitements entre la perception et la mémoire pose tout de même la question de la différentiation de l'expérience phénoménologique perceptive de celle mnésique. Comment un partage total des unités de traitement pourrait permettre de différencier qu'une tasse à café sur un bureau est perceptivement présente, et non pas un état mnésique ? Cette différence d'attribution entre un état présent (perception) ou passé (mémoire) pourrait sembler d'autant plus complexe

que dans une approche incarnée et située de la cognition, les représentations du passé ne sont pas stockées, mais émergent durant l'instant présent.

S'appuyant sur le modèle de Whittlesea, (Whittlesea, 1987, 2002, 2004), Brouillet (2021) propose de rendre compte de cette différence d'état phénoménolique à travers un processus d'attribution basé sur le sentiment de familiarité. Le sentiment de familiarité dépendrait de deux composantes : 1) l'occurrence d'un modèle mental élaboré sur la base des interactions entre les expériences présentes et les expériences antérieures, 2) l'occurrence d'un sentiment subjectif associée à l'évaluation de la « qualité » des processus mis en œuvre dans la construction du modèle mental qui déterminera la fluence associée au traitement (i.e., facilité du traitement). Ainsi, un traitement fluent induira une attribution de passéité. Plus précisément, ce ne serait pas la fluence *per se* qui générerait un sentiment de familiarité, mais plutôt la surprise que la fluence des processus réalisés dans le présent dépasse les attentes de l'individu (pour une description plus détaillée, voir Brouillet, 2021). La différentiation des états perceptifs et mnésiques pourrait également plus simplement se produire en raison des contingences sensorimotrice. Puisque les actions de l'individu induisent en retour des changements perceptifs, les contingences sensorimotrices permettraient de différencier un objet perçu, d'un objet simulé en mémoire (Versace et al., 2018). Autrement dit, si le déplacement corporel de l'individu induit un déplacement de l'objet perçu, alors c'est qu'il est perceptivement présent. À l'inverse, si le déplacement corporel de l'individu n'est pas associé à un déplacement de l'objet perçu, alors celui-ci est de nature mnésique. Ainsi, un système unique à trace multiples ayant des unités de traitements perceptives et mnésiques partagées n'est pas incompatible avec une différenciation des états phénoménologiques de la perception et de la mémoire. La mémoire pourrait alors être constituée de traces, notamment sensorielles. Il apparaît donc essentiel de revenir plus en détails sur ce qu'est une trace.

11.3 Les traces mnésiques

Avant tout, il est important de rappeler dans les modèles à traces multiples, une trace n'est qu'une heuristique, qui doit être envisagée comme une modification d'un comportement émergent du système cognitif induite par le renforcement synaptique (e.g., Poo et al., 2016 ; Versace et al., 2009). À ce titre, il ne s'agit pas d'un contenu réellement conservé (e.g., Versace et al., 2018). Plutôt que d'être un enregistrement passif des percepts de l'environnement, les traces conserveraient les activations de l'état du couplage du corps de l'individu avec l'environnement. En ce sens, une trace correspondrait à une « mémoire » des processus opérés sur les percepts. L'hypothèse selon laquelle les traces correspondent à des processus plutôt qu'à un simple enregistrement des percepts est confirmée par les travaux portant sur la *profondeur de traitement*. En effet, ces travaux ont mis en évidence que les processus mnésiques mis en jeu lors de la formation de la trace influencent l'émergence ultérieure de la

représentation (Craik & Lockart, 1972). Aussi, les traitements opérants lors de la formation de la trace seraient dépendants de l'activation des traces passées en fonction des contraintes de la situation présente (e.g., Chiaramonte & Rousset, 2011 ; Whittlesea & Brooks, 1988). Chaque nouvelle expérience modifie alors les possibilités d'émergence du système cognitif (Rousset, 2000). Autrement dit, le contenu des traces passées pouvant réémerger est susceptible d'être modifié. Les différents composants de la trace sont intégrés les uns avec les autres, à un niveau intra-sensoriel, intersensoriel et intermodal (Dieuleveult et al., 2017 ; Kent et al., 2016 ; Opitz, 2010 ; Versace et al., 2009). En accord avec l'hypothèse selon laquelle les traces reflètent des processus, l'intégration des différents composants ne serait pas seulement sous-tendue par la synchronie spatio-temporelle des signaux multisensoriels, elle ferait également intervenir des processus d'inférences portant sur la plausibilité que ces signaux relèvent d'une unité commune (voir Chen & Spence, 2017, pour revue). L'intégration serait par ailleurs dépendante des mouvements oculaires qui se produisent au moment de la formation de la trace (voir e.g., Wynn et al., 2019). Cette intégration des différents composants permettrait de rendre la trace plus riche et pourrait conduire à séparer les patterns qui se chevauchent (Kent et al., 2016). L'intégration serait particulièrement efficace pour augmenter la distinctivité de la trace, car l'intégration des composants au sein d'une trace aurait des propriétés qui ne sont pas réductibles à la somme de ses parties (Baker et al., 2002 ; Labeye et al., 2008 ; Sripati & Olson, 2010).

Si les traces sont dépendantes des traitements effectués, alors il convient de déterminer si les traitements influencent la durée de la trace. Est-ce qu'une trace correspond au traitement d'un item ou d'un événement plus large (e.g., une liste d'items) ? Comme nous l'avons évoqué ci-avant, une trace mnésique n'a aucune réalité ontologique, elle n'est qu'une heuristique permettant de désigner la modification du poids synaptique. En ce sens, une trace pourrait à la fois correspondre au traitement d'un item, mais aussi à un ensemble de stimulations plus globales formant un épisode inscrit dans un contexte spatio-temporel. Un épisode pourrait refléter un ensemble de stimulations qui s'inscrivent dans un contexte dans lequel l'individu poursuit un « but ». La notion de but est essentielle pour le système cognitif afin que divers épisodes indépendants sur le plan spatio-temporel puissent former des « continuités » permettant de lier le passé au présent, mais aussi afin de planifier le futur (voir Versace et al., 2018, chapitre 6). Il pourrait donc y avoir une forme de « hiérarchie » des traces emboîtées les unes au sein des autres. Une trace d'une liste correspondant à la poursuite du but d'apprentissage de la liste, par exemple, pourrait elle-même être constituée de traces de traitements d'une durée plus courte réalisées sur chacun des items [1].

1. Il serait également possible d'envisager d'autres niveaux de hiérarchie. Par exemple, la poursuite du but d'apprentissage d'une liste d'items d'un participant lors d'une expérience pourrait lui-même s'inscrire dans un but d'une « hiérarchie plus élevée » correspondant au but de participer à une expérience de recherche sur la mémoire.

Cette façon de définir la trace permet d'envisager un impact spécifique du chevauchement des traces selon qu'il se produit au sein d'un même épisode - qui est nécessairement associé à un contexte invariant, ou entre différents épisodes qui peuvent être associés à des contextes variés. À ce titre, une faible distinctivité des composants sensorimoteurs des items pourrait être particulièrement perturbatrice pour l'émergence des représentations spécifiques lorsque le contexte reste invariant, car le mécanisme de séparation des patterns ne permettrait pas de réduire le chevauchement des traces à travers l'intégration de caractéristiques contextuelles. Aussi, la probabilité que le mécanisme de séparation des patterns se produise lors de la formation d'une nouvelle trace (la rendant alors plus distincte), serait plus faible entre des items d'une liste, en comparaison de la probabilité que la trace soit rendue plus distincte à travers ce mécanisme lorsque les traces correspondent à des événements[2]. Des événements disjoints se différencient nécessairement à travers le composant temporel (Surprenant & Neath, 2009a), mais ils peuvent soit correspondre à un contexte spatial similaire (distinctivité intra-contexte), soit à un contexte spatial plus distinct (distinctivité inter-contextes). Dans la continuité de l'hypothèse avancée dans l'*Étude 1* selon laquelle la distinctivité des composants sensoriels pour l'activité de discrimination joue un rôle négligeable lorsque le chevauchement est faible, la distinctivité des composants sensorimoteurs pourrait être moins critique lorsqu'elle porte sur des traces pour lesquelles la distinctivité est de nature inter-contextuelle. Dans ce dernier cas, le chevauchement entre les traces serait déjà réduit par le mécanisme de séparation des patterns à travers l'intégration des caractéristiques contextuelles. Les stimulations qui se produisent lors d'un contexte peu fréquent devraient par ailleurs favoriser leur discrimination ultérieure, car elles seraient moins susceptibles d'activer un nombre important de traces lors de la formation des nouvelles traces. Puisque la formation d'une trace est associée à des interférence proactives (et rétroactives), les nouvelles traces devraient moins être « contaminées » par les traces déjà présentes dans le système mnésique. Lorsque le chevauchement des composants sensorimoteurs porte sur des traces pour lesquelles la distinctivité est de nature intra-contextuelle, un délai plus élevé entre la formation des traces et la simulation de ces traces pourrait davantage perturber l'activité de discrimination, car l'avancée dans le temps augmente la probabilité de former de nouvelles traces similaires qui peuvent induire des interférences (e.g., Yonelinas, 2013).

Ainsi, déterminer la distinctivité des traces ne nécessite pas seulement de considérer le chevauchement entre traces sur leurs composants sensorimoteurs, ni sur leur contexte spatio-temporel, il est également important de considérer le mécanisme de séparation des pattterns ; mécanisme pour lequel la probabilité d'implication lors de la formation de la trace pourrait différer en fonction de la *hiérarchie* des traces. La distinctivité de la trace

2. Il est à noter que l'absence de mécanisme de séparation des patterns pourrait être favorable au rappel des items d'une liste, en ce sens que même si la similarité peut perturber la discrimination des items de la liste, elle permet de limiter très efficacement l'activation de l'ensemble de discrimination (i.e., elle rend plus salliant un sous-ensemble de traces, Nairne, 2006).

permettrait de réduire la diffusion de l'activation vers les composants des traces similaires (i.e., activation inter-traces, Versace et al., 2009, 2014). À son tour, cette moindre diffusion de l'activation inter-traces faciliterait la simulation de composants spécifiques, mais perturberait la simulation de composants catégoriels. Ainsi, et tel que suggéré par les résultats de l'*Étude 2*, ces deux formes de simulation pourraient être en balance en fonction du nombre de traces impliquées dans le mécanisme de simulation. Nous proposons de revenir plus en détail sur les mécanismes qui pourraient sous-tendre cette balance de simulation.

11.4 Spécificité et catégorisation : une simulation en balance

Le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014) a été développé avec le soin de proposer une description de la mémoire qui respecte non seulement les contraintes fonctionnelles, telle que la capacité d'adaptation aux contraintes environnementales, mais aussi les contraintes biologiques, telles que la plasticité et la connectivité du cerveau (McIntosh, 1999). Le mécanisme d'intégration, ainsi que les mécanismes d'activation intra-trace et inter-traces renvoient respectivement à la connectivité du cerveau et à l'activité électrophysiologique de décharge d'un neurone. Aussi, il est bien établi que selon la nature du neurotransmetteur, la synapse peut avoir une réponse excitatrice ou inhibitrice (voir e.g., Owens & Kriegstein, 2002). Il peut donc être surprenant de constater l'absence de mécanisme d'inhibition au sein du modèle Act-In. Ce modèle propose que l'activité de catégorisation, sous-tendue par une forte diffusion de l'activation inter-traces, pourrait être l'activité réalisée *par défaut* par le système cognitif. Aussi, le système cognitif ferait émerger, par défaut, des représentations davantage catégorielles. L'activité de discrimination, sous-tendue par une faible diffusion de l'activation inter-traces, couplée à une forte diffusion de l'activation intra-trace, nécessiterait alors l'intervention de mécanismes supplémentaires en comparaison de l'activité de catégorisation. Autrement dit, l'émergence des représentations spécifiques nécessiterait de réduire la propagation de l'activation vers les autres traces du système à travers une activité de discrimination. Certes, l'apprentissage d'une information spécifique peut bénéficier de la cohérence avec des connaissances de l'individu (voir e.g., Umanath & Marsh, 2014), mais cela ne signifie pas pour autant que la diffusion inter-traces peut favoriser l'émergence des représentations spécifiques. En effet, un système cognitif qui réalise une activité de catégorisation par défaut augmente la probabilité d'émergence d'une représentation lorsque l'activation inter-traces est élevée (car davantage de signaux peuvent l'activer), c'est-à-dire que la similarité peut renforcer la probabilité d'émergence de certains des composants de la trace, mais la spécificité de la représentation diminue, car la similarité va favoriser la simulation de davantage de composants, ce qui va « noyer » les détails spécifiques et précis. Autrement dit, une forte diffusion d'activation inter-traces réduit la spécificité de la simulation. À ce titre, il a été rapporté que la généralisation, résultant d'une activité de catégorisation, entravait la discrimination et donc la spécificité des souvenirs (Sweegers & Talamini, 2014 ; Tompary & Davachi, 2017 ; Varga et al., 2019).

L'activation d'un nombre élevé de traces favoriserait la simulation des composants catégoriels, tandis que l'activation d'un faible nombre de traces favoriserait la simulation des composants catégoriels (i.e., non-spécifiques). Ainsi, la spécificité de la simulation (et donc la représentation qui en émerge) refléterait un continuum (Craik, 2002) en fonction du nombre de traces impliquées (Hintzman, 1986 ; Versace et al., 2009, 2014 ; Keresztes et al., 2018). La simulation des composants spécifiques perturberait la simulation des composants catégoriels, et inversement. Par conséquent, et en accord avec les résultats de l'*Étude 2 - Exprience 2*, ces deux types de simulation seraient mutuellement répulsives ou en balances. La simulation des composants catégoriels implique la perte des détails spécifiques afin de faire émerger les composants communs des différentes traces. À l'inverse, la simulation des composants spécifiques nécessiterait d'activer les composants spécifiques afin de réduire la diffusion d'activation vers les traces communes qui se produirait par défaut et sous-tendrait la simulation des composants catégoriels. La spécificité de la simulation serait alors favorisée par la distinctivité des traces qui semble particulièrement bénéficier de l'intégration des composants de la trace (Brunel et al., 2013 ; Kent et al., 2016 ; Labeye et al., 2008). Cette intégration des différents composants permettrait de séparer les patterns d'activation des stimuli qui se chevauchent au moment de la formation de la trace. La différentiation des patterns d'activation favoriserait à son tour la complétion d'un pattern spécifique au sein d'un évènement donnée en réduisant l'interférence lors de l'émergence de la représentation spécifique (e.g., Rolls, 2013). Lorsque les composants de la trace ne sont pas correctement intégrés, la trace ne correspondrait plus à une « structure » stable et cohésive en mémoire, elle perdrait ainsi son caractère distinctif et serait noyée dans le bruit de fond des autres traces mnésiques (Howe, 2000).

Tel que décrit par le modèle MINVERVA 2 (Hintzman, 1986), le caractère spécifique ou catégoriel de la représentation émergente dépendrait de l'*écho*, c'est-à-dire le calcul de la similarité entre les composants de la situation présente et chacune des traces du système cognitif. Un appariement global avec un nombre réduit de trace induirait une émergence spécifique, tandis qu'un appariement global avec un nombre important de traces induirait une émergence davantage catégorielle de la représentation. Le modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014) propose une approche sensiblement différente. La spécificité de la représentation émergente (à travers la spécificité de la simulation) n'est pas le résultat d'un calcul de similarité des composants de la situation présente avec l'ensemble des traces, elle dépend de la *propagation de l'activation* induite par la situation présente. Par conséquent, toutes les traces du système ne sont pas « comparées » avec la situation présente, la propagation de l'activation est interrompue lorsqu'elle arrive vers des traces qui ne correspondent pas à celles de la situation présente. Cela permet d'envisager l'intervention d'un mécanisme d'*inhibition* interagissant avec l'activation. Une forte résolution associée à une intégration des différents composants de la trace pourrait favoriser la simulation des composants spécifiques à travers une forte diffusion de l'activation intra-trace limitée à un nombre réduit de

traces. Cette réduction de l'activation inter-traces à travers la distinctivité pourrait faire intervenir un mécanisme d'inhibition (Fabiani, 2006). Plus précisément, un mécanisme d'inhibition pourrait réduire la quantité totale d'activation afin de garantir que seules les traces les plus activées prévaudrons. Durant les oscillations synchrones, non seulement les neurones pour lesquels l'activation est la plus élevée se renforcent les uns des autres, mais ils inhibent également les autres neurones. Ainsi, au cours de quelques itérations, le bruit de la simulation est réduit, ce qui favorise l'émergence de détails spécifiques (voir e.g., Dehaene, 2014). Autrement dit, lorsque l'inhibition est élevée, une trace pour laquelle les composants sont intégrés tendrait à émerger parmi les autres, tandis que lorsque cette inhibition est faible, plus de traces pourraient être activées (Kumaran & McClelland, 2012). Ainsi, le degré d'inhibition aurait une influence importante sur la généralité ou la spécificité de l'activation du réseau (Grossberg, 1978), et donc de la spécificité de la simulation.

À un niveau cognitif, l'inhibition apparaît comme centrale pour le fonctionnement cognitif, dont mnésique. D'ailleurs, l'inhibition cognitive constituerait le mécanisme le plus fondamental des fonctions exécutives, en ce sens qu'elle a été identifiée comme le meilleur candidat pour constituer un facteur exécutif commun (voir Miyake & Friedman, 2012). Aussi, il est classiquement admis que l'activité de discrimination émergerait de la coopération des régions de stockage des traces au sein du LTM, et des processus de plus haut niveau au sein des régions préfrontales. Ces dernières régions permettraient notamment de déterminer si deux informations qui ne se produisent pas de façon synchrone doivent tout de même être intégrées ensembles (Dehaene, 2014) sur la base des connaissances antérieures (Chen & Spence, 2017). Le cortex préfrontal serait par ailleurs largement impliqué dans les processus d'attention sélective qui permettent de rendre saillant certains composants en comparaison des autres, ce qui en retour peut faciliter l'appariement de la situation présente à des composants distinctifs. Le cortex préfrontal exerce ainsi une influence sur les processus excitateurs et inhibiteurs locaux dans les régions cérébrales de niveau inférieur - telles que les régions postérieures, ce qui permet aux représentations pertinentes de la cible de dominer les alternatives concurrentes (voir Kumaran & McClelland, 2012).

L'hypothèse selon laquelle la simulation spécifique et la simulation catégorielle sont en balance, pourrait par exemple rendre compte des observations selon lesquelles les patients âgés atteints de démence sémantique présentent une hyper-épisodicité (Westmacott et al., 2003). Selon cette hypothèse de balance, l'hyper-épisodicité résulterait d'une moindre diffusion de l'activation inter-traces et donc de la simulation des composants catégoriels, ce qui en retour favoriserait la simulation des composants spécifiques (Vallet et al., 2017). Il est toutefois important de noter que ces formes de simulation ne doivent pas être appréhendées selon une dichotomie spécifique/catégorielle, mais plutôt comme un continuum de spécificité en fonction du nombre de traces impliquées dans la simulation, dont les deux extrêmes représentent la simulation spécifique et catégorielle. Ainsi, la spécificité de la re-

présentation émergente dépendrait de mécanismes simples, d'intégration, d'activation et potentiellement d'inhibition. Puisque le cerveau est basé sur ces mêmes mécanismes, alors il apparaît *en principe* possible d'envisager que les mécanismes d'Act-In pourraient être étendus à d'autres fonctions cognitives que la mémoire.

11.5 Act-In en tant que modèle cognitif ?

Selon l'approche incarnée et située, la cognition serait fondamentalement distribuée au sein des différentes régions du cerveau (et plus largement au sein du corps et de l'environnement, e.g., Wilson, 2002). Ainsi, les diverses fonctions cognitives ne sont ni localisées au sein d'une région cérébrale unique, ni cloisonnée les unes des autres. Cette approche repose sur les principes du connexionnisme selon lesquels la mémoire résulte de l'activation au sein d'un réseau de neurones (McClelland & Rumelhart, 1986) en fonction du renforcement synaptique (Hebb, 1949). À ce titre, le cerveau présente la caractéristique d'être plastique. La plasticité cérébrale correspond au processus par lequel les différentes stimulations de l'environnement modifient les synapses dans leur structure et dans leur fonctionnement. Ces modifications peuvent prendre la forme d'une potentialisation ou d'une dépression à long terme, et pourraient se produire sur l'ensemble des synapses du cerveau (Malenka & Bear, 2004). La potentialisation à long terme renvoie à l'observation selon laquelle la répétition des activations répétées de l'activité des synapses excitatrices provoque une augmentation durable de l'efficacité de la transmission synaptique. À l'inverse, la dépression à long terme renvoie une réduction persistante de l'efficacité de la transmission synaptique. Versace et al. (2018) propose alors que la cognition soit fondamentalement mnésique, dans le sens de la définition de la mémoire que nous avons proposé en introduction, c'est-à-dire un système d'apprentissage qui garde des traces des interactions produites avec son milieu afin de modifier (adapter) ses comportements ultérieures. Le fonctionnement cognitif émerge de l'activation du cerveau qui est en perpétuelle évolution en fonction des expériences de l'individu selon les contraintes de la situation présente. Les ajustements du système n'obéissent donc pas à des instructions pré-établies, mais plutôt aux expériences sensorimotrices antérieureur réalisées avec l'environnement. De plus, le cerveau garde des traces des expériences sensorimotrices de l'individu au niveau même des régions impliquées dans les traitements sensorimoteurs, et non pas seulement dans les zones spécifiquement associées à la mémoire, indépendantes des régions sensorimotrices (e.g., Simmons et al., 2005).

Les traitements perceptifs eux-mêmes reflètent des schémas, c'est-à-dire des structures de connaissances développées au cours de multiples expériences passées qui exercent une influence importante sur la façon dont la situation présente est perçue (voir Gilboa & Marlatte, 2017). Il est alors difficile de distinguer des zones de *« mémoire »* des zones de *« non-mémoire »*, c'est-à-dire, des régions qui ne garderaient aucune trace des expériences de l'individu. Les traitements, et notamment les traitements perceptifs semblent

être contraints par les traitements passés. Les modèles à traces multiples, et plus particulièrement le modèle de Whittlesea (Whittlesea, 1987, 1989) permet de rendre compte de ces observations, en ce sens qu'il propose que les traitements de la situation actuelle soient dépendants des traitements passés (voir aussi Logan, 1988). Tandis que dans l'approche computo-symbolique les effets des connaissances sur la perception relèvent d'un processus top-down, l'approche connexionniste, et par extension, l'approche incarnée suggèrent plutôt que ces effets correspondent à un effet de mémoire propre aux traitements, c'est-à-dire une « dextérité perceptive » (voir Chiaramonte & Rousset, 2011). Cette hypothèse est corroborée par les observations selon lesquelles les nourrissons seraient à l'origine capables de discriminer l'intégralité des contrastes vocaux (i.e., chez les nourrissons), mais l'expérience langagière perturberait cette capacité au cours du développement de l'enfant, en particulier pour la perception du langage non-natif (e.g., Kuhl et al., 2006 ; Werker & Tees, 1983). Tout se passe comme si l'accumulation des expériences de traitement des constrastes vocaux similaires rendait l'individu « rigide » à d'autres traitements. Autrement dit, l'accumulation de traces de traitements perceptifs similaires favoriserait l'appariement d'un percept présent aux traitements passés du système cognitif. Le système cognitif n'induirait donc pas seulement, par défaut, une diffusion de l'activation vers les traces mnésiques passées (i.e., activation inter-traces) ; cela pourrait également être le cas pour d'autres fonctions cognitives, et notamment la perception. Les traces sensorimotrices pourraient alors plus largement refléter les traces d'une cognition fondamentalement mnésique. Si les traces ne sont pas un contenu représentant le monde externe, mais reflètent plutôt une potentialité de recréation des interactions sensorimotrices entre le corps d'un individu avec l'environnement - en fonction des contraintes de la situation présente, alors la cognition doit nécessairement être mnésique.

Les principes généraux du modèle Act-In (Versace et al., 2009, 2014), c'est-à-dire l'émergence de représentation des plus spécifiques vers les plus catégorielles selon l'intégration et la dynamique d'activation, pourraient alors fournir une base pour rendre compte de diverses tâches cognitives, et non pas seulement des tâches mnésiques. Si les traces correspondent à un enregistrement des traitements réalisés lors des interactions sensorimotrices entre le corps d'un individu et son environnement (Rousset, 2000), plutôt qu'à un contenu sensorimoteur passif de l'environnement, alors il est possible *en principe* que des mécanismes similaires à ceux proposés par le modèle sous-tendent l'émergence des traitements de fonctions non-mnésiques. Par exemple, comme nous l'avons proposé dans le **Chapitre 7**, si le vieillissement sensoriel réduit le ratio signal/bruit des traces et conduit à favoriser l'activation inter-traces, alors il pourrait non seulement réduire la spécificité des souvenirs, mais également favoriser un traitement davantage rigide basé sur les connaissances et traitements antérieurs. L'accumulation d'expériences favoriserait le recours accru aux connaissances au cours de l'avancée en âge en reflétant un changement fonctionnel ;

de l'acquisition de nouveaux apprentissages vers la diffusion des apprentissages antérieurs (Loeffler et al., 2016).

Définir Act-In comme un modèle de cognition, et non plus seulement comme un modèle de mémoire, nécessite bien évidemment davantage de travaux (et notamment expérimentaux). Toutefois, cela pourrait fournir une avancée importante pour l'approche incarnée et située de la cognition. En effet, l'un des enjeux majeurs de cette approche consiste sans doute à rendre compte de comportements de haut-niveau (Di Paolo et al., 2010 ; Pezzulo, 2011 ; Versace et al., 2018, chapitre 6), en particulier, les processus généralement définis comme exécutifs et qui sont associé à un contrôle de l'individu au sein de l'approche computo-symbolique. Puisque dans l'ensemble, l'approche incarnée rejette l'idée de processus de nature contrôlé, en raison d'un caractère épistémologiquement coûteux (e.g., Safron, 2021 ; Versace et al., 2002), elle doit viser à rendre compte de ces comportements de haut-niveau sans faire intervenir des processus contrôlés. Cette question est centrale pour comprendre le fonctionnement cognitif, dont mnésique, notamment parce qu'un grand nombre de travaux ont mis en évidence que les régions préfrontales - généralement considérées sous-tendant des processus supposés de contrôle - interviennent dans les tâches mnésiques (e.g., Eichenbaum, 2017). Si, à un niveau comportemental, il semble possible de rendre compte du fonctionnement mnésique sans notion de contrôle de l'individu, il apparaît plus hasardeux d'ignorer l'implication du cortex préfrontal à un niveau neurobiologique. Si ces régions ne sont pas associées à un fonctionnement contrôlé de l'individu, il reste alors à déterminer les processus que ces régions sous-tendent. En raison d'un manque de propositions claires de l'approche incarnée, nous avons associé les régions préfrontales au fonctionnement exécutifs (dont l'inhibition) dans l'*Étude 3*. Toutefois, comme nous l'avons avancé dans le **Chapitre 1**, rendre compte du fonctionnement de l'individu à partir d'un processus de contrôle décisionnel est épitémologiquement coûteux et conduit à une régression vers l'infini. Il est alors nécessaire de déterminer comment les fonctions préfrontales sous-tendent des fonctions de haut-niveau, et par extension comment ces régions interagissent avec le reste du cerveau pour faire émerger le fonctionnement cognitif sans faire intervenir de mécanisme de contrôle.

Les processus sensorimoteurs de bases fourniraient une architecture en réseau qui prend la forme d'un échafaudage massif de réseaux de mémoire organisés hiérarchiquement dans un continuum de taille de réseau croissante, du cortex primaire aux niveaux les plus élevés du cortex associatif (Mesulam, 1998). De plus, une hiérarchie comparable pourrait se développer dans le cortex frontal pour représenter les traces reflétant des « mémoires procédurales » et exécutives (voir Fuster, 2009). Les représentations émergeant des processus sensorimoteurs pourraient permettre des manipulations off-line (i.e., interne) d'informations afin d'anticiper les conséquences de l'action en fonction du but de l'individu dans une situation donnée (voir Pezzulo, 2011). Ainsi, un premier pas vers la théorisation

d'un fonctionnement exécutif « non-contrôlé » consiste à considérer que les processus exécutifs préfrontaux pourraient être sous-tendus par des processus mnésiques - c'est-à-dire, des mécanismes d'activation/inhibition reflétant la réponse activatrice/inhibitrice des neurones, et d'intégration reflétant la connectivité des neurones - en fonction des contraintes du fonctionnement antérieur du système cognitif, mais aussi des buts et de l'anticipation intériorisée des conséquences de l'action. Les fonctions exécutives ne correspondraient pas à des règles abstraites indépendantes d'un contexte, elles se construiraient sur les expériences de l'individu. Il ne s'agirait pas de systèmes traitement non-située, ces fonctions pourraient au contraire dépendre du contenu sur lequel elles opèrent et ainsi, elles pourraient notamment dépendre du renforcement des connexions synaptique entre des stimuli et des traitements de haut-niveau particuliers. Quant à l'état de conscience associé à la recherche en mémoire, il correspondrait simplement à une propriété de l'activation synchronisée de diverses régions cérébrales (voir John, 2002, pour revue). Dans le même ordre d'idées, l'attention ne serait pas une « ressource mentale » en quantité limitée, mais elle correspondrait davantage à un état émergent du fonctionnement cognitif basé sur la synchronisation de l'activité cérébrale. En accord avec l'hypothèse d'une cognition *mnésique*, la prise de décision et la récupération en mémoire, par exemple, relèveraient de mécanismes neuronaux identiques basés sur des réseaux d'attracteurs (Rolls, 2008). Plus précisément, le bruit causé par la variabilité de la stimulation des neurones individuels, affecte les autres neurones du réseau, et cela jouerait un rôle important dans le fonctionnement des réseaux attracteurs récurrent en provoquant le passage d'un réseau stable à un état de décision (voir Rolls & Deco, 2010). Au lieu de refléter un fonctionnement contrôlé de l'individu, les processus préfrontaux de haut-niveau pourraient donc correspondre à une cascade d'activations/inhibitions reflétant les buts/contraintes d'une situation/tâche, ainsi que les conséquences de l'action. Autrement dit, les mécanismes de régulation correspondraient davantage à des mécanismes d'*autorégulation* (Versace et al., 2018, chapitre 6).

Les processus de haut-niveau et les processus perceptifs/mnésiques pourraient ainsi impliquer des mécanismes communs. Les processus de plus haut-niveau pourraient s'apparenter à des mécanismes de plus bas-niveau opérant à une échelle plus élevée, c'est-à-dire une propriété qui peut se répéter (voir la notion de traitement fractal, Briglia et al., 2018 ; Mattei, 2011 ; Werner, 2010). Autrement dit, il y aurait une similarité de la dynamique globale (haut-niveau) et locale (bas-niveau). Dans le cadre d'une tâche de mémoire par exemple, le fonctionnement exécutif pourrait correspondre à une cascade d'activations permettant une recherche du composant distinct afin de réduire la diffusion d'activation inter-traces et permettre la diffusion intra-trace au sein d'un nombre réduit de traces (i.e., complétion des patterns).

En accord avec l'approche incarnée et située de la cognition, le fonctionnement cognitif exécutif émergerait non-seulement des interactions entre les différentes régions du cerveau

antérieures/postérieures (en accord avec les principes du connexionnisme), mais aussi à travers des interactions corporelles plus larges (en accord avec les principes de l'incarnation), notamment l'activité vagale (Thayer et al., 2009) et le fonctionnement sensorimoteur (Vallet, 2015). Les processus de haut-niveau ne pourraient donc être correctement caractérisés que lorsqu'ils sont étudiés à travers leurs interactions avec les signaux physiologiques corporels. Les mêmes régions qui sous-tendent la perception sont également impliquées dans le raisonnement conceptuel de haut niveau (Pulvermüller, 2005), et l'efficience du fonctionnent sensoriel semble être associée à une augmentation des interférences et donc de l'inhibition (Ben-David & Schneider, 2010 ; Peng et al., 2017). Ainsi, l'hypothèse selon laquelle le déclin sensoriel favorise l'activation inter-traces et nécessite davantage d'inhibition pour faire émerger une représentation (ou plus largement un traitement) spécifique pourrait constituer un premier pas vers une caractérisation des processus de haut-niveau sans faire intervenir la notion de contrôle. Évidemment, considérer que des mécanismes communs peuvent sous-tendre différentes fonctions (e.g., la mémoire et les fonctions exécutives), ne signifie pas que ces différentes fonctions sont isomorphes et n'ont aucune particularité. Dans la lignée d'une approche fonctionnelle de la cognition (*cf.* **Chapitre 1**), et afin de viser une perspective unificatrice du fonctionnement cognitif, il s'agit simplement de déterminer dans quelle mesure les différentes fonctions cognitives peuvent recourir à des mécanismes communs.

Conclusion

Ce travail de thèse visait à étudier les mécanismes de la discrimination des traces mnésiques à l'origine de l'émergence des représentations spécifiques chez l'adulte jeune et âgé. Il s'agissait plus précisément d'étudier l'interaction entre les facteurs sensoriels et l'activité de discrimination. La population des adultes âgés a été choisie afin de constituer un modèle expérimental de l'activité de discrimination, car le vieillissement est associé à des changements sensoriels et cognitifs (dont mnésiques) non seulement concomitants, mais aussi associés (e.g., Roberts & Allen, 2016). Dans les modèles incarnés et situés de la mémoire (modèles unitaires), l'ensemble des représentations émergerait de la dynamique d'activation des traces sensorielles (et motrices) en fonction des contraintes de la situation présente (Versace et al., 2009, 2014). Les traces ne refléteraient pas les stimulations de l'environnement *per se*, mais plutôt l'interaction de l'individu avec l'environnement. À ce titre, le système mnésique conserverait des traces des processus des traitements (notamment) perceptifs (Chiaramonte & Rousset, 2011 ; Rousset, 2000 ; Whittlesea, 1987, 1989 ; Whittlesea & Brooks, 1988). L'émergence des représentations spécifiques relèverait d'une activité de discrimination des traces, tandis que l'émergence des représentations catégorielles relèverait d'une activité de catégorisation de ces mêmes traces (Versace et al., 2009, 2014). Ces deux types d'activité seraient respectivement favorisés par un faible et un fort chevauchement entre les traces sur leurs composants sensorimoteurs. La simulation des composants spécifiques et la simulation des composants catégoriels pourraient alors être en balance. Plus la tâche nécessite d'accéder à des détails spécifiques et plus la discrimination entre les traces devrait être nécessaire afin de favoriser la simulation des composants spécifiques (Surprenant & Neath, 2009a).

L'hypothèse défendue dans ce travail est que la mémoire et la perception sont fonctionnellement équivalentes. À ce titre, l'activité de discrimination serait sous-tendue par la simulation des composants (notamment) sensoriels spécifiques, qui serait en balance avec la simulation des composants catégoriels des traces sensorimotrices du système mnésique. Cette simulation est dans une large mesure facilitée par l'intégration des composants qui permet d'enrichir la trace. Le bénéfice de la distinctivité des composants serait réduit à mesure que les traces sont enrichies. Une réduction de l'efficience sensorielle s'apparente-

rait à une moindre distinctivité des traces. À ce titre, cette moindre efficience sensorielle - telle que celle observée dans le vieillissement, perturberait principalement l'activité de discrimination lorsque les traces présentent un fort chevauchement (Surprenant et al., 2006). Toutefois, les facteurs sensoriels semblent se différencier en fonction de leur niveau de traitement. Puisque la simulation sensorielle semble être sous-tendue par le cerveau (Barsalou et al., 2003 ; Barsalou, 2008), les organes sensoriels devraient seulement déterminer la résolution (ratio signal/bruit) lors de la formation des traces, et ainsi principalement influencer les nouvelles expériences sensorielles. Le niveau cortical serait quant à lui associé au mécanisme de simulation, et sous-tendrait donc l'émergence de l'ensemble des représentations (nouvelles/anciennes). Les régions postérieures devraient être associées à la qualité de la simulation des traits individuels, de sorte qu'une atteinte de ces régions devrait réduire le bénéfice de la distinctivité des traces sur la base de leurs caractéristiques saillantes/distinctes. Les régions antérieures de lobe temporal médian joueraient un rôle majeur, car elles seraient en charge de l'intégration des composants de la trace qui serait le mécanisme fondamental pour discriminer les traces (Murray & Bussey, 1999 ; Saksida & Bussey, 2010 ; Kent et al., 2016). Des processus de haut-niveau (« exécutifs ») interviendraient également dans l'activité de discrimination en permettant de rendre plus saillants les composants distincts. Ces facteurs seraient largement incarnés dans le corps, en ce sens qu'ils seraient sous-tendus par une large communication entre le cerveau (en particulier le cortex préfrontal) et des paramètres physiologiques (Thayer et al., 2009, 2012), par exemple, la variabilité du rythme cardiaque. Dans le cadre d'une approche incarnée et située de la cognition, plutôt que de relever d'un fonctionnement contrôlé de l'individu, ces processus de haut-niveau pourraient s'appuyer sur des mécanismes « mnésiques », c'est-à-dire, des mécanismes d'activation/inhibition reflétant la réponse activatrice/inhibitrice des neurones, et d'intégration reflétant la connectivité des neurones, en fonction des contraintes du fonctionnement antérieur du système cognitif.

Les résultats de ce travail de thèse ont mis en évidence un effet bénéfique de la distinctivité multisensorielle (*Étude 1*), et dans une moindre mesure de la distinctivité unisensorielle intrinsèque (*Étude 1*, *2* et *3*), pour l'activité de discrimination. Ils ont également mis en évidence un effet de la dégradation sensorielle (distinctivité sensorielle extrinsèque) dans des conditions de fort chevauchement sensoriel entre les traces lorsque la tâche nécessite une activité de discrimination élevée. Plus précisément, la dégradation de l'input visuelle manipulée au moyen de lunettes permettant de « reproduire » une cataracte avancée (*Étude 1 - Expérience 2*), mais aussi l'interférence avec la simulation manipulée à l'aide d'un masque visuel dynamique, ont perturbé l'activité de discrimination (*Étude 2 - Expérience 2*). En accord avec l'idée selon laquelle la simulation des composants spécifiques et la simulation des composants catégoriels sont en balance, l'interférence avec la simulation a par ailleurs favorisé la simulation des composants catégoriels, et donc l'activité de catégorisation. L'activité de discrimination est facilitée par des processus de haut-niveau qui sont associés à la

variabilité du rythme cardiaque, mais les effets de l'âge modifient cette relation (*Étude 3*). Les changements perceptifs associés au vieillissement seraient en mesure de rendre compte du vieillissement mnésique (et plus globalement cognitif), en particulier lorsqu'ils sont appréhendés selon une approche fonctionnelle au sein d'un réseau cérébral distribué dans lequel le fonctionnement cognitif émerge de l'interaction de nombreuses fonctions (*Perspective théorique*). Le vieillissement se caractériserait par une activité de catégorisation accrue du système cognitif (i.e., moindre activité de discrimination), ce qui en retour réduirait la spécificité des représentations, mais aussi plus largement, la spécificité des traitements.

Davantage de travaux sont nécessaires pour valider ces hypothèses, mais l'observation selon laquelle la distinctivité perceptive a joué un rôle sur des tâches variées renforce l'hypothèse selon laquelle ce facteur est crucial pour l'activité de discrimination. Une lecture en termes de programme de recherche basé sur le critère de fécondité épistémique (Lakatos, 1976) suggère que ces résultats mettent en évidence l'intérêt d'étudier la cognition selon une perspective fonctionnelle incarnée et située de la cognition. Un premier apport des travaux de ce travail de thèse porte sur l'intérêt de différencier la distinctivité sensorielle des composants et la richesse de la trace, ce qui permet de déterminer les conditions dans lesquelles ces facteurs sont impliqués. Un deuxième apport correspond à la mise en évidence de l'importance du fonctionnement sensoriel de l'individu dans l'émergence des représentations spécifiques, mais aussi dans la différenciation des mécanismes qui sous-tendent cette relation en fonction du niveau de traitement perceptif. Un troisième apport concerne la relation entre la distinctivité perceptive et les processus de haut-niveau (« exécutifs ») incarnés dans les signaux physiologiques corporels de la variabilité du rythme cardiaque. Enfin, ce travail de thèse fournir une grille de lecture du vieillissement cognitif, et en particulier mnésique, à travers la notion de distinctivité sensorielle, en lien avec les changements perceptifs qui se produisent au cours de l'avancée en âge. Cette grille de lecture ouvre des perspectives novatrices en termes de stimulation cognitive.

Annexes

Annexes de l'Étude 2 : Présentations des images des personnages employés dans la tâche de reconnaissance pour les différentes conditions de distinctinctivité au sein de chaque bloc. *Note* : les images sont présentées à une échelle réduite.

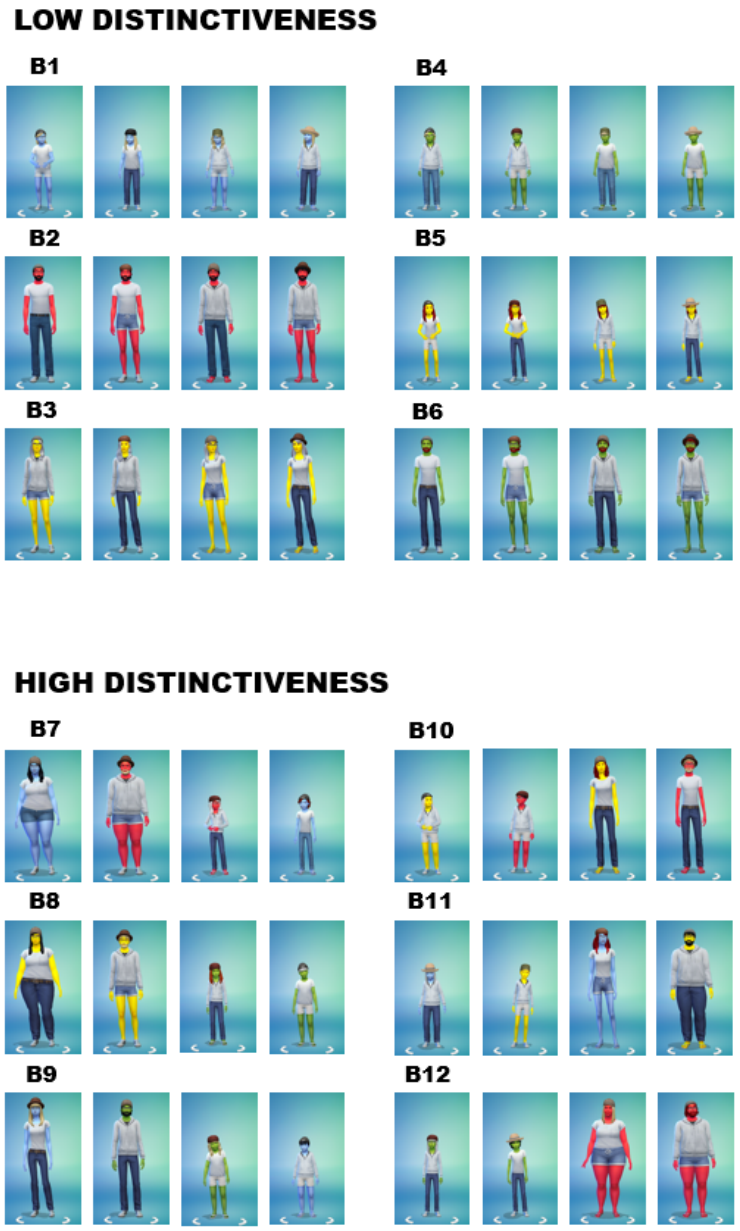


FIGURE 11.1 – Personnages des conditions LOW et HIGH DISTINCTIVENESS

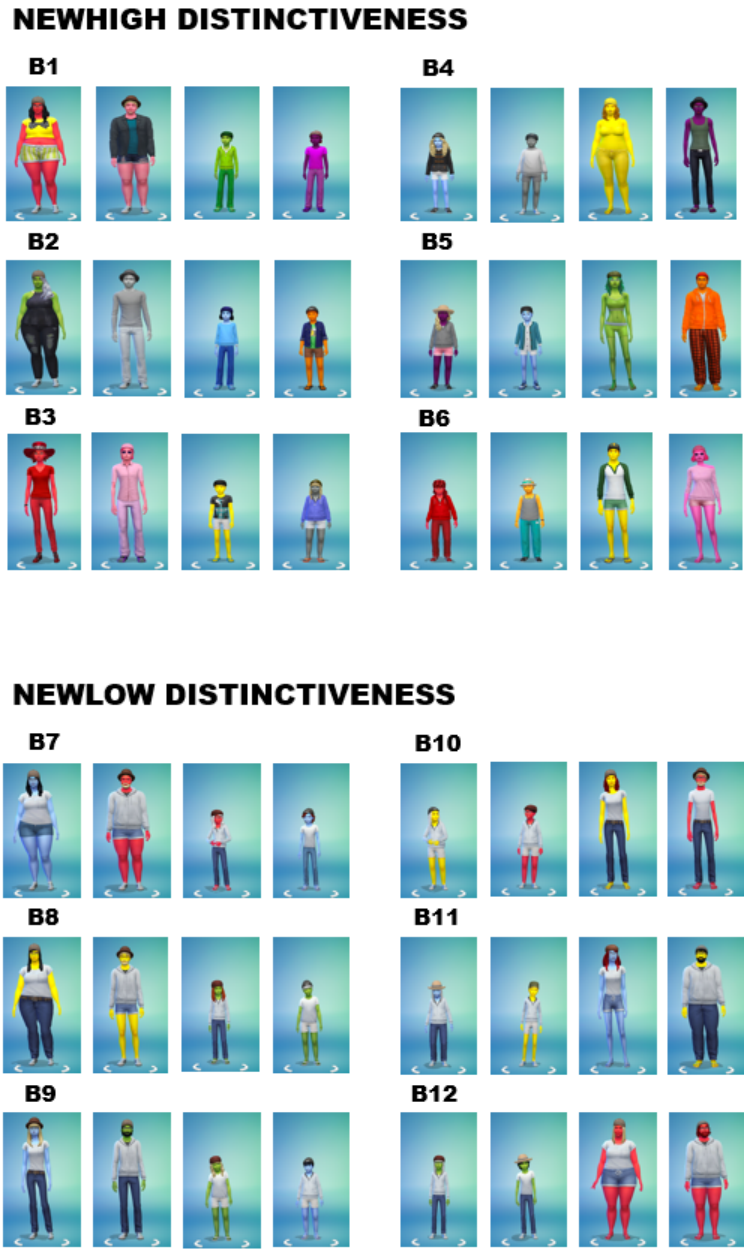


FIGURE 11.2 – Personnages des conditions NEWLOW et NEWHIGH DISTINCTIVENESS

Annexes de l'Étude 3 : Présentations des photographies employées dans la tâche de reconnaissance pour les différentes conditions de chevauchement entre l'item étudié et l'item test. *Note* : les photographies sont présentées à une échelle réduite.

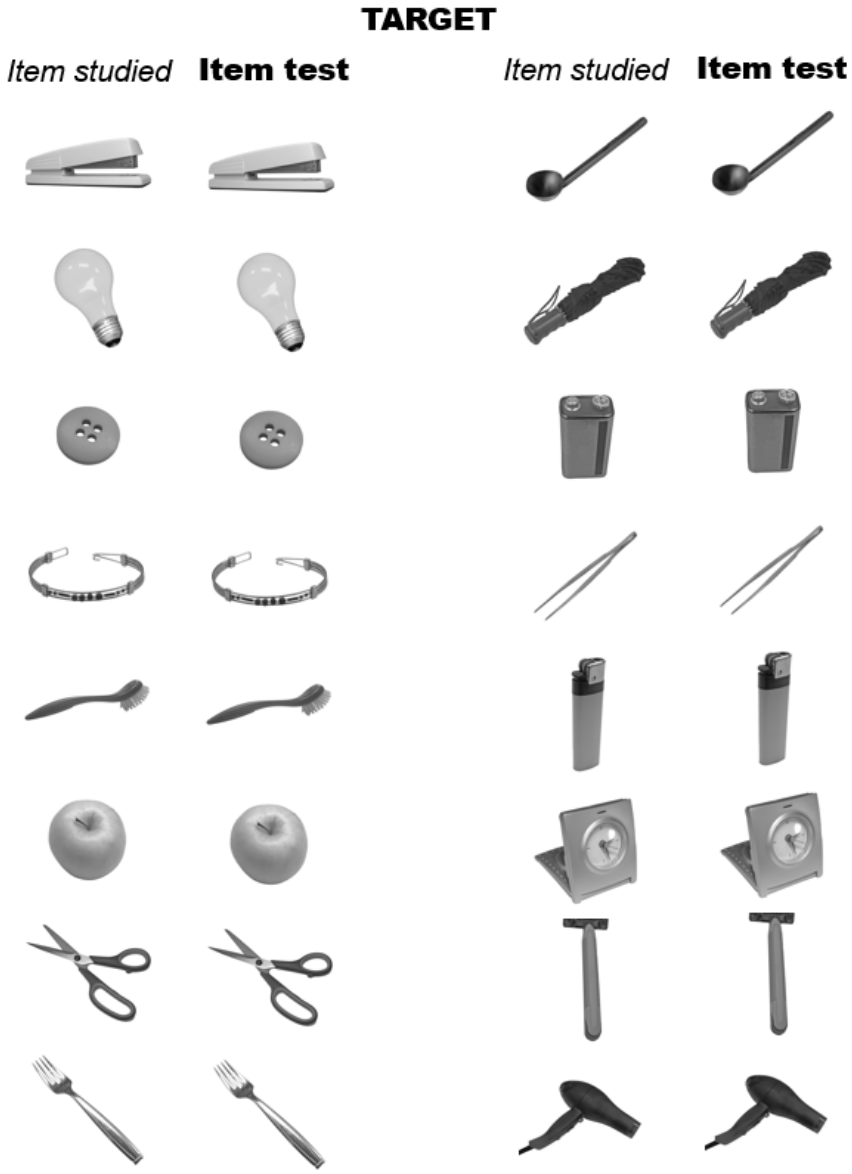


FIGURE 11.3 – Photographies des items étudiés à gauche et des items cibles apparentés à leur droite.



FIGURE 11.4 – Photographies des items étudiés à gauche et des items apparentés de faible chevauchement à leur droite.

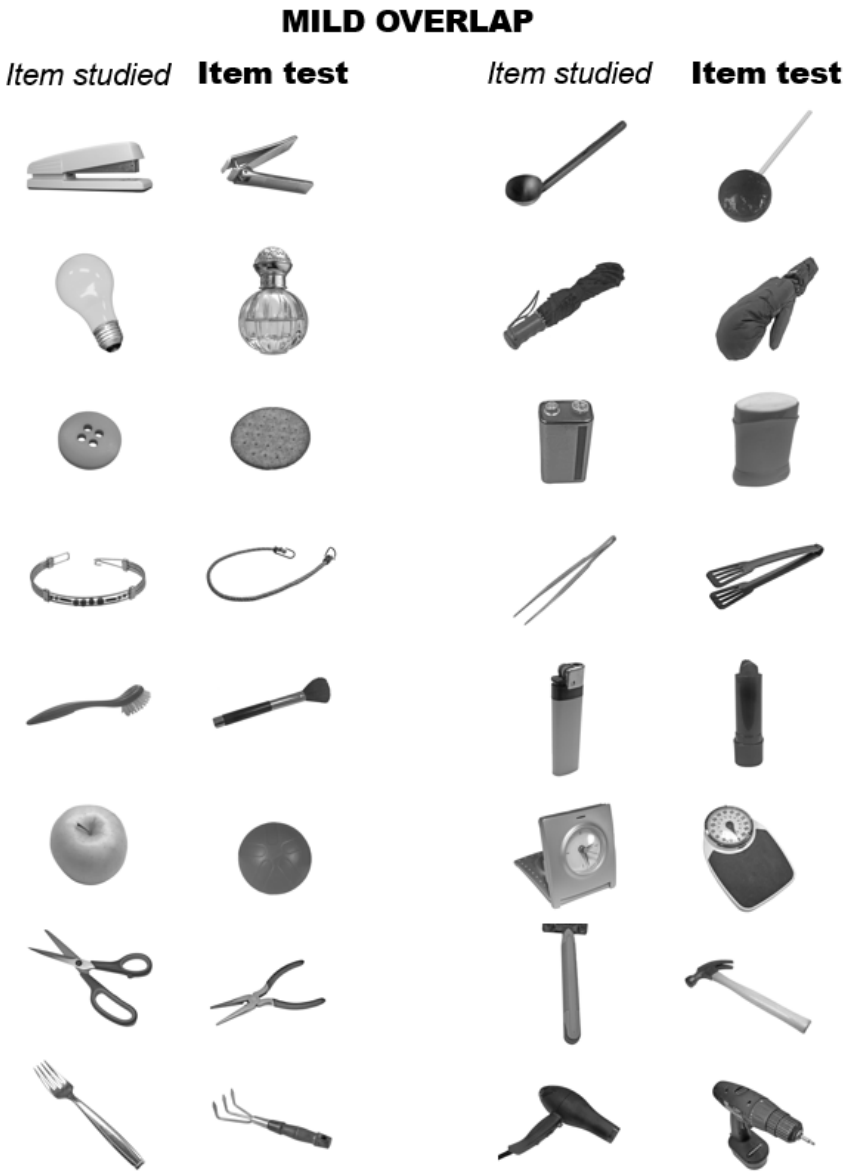


FIGURE 11.5 – Photographies des items étudiés à gauche et des items apparentés de chevauchement modéré à leur droite.



FIGURE 11.6 – Photographies des items étudiés à gauche et des items apparentés de fort chevauchement à leur droite.

Références bibliographiques

Abubakar, I., Tillmann, T., & Banerjee, A. (2015). Global, regional, and national age-sex specific all-cause and cause-specific mortality for 240 causes of death, 1990-2013 : A systematic analysis for the Global Burden of Disease Study 2013. *The Lancet*, *385*(9963), 117–171. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(14)61682-2

Addis, D. R., Pan, L., Musicaro, R., & Schacter, D. L. (2016). Divergent thinking and constructing episodic simulations. *Memory*, *24*(1), 89–97. https://doi.org/10.1080/09658211.2014.985591

Aizpurua, A., & Koutstaal, W. (2010). Aging and Flexible Remembering : Contributions of Conceptual Span, Fluid Intelligence, and Frontal Functioning. *Psychology and Aging*, *25*, 193–207. https://doi.org/10.1037/a0018198

Almeida-Santos, M. A., Barreto-Filho, J. A., Oliveira, J. L. M., Reis, F. P., da Cunha Oliveira, C. C., & Sousa, A. C. S. (2016). Aging, heart rate variability and patterns of autonomic regulation of the heart. *Archives of Gerontology and Geriatrics*, *63*, 1–8. https://doi.org/10.1016/j.archger.2015.11.011

Anderson, J. R. (1974). Retrieval of propositional information from long-term memory. *Cognitive Psychology*, *6*(4), 451–474. https://doi.org/10.1016/0010-0285(74)90021-8

Anderson, P. (2002). Assessment and development of executive function (EF) during childhood. *Child Neuropsychology*, *8*(2), 71–82. https://doi.org/10.1076/chin.8.2.71.8724

Andrade, J., May, J., Deeprose, C., Baugh, S. J., & Ganis, G. (2014). Assessing vividness of mental imagery : The plymouth sensory imagery questionnaire. *British Journal of Psychology*, *105*(4), 547–563. https://doi.org/10.1111/bjop.12050

Anstey, K. J., Hofer, S. M., & Luszcz, M. A. (2003). A Latent Growth Curve Analysis of Late-Life Sensory and Cognitive Function over 8 Years : Evidence for Specific and

Common Factors Underlying Change. *Psychology and Aging*, *18*(4), 714–726. https://doi.org/10.1037/0882-7974.18.4.714

Arndt, J., & Reder, L. M. (2003). The effect of distinctive visual information on false recognition. *Journal of Memory and Language*, *48*, 1–15. https://doi.org/10.1016/S0749-596X(02)00518-1

Ashendorf, L., & McCaffrey, R. J. (2008). Exploring age-related decline on the Wisconsin card sorting test. *Clinical Neuropsychologist*, *22*(2), 262–272. https://doi.org/10.1080/13854040701218436

Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory : A proposed system and its control processes. In K. Spence & J. Spence (Eds.), *The psychology of learning and motivation : Advances in research and theory* (pp. 89–195).

Avons, S. E., & Mason, A. (1999). Effects of visual similarity on serial report and item recognition. *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A : Human Experimental Psychology*, *52*(1), 217–240. https://doi.org/10.1080/713755809

Baddeley, A. D. (1966). Short-term memory for word sequences as a function of acoustic, semantic and formal similarity. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *18*(4), 362–365. https://doi.org/10.1080/14640746608400055

Baddeley, A. D. (1990). The development of the concept of working memory : implications and contributions of neuropsychology. In G. Vallar & T. Shallice (Eds.), *Neuropsychological impairments of short-term memory* (pp. 54–73). https://doi.org/10.1017/cbo9780511665547.004

Baddeley, A. D. (1996). Exploring the central executive. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *49A*(1), 5–28. https://doi.org/10.1080/713755608

Baddeley, A. D. (2000). The episodic buffer : a new component of working memory ? *Trends in Cognitive Sciences*, *4*, 417–423. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01538-2

Baddeley, A. D. (2012). Working memory : Theories, models, and controversies. *Annual Review of Psychology*, *63*(1), 1–29. https://doi.org/10.1146/annurev-psych-120710-100422

Baddeley, A. D., & Hitch, G. (1974). Working Memory. In H. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation vol. 8* (pp. 47–89).

Badham, S. P., Poirier, M., Gandhi, N., Hadjivassiliou, A., & Maylor, E. A. (2016). Aging

and memory as discrimination : Influences of encoding specificity, cue overload, and prior knowledge. *Psychology and Aging*, *31*(7), 758–770. https://doi.org/10.1037/pag0000126

Baker, C. I., Behrmann, M., & Olson, C. R. (2002). Impact of learning on representation of parts and wholes in monkey inferotemporal cortex. *Nature Neuroscience*, *5*(11), 1210–1216. https://doi.org/10.1038/nn960

Balota, D. A., Cortese, M. J., Duchek, J. M., Adams, D., Iii, H. L. R., Mcdermott, K. B., & Yerys, B. E. (1999). Veridical and False Memories in Healthy Older Adults and in Dementia of the Alzheimer'S Type. *Cognitive Neuropsychology*, *16*(3/4/5), 361–384. https://doi.org/10.1080/026432999380834

Baltes, P. B., & Lindenberger, U. (1997). Emergence of a powerful connection between sensory and cognitive functions across the adult life span : A new window to the study of cognitive aging ? *Psychology and Aging*, *12*(1), 12–21. https://doi.org/10.1037/0882-7974.12.1.12

Baluška, F., Gagliano, M., & Witzany, G. (2018). *Memory and learning in plants*. Springer, New York, NY.

Bamidis, P. D., Vivas, A. B., Styliadis, C., Frantzidis, C., Klados, M., Schlee, W., Siountas, A., & Papageorgiou, S. G. (2014). A review of physical and cognitive interventions in aging. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *44*, 206–220. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.03.019

Barense, M. D., Gaffan, D., & Graham, K. S. (2007). The human medial temporal lobe processes online representations of complex objects. *Neuropsychologia*, *45*(13), 2963–2974. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.05.023

Barrouillet, P., Portrat, S., Vergauwe, E., Diependaele, K., & Camos, V. (2011). Further Evidence for Temporal Decay in Working Memory : Reply to Lewandowsky and Oberauer (2009). *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *37*(5), 1302–1317. https://doi.org/10.1037/a0022933

Barsalou, L. W. (1999). Perceptual symbol systems. *Behavioral and Brain Sciences*, *22*(4), 577–609. https://doi.org/10.1017/S0140525X99002149

Barsalou, L. W. (2003). Situated simulation in the human conceptual system. *Language and Cognitive Processes*, *18*(5-6), 513–562. https://doi.org/10.1080/01690960344000026

Barsalou, L. W. (2008). Grounded Cognition. *Annual Review of Psychology*, *59*(1), 617–645. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.59.103006.093639

Barsalou, L. W. (2009). Simulation, situated conceptualization, and prediction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *364*(1521), 1281–1289. https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0319

Barsalou, L. W. (2010). Grounded Cognition : Past, Present, and Future. *Topics in Cognitive Science*, *2*(4), 716–724. https://doi.org/10.1111/j.1756-8765.2010.01115.x

Barsalou, L. W., Simmons, W. K., Barbey, A. K., & Wilson, C. D. (2003). Grounding conceptual knowledge in modality-specific systems. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(2), 84–91. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(02)00029-3

Bartlett, F. c. (1932). *Remembering*. Cambridge University Press England.

Bartolomeo, P., Bachoud-Lévi, A.-C., & Denes, G. (1997). Note Preserved Imagery for Colours in a Patient. *Cortex*, *33*(2), 369–378. https://doi.org/10.1016/S0010-9452(08)70012-1

Bartzokis, G., Lu, P. H., Tingus, K., Mendez, M. F., Richard, A., Peters, D. G., Oluwadara, B., Barrall, K. A., Finn, J. P., Villablanca, P., Thompson, P. M., & Mintz, J. (2010). Lifespan trajectory of myelin integrity and maximum motor speed. *Neurobiology of Aging*, *31*(9), 1554–1562. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2008.08.015

Beaudoin, M., & Desrichard, O. (2009). Validation of a short French state test worry and emotionality scale. *Revue Internationale de Psychologie Sociale*, *22*(1), 79–105.

Begg, I. (1978). Similarity and contrast in memory for relations. *Memory & Cognition*, *6*(5), 509–517. https://doi.org/10.3758/BF03198239

Belleville, S., Peretz, I., & Malenfant, D. (1996). Examination of the working memory components in normal aging and in dementia of the Alzheimer type. *Neuropsychologia*, *34*(3), 195–207. https://doi.org/10.1016/0028-3932(95)00097-6

Belli, R. F., & Loftus, E. F. (1996). The pliability of autobiographical memory : Misinformation and the false memory problem. In D. C. Rubin (Ed.), *Remembering our past : Studies in autobiographical memory* (pp. 157–179).

Ben-David, B. M., & Schneider, B. A. (2009). *A sensory origin for color-word stroop effects in aging : A meta-analysis* (Vol. 16, pp. 505–534). https://doi.org/10.1080/13825580902855862

Ben-David, B. M., & Schneider, B. A. (2010). A sensory origin for color-word stroop effects in aging : Simulating age-related changes in color-vision mimics age-related changes in stroop. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, *17*(6), 730–746. https://doi.org/10.1080/13825585.2010.510553

Bender, A. R., Naveh-Benjamin, M., & Raz, N. (2010). Associative Deficit in Recognition Memory in a Lifespan Sample of Healthy Adults. *Psychology and Aging*, *25*(4), 940–948. https://doi.org/10.1037/a0020595.Associative

Berntson, G. G., Lozano, D. L., & Chen, Y. J. (2005). Filter properties of root mean square successive difference (RMSSD) for heart rate. *Psychophysiology*, *42*(2), 246–252. https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2005.00277.x

Bireta, T. J., Surprenant, A. M., & Neath, I. (2008). Age-related differences in the von Restorff isolation effect. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *61*(3), 345–352. https://doi.org/10.1080/17470210701626608

Bonin, P., & Bugaiska, A. (2014). Une approche novatrice de la mémoire humaine : la mémoire adaptative. *L'Année Psychologique*, *114*(3), 571–610.

Boucard, C. C., Hernowo, A. T., Maguire, R. P., Jansonius, N. M., Roerdink, J. B. T. M., Hooymans, J. M. M., & Cornelissen, F. W. (2009). Changes in cortical grey matter density associated with long-standing retinal visual field defects. *Brain : A Journal of Neurology*, *132*(7), 1898–1906. https://doi.org/10.1093/brain/awp119

Boutet, I., Dawod, K., Chiasson, F., Brown, O., & Collin, C. (2019). Perceptual Similarity Can Drive Age-Related Elevation of False Recognition. *Frontiers in Psychology*, *10*(May), 1–12. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.00743

Bower, G. H. (1972). Mental imagery and associative learning. In L. W. Gregg (Ed.), *Cognition in learning and memory* (pp. 51–88). New York : Wiley.

Bowman, C. R., Chamberlain, J. D., & Dennis, N. A. (2019). Sensory representations supporting memory specificity : Age effects on behavioral and neural discriminability. *Journal of Neuroscience*, *39*(12), 2265–2275. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2022-18.2019

Boyer, P. (2008). Evolutionary economics of mental time travel ? *Trends in Cognitive Sciences*, *12*(6), 219–224. https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.03.003

Bradley, S. D. (2007). Dynamic, embodied, limited-capacity attention and memory : Mode-

ling cognitive processing of mediated stimuli. *Media Psychology*, *9*(1), 211–239. https://doi.org/10.1080/15213260709336810

Brainerd, C. J., & Reyna, V. F. (2005). *The Science of False Memory*. Oxford University Press.

Braun, K. A., Ellis, R., & Loftus, E. F. (2002). Make My Memory : How Advertising Can Change Our Memories of the Past. *Psychology and Marketing*, *19*(1), 1–23. https://doi.org/10.1002/mar.1000

Brenowit, W. D., Kaup, A. R., Lin, F. R., & Yaffe, K. (2018). Multiple sensory impairment is associated with increased risk of dementia among black and white older adults. *The Journals of Gerontology : Series A*, *74*(6), 890–896. https ://doi.org/https://doi.org/10.1093/gerona/gly264

Briglia, J., Servajean, P., Michalland, A. H., Brunel, L., & Brouillet, D. (2018). Modeling an enactivist multiple-trace memory. ATHENA : A fractal model of human memory. *Journal of Mathematical Psychology*, *82*, 97–110. https://doi.org/10.1016/j.jmp.2017.12.002

Brodeur, M. B., Guérard, K., & Bouras, M. (2014). Bank of Standardized Stimuli (BOSS) phase II : 930 new normative photos. *PLoS ONE*, *9*, e106953. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106953

Brouillet, D. (2021). Comment se fait-il qu'une pensée qui émerge ici et maintenant soit attribuée au passé ? *Intellectica*, *74*, 211–228.

Brown, A. J. P., Gow, N. A. R., Warris, A., & Brown, G. D. (2019). Memory in Fungal Pathogens Promotes Immune Evasion, Colonisation, and Infection. *Trends in Microbiology*, *27*(3), 219–230. https://doi.org/10.1016/j.tim.2018.11.001

Brown, G. D. A., & Lamberts, K. (2003). Double Dissociations , Models. *Cortex*, *39*(1), 148–152. http://arxiv.org/abs/S0010-9452(08)70088-1

Brown, G. D. A., Neath, I., & Chater, N. (2007). A Temporal Ratio Model of Memory. *Psychological Review*, *114*(3), 539–576. https://doi.org/10.1037/0033-295X.114.3.539

Brunec, I. K., Robin, J., Olsen, R. K., Moscovitch, M., & Barense, M. D. (2020). Integration and differentiation of hippocampal memory traces. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *118*, 196–208. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.07.024

Brunel, L. (2010). *Vers une réintroduction de l'efficacité mnésique : l'apport des modèles à traces multiples* [PhD thesis]. Université Lumière Lyon 2.

Brunel, L., Goldstone, R. L., Vallet, G. T., Riou, B., & Versace, R. (2013). When seeing a dog activates the bark multisensory generalization and distinctiveness effects. *Experimental Psychology*, *60*(2), 100–112. https://doi.org/10.1027/1618-3169/a000176

Brunel, L., Labeye, É., Lesourd, M., & Versace, R. (2009). The Sensory Nature of Episodic Memory : Sensory Priming Effects Due to Memory Trace Activation. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *35*(4), 1081–1088. https://doi.org/10.1037/a0015537

Brunel, L., Oker, A., Riou, B., & Versace, R. (2010). Memory and consciousness : Trace distinctiveness in memory retrievals. *Consciousness and Cognition*, *19*(4), 926–937. https://doi.org/10.1016/j.concog.2010.08.006

Bubic, A., Yves von Cramon, D., & Schubotz, R. I. (2010). Prediction, cognition and the brain. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*. https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00025

Buckley, M. J., Booth, M. C. A., Rolls, E. T., & Gaffan, D. (2001). Selective perceptual impairments after perirhinal cortex ablation. *Journal of Neuroscience*, *21*(24), 9824–9836. https://doi.org/10.1523/jneurosci.21-24-09824.2001

Buckner, R. L., & Carroll, D. C. (2007). Self-projection and the brain. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*(2), 49–57. https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.11.004

Burke, D. M., & Light, L. L. (1981). Memory and aging : The role of retrieval processes. *Psychological Bulletin*, *90*(3), 513–546. https://doi.org/10.1037/0033-2909.90.3.513

Burke, S. N., Wallace, J. L., Nematollahi, S., Uprety, A. R., & Barnes, C. A. (2010). Pattern separation deficits may contribute to age-associated recognition impairments. *Behavioral Neuroscience*, *124*(5), 559–573. https://doi.org/10.1037/a0020893

Burns, D. J. (2006). Assessing Distinctiveness : Measures of Item-Specific and Relational Processing. In R. R. Hunt & J. B. Worthen (Eds.), *Distinctiveness and memory* (pp. 109–130). New York, NY : Oxford University Press.

Burnside, K., Hope, C., Gill, E., & Morcom, A. M. (2017). Effects of perceptual similarity but not semantic association on false recognition in aging. *PeerJ*, *5*, e4184. https://doi.org/10.7717/peerj.4184

Bussey, T. J., Saksida, L. M., & Murray, E. A. (2002). Perirhinal cortex resolves feature

ambiguity in complex visual discriminations. *European Journal of Neuroscience*, *15*(2), 365–374. https://doi.org/10.1046/j.0953-816x.2001.01851.x

Caetano, M. J. D., Menant, J. C., Schoene, D., Pelicioni, P. H. S., Sturnieks, D. L., & Lord, S. R. (2017). Sensorimotor and Cognitive Predictors of Impaired Gait Adaptability in Older People. *The Journals of Gerontology. Series A, Biological Sciences and Medical Sciences*, *72*(9), 1257–1263. https://doi.org/10.1093/gerona/glw171

Callahan, B. L., Macoir, J., Hudon, C., Bier, N., Chouinard, N., Cossette-Harvey, M., Daigle, N., Fradette, C., Gagnon, L., & Potvin, O. (2010). Normative data for the pyramids and palm trees test in the quebec-french population. *Archives of Clinical Neuropsychology*, *25*(3), 212–217. https://doi.org/10.1093/arclin/acq013

Calvillo, D. P., & Parong, J. A. (2016). The misinformation effect is unrelated to the DRM effect with and without a DRM warning. *Memory*, *24*(3), 324–333. https://doi.org/10.1080/09658211.2015.1005633

Carr, V. A., Castel, A. D., & Knowlton, B. J. (2014). Age-related differences in memory after attending to distinctiveness or similarity during learning. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, *22*(2), 155–169. https://doi.org/10.1080/13825585.2014.898735

Casadesús, J., & D'Ari, R. (2002). Memory in bacteria and phage. *BioEssays*, *24*(6), 512–518. https://doi.org/10.1002/bies.10102

Castellano, S., Guarnera, M., & Di Nuovo, S. (2015). Imagery in Healthy and in Cognitively Impaired Aging. *Clinical Gerontologist*, *38*(2), 103–113. https://doi.org/10.1080/07317115.2014.990599

Cavazzana, A., Röhrborn, A., Garthus-Niegel, S., Larsson, M., Hummel, T., & Croy, I. (2018). Sensory-specific impairment among older people. An investigation using both sensory thresholds and subjective measures across the five senses. *PLoS ONE*, *13*(8), 1–15. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202969

Chalmers, A. F. (1976). *Qu'est-ce que la science*. Paris : La Découverte.

Chapman, M. (1988). *Constructive evolution : Origins and development of Piaget's thought.* Cambridge University Press.

Chater, N. (2003). How much can we learn from double dissociations ? *Cortex*, *39*(1), 167–169. https://doi.org/10.1016/S0010-9452(08)70093-5

Chen, Y. C., & Spence, C. (2017). Assessing the role of the 'unity assumption' on multi-

sensory integration : A review. *Frontiers in Psychology*, *8*(445), 1–22. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00445

Chiaramonte, C., & Rousset, S. (2011). Le concept de représentation mnésique contraint la relation entre perception et mémoire. L'exemple de la sélection attentionnelle. In N. Bault, V. Chambon, N. Maïonchi-Pino, F.-C. Pénicaud, B. Putois, & J.-M. Roy (Eds.), *Peut-on se passer de représentations en sciences cognitives ?* (pp. 69–78).

Christophe, V., Antoine, P., Leroy, T., & Delelis, G. (2009). Évaluation De Deux Stratégies De Régulation Émotionnelle : La Suppression Expressive Et La Réévaluation Cognitive. *Revue Europeenne de Psychologie Appliquee*, *59*(1), 59–67. https://doi.org/10.1016/j.erap.2008.07.001

Chubala, C. M., Ensor, T. M., Neath, I., & Surprenant, A. M. (2020). Dynamic visual noise affects ill-defined, not well-defined, images. *Memory*, *28*(1), 112–127. https://doi.org/10.1080/09658211.2019.1691236

Cimbalo, R. S., & Brink, L. (1982). Aging and the Von Restorff isolation effect in short/term memory. *The Journal of General Psychology*, *106*, 69–76. https://doi.org/10.1080/00221309.1982.9710974

Clark, K. B., Naritoku, D. K., Smith, D. C., Browning, R. A., & Jensen, R. A. (1999). Enhanced recognition memory following vagus nerve stimulation in human subjects. *Nature Neuroscience*, *2*(1), 94–98. https://doi.org/10.1038/4600

Cohen, G. (1990). Recognition and Retrieval of Proper Names : Age Differences in the Fan Effect. *European Journal of Cognitive Psychology*, *2*(3), 193–204. https://doi.org/10.1080/09541449008406204

Colavita, F. B. (1974). Human sensory dominance. *Perception & Psychophysics*, *16*(2), 409–412. https://doi.org/10.3758/BF03203962

Conrad, R., & Hull, A. J. (1964). Information, Acoustic Confusion and Memory Span. *British Journal of Psychology*, *55*(4), 429–432. https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1964.tb00928.x

Conway, M. A. (2001). Sensory-perceptual episodic memory and its context : Autobiographical memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *356*(1413), 1375–1384. https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0940

Corkin, S. (2002). What's new with the amnesic patient H.M. ? *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(2), 153–160. https://doi.org/10.1038/nrn726

Correia, C., Lopez, K. J., Wroblewski, K. E., Huisingh-Scheetz, M., Kern, D. W., Chen, R. C., Schumm, L. P., Dale, W., McClintock, M. K., & Pinto, J. M. (2016). Global sensory impairment in older adults in the United States. *Journal of the American Geriatrics Society*, *64*(2), 306–313. https://doi.org/10.1111/jgs.13955

Cosmides, L., & Tooby, J. (2013). Evolutionary psychology : New perspectives on cognition and motivation. *Annual Review of Psychology*, *64*, 201–229. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.121208.131628

Cowan, N. (1988). Evolving Conceptions of Memory Storage, Selective Attention, and their Mutal Constraints Within the Human Information-Processing System. *Psychological Bulletin*, *104*(2), 163–191.

Cowan, N. (1993). Activation, attention, and short-term memory. *Memory & Cognition*, *21*(2), 162–167. https://doi.org/10.3758/BF03202728

Cowell, R. A., Barense, M. D., & Sadil, P. S. (2019). A roadmap for understanding memory : Decomposing cognitive processes into operations and representations. *eNeuro*, *6*(4). https://doi.org/10.1523/ENEURO.0122-19.2019

Craik, F. I. M. (1986). A functional account of age differences in memory. In F. Lix & H. Hagendorf (Eds.), *Human memory and cognitive capabilities, mechanisms, and performances* (pp. 409–422).

Craik, F. I. M. (1990). Changes with normal aging : A functional view. In R. J. Wurtman, S. Corkin, J. H. Growdon, & E. Ritter-Walker (Eds.), *Advances in neurology : Alzheimer's disease* (pp. 201–205). NewYork : Raven Press.

Craik, F. I. M. (2002). Levels of processing : Past, present ... and future ? *Memory*, *10*(5-6), 305–318. https://doi.org/10.1080/09658210244000135

Craik, F. I. M., & Byrd, M. (1982). Aging and cognitive deficits : The role of attentional resources. In F. I. M. Craik & S. Trehub (Eds.), *Aging and cognitive processes* (pp. 191–211). New York : Plenum Press. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4178-9_11

Craik, F. I. M., & Lockart, R. S. (1972). Levels of Processing : A Framework for Memory Research. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, *11*, 671–684. https://doi.org/10.1016/S0022-5371(72)80001-X

Craik, F. I. M., Routh, D., & Broadbent, D. E. (1983). On the transfer of information from temporary to permanent memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, *302*(1110), 341–359. https://doi.org/10.1098/rstb.1983.0059

Dabic, S., Rey, A. E., Navarro, J., & Versace, R. (2018). Haptic modality takes its time : Dynamic of activations of sensory modalities in perceptual and memory processes. *International Journal of Psychology*, *53*(3), 237–242. https://doi.org/10.1002/ijop.12368

Daigneault, S., Braun, C. M. J., & Whitaker, H. A. (1992). Early Effects of Normal Aging on Perseverative and Non-Perseverative Prefrontal Measures. *Developmental Neuropsychology*, *8*(1), 99–114. https://doi.org/10.1080/87565649209540518

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. https://doi.org/10.1016/0010-0277(89)90005-X

Danckert, S. L., & Craik, F. I. M. (2013). Does aging affect recall more than recognition memory ? *Psychology and Aging*, *28*(4), 902–909. https://doi.org/10.1037/a0033263

Davidson, P. S. R., Vidjen, P., Trincao-Batra, S., & Collin, C. A. (2018). Adults' lure discrimination difficulties on the Mnemonic similarity test are significantly correlated with their visual perception. *The Journals of Gerontology : Series B*. https://doi.org/doi.org/10.1093/geronb/gby130

Davis, S. W., Dennis, N. A., Daselaar, S. M., Fleck, M. S., & Cabeza, R. (2008). Qué PASA ? the posterior-anterior shift in aging. *Cerebral Cortex*, *18*(5), 1201–1209. https://doi.org/10.1093/cercor/bhm155

Dean, G. M., Dewhurst, S. A., Morris, P. E., & Whittaker, A. (2005). Selective interference with the use of visual images in the symbolic distance paradigm. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *31*(5), 1043–1068. https://doi.org/10.1037/0278-7393.31.5.1043

Deese, J. (1959). On the prediction of occurrence of particular verbal intrusions in immediate recall. *Journal of Experimental Psychology*, *58*(1), 17–22. https://doi.org/10.1037/h0046671

Dehaene, S. (2014). *Le code de la conscience*. http://www.amazon.fr/code-conscience-Stanislas-Dehaene/dp/2738131050/ref=sr%7B/_%7D1%7B/_%7D1?s=books%7B/

&%7Die=UTF8%7B/&%7Dqid=1415030407%7B/&%7Dsr=1-1%7B/&%7Dkeywords=stanislas+dehaene

Dempster, F. N. (1992). The rise and fall of the inhibitory mechanism : Toward a unified theory of cognitive development and aging. *Developmental Review*, *12*, 45–75. https://doi.org/10.1016/0273-2297(92)90003-K

Deng, L., Davis, S. W., Monge, Z. A., Wing, E. A., Geib, B. R., Raghunandan, A., & Cabeza, R. (2021). Age-related dedifferentiation and hyperdifferentiation of perceptual and mnemonic representations. *Neurobiology of Aging*, *106*, 55–67. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2021.05.021

Devanand, D. P., Michaels-Marston, K. S., Liu, X., Pelton, G. H., Padilla, M., Marder, K., Bell, K., Stern, Y., & Mayeux, R. (2000). Olfactory deficits in patients with mild cognitive impairment predict Alzheimer's disease at follow-up 1400. *American Journal of Psychiatry*, *157*, 1399–1405. https://doi.org/10.1176/appi.ajp.157.9.1399

Di Paolo, E., De Jaegher, H., & Rohde, M. (2010). Horizons for the enactive nind : values, social interaction, and play. *In Enaction : Towards a New Paradigm for Cognitive Science.*, 31–87.

Diamantopoulou, S., Poom, L., Klaver, P., & Talsma, D. (2011). Visual working memory capacity and stimulus categories : A behavioral and electrophysiological investigation. *Experimental Brain Research*, *209*(4), 501–513. https://doi.org/10.1007/s00221-011-2536-z

Diaz, M., Norell, M., Belkin, J., Singh, A., Reinhart, W., & Lass, J. (2011). Cognitive profile of elders in an ophthalmic ambulatory setting. *British Journal of Ophthalmology*, *95*(1), 24–27. https://doi.org/10.1136/bjo.2010.183459

Dieuleveult, A. L. de, Siemonsma, P. C., Erp, J. B. F. van, & Brouwer, A.-M. (2017). Effects of Aging in Multisensory Integration : A Systematic Review. *Frontiers in Aging Neuroscience*, *9*(80). https://doi.org/10.3389/fnagi.2017.00080

Dijkstra, K., Kaschak, M. P., & Zwaan, R. A. (2007). Body posture facilitates retrieval of autobiographical memories. *Cognition*, *102*(1), 139–149. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2005.12.009

Djordjevic, J., Jones-Gotman, M., De Sousa, K., & Chertkow, H. (2008). Olfaction in patients with mild cognitive impairment and Alzheimer's disease. *Neurobiology of Aging*, *29*(5), 693–706. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2006.11.014

Doorn, J. van, Bergh, D. van den, Böhm, U., Dablander, F., Derks, K., Draws, T., Etz, A., Evans, N. J., Gronau, Q. F., Haaf, J. M., Hinne, M., Kucharský, Š., Ly, A., Marsman, M., Matzke, D., Gupta, A. R. K. N., Sarafoglou, A., Stefan, A., Voelkel, J. G., & Wagenmakers, E. J. (2020). The JASP guidelines for conducting and reporting a Bayesian analysis. *Psychonomic Bulletin and Review*. https://doi.org/10.3758/s13423-020-01798-5

Downing-Doucet, F., & Guérard, K. (2014). A motor similarity effect in object memory. *Psychonomic Bulletin and Review*, *21*(4), 1033–1040. https://doi.org/10.3758/s13423-013-0570-5

Drag, L. L., & Bieliauskas, L. A. (2009). Contemporary review 2009 : cognitive aging. *Journal of Geriatric Psychiatry and Neurology*, *23*(2), 75–93. https://doi.org/10.1177/0891988709358590

Dunlosky, J., Hunt, R. R., & Clark, E. (2000). Is Perceptual Salience Needed in Explanations of the Isolation Effect ? *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *26*(3), 649–657. https://doi.org/10.1037/0278-7393.26.3.649

Dunn, J. C. (2003). The elusive dissociation. *Cortex*, *39*(1), 177–179. https://doi.org/10.1016/S0010-9452(08)70096-0

Dunn, J. C., & Kirsner, K. (2003). What can we infer from double dissociations ? *Cortex*, *39*(1), 1–7. https://doi.org/10.1016/S0010-9452(08)70070-4

Dutriaux, L., & Gyselinck, V. (2016). Learning is better with the hands free : The role of posture in the memory of manipulable objects. *PLoS ONE*, *11*(7). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159108

Dutriaux, L., Nicolas, S., & Gyselinck, V. (2019). Aging and posture in the memory of manipulable objects. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 1–11. https://doi.org/10.1080/13825585.2019.1708252

Dywan, J., & Jacoby, L. L. (1990). Effects of ageing on source monitoring : differences in susceptibility to false fame. *Psychology and Ageing*, *5*(3), 379–387. https://doi.org/10.1037/0882-7974.5.3.379

Earhard, M. (1977). Retrieval failure in the presence of retrieval cues : A comparison of three age groups. *Canadian Journal of Psychology/Revue Canadienne de Psychologie*, *31*(3), 139–150. https://doi.org/10.1037/h0081657

Ebbinghaus, H. (1885). *La mémoire. Recherches de psychologie experimentale*. Paris : L'Harmattan.

Eichenbaum, H. (2017). Prefrontal-hippocampal interactions in episodic memory. *Nature Reviews Neuroscience*, *18*(9), 547–558. https://doi.org/10.1038/nrn.2017.74

Einstein, G. O., & McDaniel, M. A. (1987). Distinctiveness and mnemonic benefits of bizarre imagery. In M. A. McDaniel & M. Pressley (Eds.), *Imagery and related mnemonic processes : Theories, individual differences, and applications* (pp. 78–102). New York : Springer-Verlag.

Ekstrom, A. D., & Yonelinas, A. P. (2020). Precision, binding, and the hippocampus : Precisely what are we talking about ? *Neuropsychologia*, *138*, 107341. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2020.107341

Engelkamp, J., & Zimmer, H. D. (1984). Motor Program Separable Memory Unit. *Psychological Research*, *46*(3), 283–299. https://doi.org/10.1007/BF00308889

Ensor, T. M., Surprenant, A. M., & Neath, I. (2019). Increasing word distinctiveness eliminates the picture superiority effect in recognition : Evidence for the physical-distinctiveness account. *Memory and Cognition*, *47*, 182–193. https://doi.org/10.3758/s13421-018-0858-9

Erez, J., Cusack, R., Kendall, W., & Barense, M. D. (2016). Conjunctive Coding of Complex Object Features. *Cerebral Cortex*, *26*(5), 2271–2282. https://doi.org/10.1093/cercor/bhv081

Eustache, F., & Desgranges, B. (2008). MNESIS : Towards the integration of current multisystem models of memory. *Neuropsychology Review*, *18*(1), 53–69. https://doi.org/10.1007/s11065-008-9052-3

Eysenck, M. W. (1979). Depth, elaboration, and distinctiveness. In L. S. Cermak & F. I. M. Craik (Eds.), *Levels of processing in human memory* (pp. 89–118). Hillsdale, NJ : Lawrence Erlbaum Associates.

Ezzyat, Y., & Davachi, L. (2021). Neural evidence for representational persistence within events. *Journal of Neuroscience*. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0073-21.2021

Fabiani, M. (2006). Multiple Electrophysiological Indices of Distinctiveness. In R. R. Hunt & J. B. Worthen (Eds.), *Distinctiveness and memory* (pp. 339–360).

Farah, M. J. (1994). Neuropsychological inference with an interactive brain : A critique of

the “locality” assumption. *Behavioral and Brain Sciences*, *17*, 43–61. https://doi.org/10.1017/S0140525X00033306

Farias, S. T., Cahn-Weiner, D. A., Harvey, D. J., Reed, B. R., Mungas, D., Kramer, J. H., & Chui, H. (2009). Longitudinal changes in memory and executive functioning are associated with longitudinal change in instrumental activities of daily living in older adults. *Clinical Neuropsychologist*, *23*(3), 446–461. https://doi.org/10.1080/13854040802360558

Feeling, N., Williams, D. W. P., Speller, L. F., Loftus, E. F., Koenig, J., & Thayer, J. F. (2021). Resting state heart rate variability and false memories. *International Journal of Psychophysiology*, *159*(October 2020), 17–22. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2020.08.009

Fidalgo, C. O., Changoor, A. T., Page-Gould, E., Lee, A. C. H., & Barense, M. D. (2016). Early cognitive decline in older adults better predicts object than scene recognition performance. *Hippocampus*, *26*(12), 1579–1592. https://doi.org/10.1002/hipo.22658

Fiore, F., Borella, E., Mammarella, I. C., & Beni, R. de. (2012). Age differences in verbal and visuo-spatial working memory updating : Evidence from analysis of serial position curves. *Memory*, *20*(1), 14–27. https://doi.org/10.1080/09658211.2011.628320

Fodor, J. (1986). *La modularité de l’esprit*. Paris : Les éditions de Minuit.

Folstein, M. F., Folstein, S. E., & McHugh, P. R. (1975). ”Mini-mental state”. A practical method for grading the cognitive state of patients for the clinician. *Journal of Psychiatric Research*, *12*(3), 189–198. https://doi.org/10.1016/0022-3956(75)90026-6

Forrin, N. D., MacLeod, C. M., & Ozubko, J. D. (2012). Widening the boundaries of the production effect. *Memory and Cognition*, *40*(7), 1046–1055. https://doi.org/10.3758/s13421-012-0210-8

Forte, G., Favieri, F., & Casagrande, M. (2019). Heart rate variability and cognitive function : A systematic review. *Frontiers in Neuroscience*, *13*, 1–11. https://doi.org/10.3389/fnins.2019.00710

Foster, C. M., & Giovanello, K. S. (2020). Domain general processes moderate age-related performance differences on the mnemonic similarity task. *Memory*, *28*(4), 528–536. https://doi.org/10.1080/09658211.2020.1743321

Foster, J. K., & Jelicic, M. E. (1999). *Memory : Systems, process, or function ?* Oxford University Press.

Fozard, J. L., & Gordon-Salant, S. (2001). Changes in vision and hearing with aging. In J. E. Birren & K. Warner schaie (Eds.), *Handbook of the psychology of aging* (pp. 241–266). New York : Academic Press.

Frankenberg, C., Knebel, M., Degen, C., Siebert, J. S., Wahl, H. W., & Schröder, J. (2021). Autobiographical Memory in Healthy Aging : a Decade-long Longitudinal Study. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 1–22. https://doi.org/10.1080/13825585.2020.1859082

Fraser, M. A., Shaw, M. E., & Cherbuin, N. (2015). A systematic review and meta-analysis of longitudinal hippocampal atrophy in healthy human ageing. *NeuroImage*, *112*, 364–374. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.03.035

Freund, D., & Smeeding, T. M. (2010). The future costs of health care in ageing societies : Is the glass half full or half empty ? In S. Tuljapurkar, N. Ogawa, & A. H. Gauthier (Eds.), *Ageing in advanced industrial states : Riding the age waves - volume 3* (pp. 173–193). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3553-0_8

Fuster, J. M. (2009). Cortex and memory : Emergence of a new paradigm. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*(11), 2047–2072. https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21280

Gaesser, B., Sacchetti, D. C., Addis, D. R., & Schacter, D. L. (2011). Characterizing Age-Related Changes in Remembering the Past and Imagining the Future. *Psychology and Aging*, *26*(1), 80–84. https://doi.org/10.1037/a0021054

Garfinkel, S. N., Seth, A. K., Barrett, A. B., Suzuki, K., & Critchley, H. D. (2015). Knowing your own heart : Distinguishing interoceptive accuracy from interoceptive awareness. *Biological Psychology*, *104*, 65–74. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2014.11.004

Gauthier, J., & Bouchard, S. (1993). Adaptation Canadienne-Française de la forme révisée du State-Trait Anxiety Inventory de Spielberger. *Canadian Journal of Behavioural Science*, *25*(4), 559–578. https://doi.org/10.1037/h0078881

Gendle, M. H., & Ransom, M. R. (2006). Use of the electronic game SIMON as a measure of working memory span in college age adults. *Journal of Behavioral and Neuroscience Research*, *4*, 1–7.

Gentner, D., & Markman, A. B. (1994). Structural alignment in comparison : No difference

without similarity. *Psychological Science*, *5*, 152–158. https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1994.tb00652.x

Gentsch, A., Weber, A., Synofzik, M., Vosgerau, G., & Schütz-Bosbach, S. (2016). Towards a common framework of grounded action cognition : Relating motor control, perception and cognition. *Cognition*, *146*, 81–89. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2015.09.010

Geovanini, G. R., Vasques, E. R., de Oliveira Alvim, R., Mill, J. G., Andreão, R. V., Vasques, B. K., Pereira, A. C., & Krieger, J. E. (2020). Age and Sex Differences in Heart Rate Variability and Vagal Specific Patterns – Baependi Heart Study. *Global Heart*, *15*(1), 1–12. https://doi.org/10.5334/GH.873

Geraci, L., McDaniel, M. A., Manzano, I., & Roediger, H. L. (2009). The influence of age on memory for distinctive events. *Memory and Cognition*, *37*(2), 175–180. https://doi.org/10.3758/MC.37.2.175

Geraci, L., & Rajaram, S. (2002). The orthographic distinctiveness effect on direct and indirect tests of memory : Delineating the awareness and processing requirements. *Journal of Memory and Language*, *47*(2), 273–291. https://doi.org/10.1016/S0749-596X(02)00008-6

Gerard, L., Zacks, R. T., Hasher, L., & Radvansky, G. A. (1991). Age deficits in retrieval : The fan effect. *Journals of Gerontology*, *46*(4), 131–136. https://doi.org/10.1093/geronj/46.4.P131

Gilbert, S. J., & Burgess, P. W. (2016). Executive function. *Current Biology*, *18*, 110–114. https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.12.014

Gilboa, A., & Marlatte, H. (2017). Neurobiology of Schemas and Schema-Mediated Memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *21*(8), 618–631. https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.04.013

Gillie, B. L., Vasey, M. W., & Thayer, J. F. (2014). Heart Rate Variability Predicts Control Over Memory Retrieval. *Psychological Science*, *25*(2), 458–465. https://doi.org/10.1177/0956797613508789

Gilmore, G. C., Spinks, R. A., & Thomas, C. W. (2006). Age effects in coding tasks : Componential analysis and test of the sensory deficit hypothesis. *Psychology and Aging*, *21*(1), 7–18. https://doi.org/10.1037/0882-7974.21.1.7

Girardeau, G., Benchenane, K., Wiener, S. I., Buzsáki, G., & Zugaro, M. B. (2009). Selec-

tive suppression of hippocampal ripples impairs spatial memory. *Nature Neuroscience*, *12*(10), 1222–1223. https://doi.org/10.1038/nn.2384

Glasser, A., Croft, M. A., & Kaufman, P. L. (2001). Aging of the human crystalline lens and presbyopia. *International Ophthalmology Clinics*, *41*(2), 1–15. https://doi.org/10.1097/00004397-200104000-00003

Glenberg, A. M. (1997). What memory is for. *Behavioral and Brain Sciences*, *20*(1), 1–19. https://doi.org/10.1017/S0140525X97000010

Glenberg, A. M., & Swanson, N. G. (1986). A temporal distinctiveness theory of recency and modality effects. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, *12*(1), 3–15. https://doi.org/10.1037/0278-7393.12.1.3

Glenberg, A. M., Witt, J. K., & Metcalfe, J. (2013). From the Revolution to Embodiment : 25 Years of Cognitive Psychology. *Perspectives on Psychological Science*, *8*(5), 573–585. https://doi.org/10.1177/1745691613498098

Glisky, E. (2007). Changes in cognitve functions in human aging. In D. R. Ridde (Ed.), *Brain aging :models, methods, and mechanisms* (pp. 3–20). Boca Raton, FL :CRC Press.

Glodzik-Sobanska, L., Reisberg, B., De Santi, S., Babb, J. S., Pirraglia, E., Rich, K. E., Brys, M., & De Leon, M. J. (2007). Subjective memory complaints : Presence, severity and future outcome in normal older subjects. *Dementia and Geriatric Cognitive Disorders*, *24*, 177–184. https://doi.org/10.1159/000105604

Godden, D. R., & Baddeley, A. D. (1975). Context-Dependent Memory in Two Natural Environments : on Land and Underwater. *British Journal of Psychology*, *66*(3), 325–331. https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1975.tb01468.x

Goh, W. D., & Lu, S. H. X. (2012). Testing the myth of the encoding-retrieval match. *Memory and Cognition*, *40*(1), 28–39. https://doi.org/10.3758/s13421-011-0133-9

Goldinger, S. D., Papesh, M. H., Barnhart, A. S., Hansen, W. A., & Hout, M. C. (2016). The poverty of embodied cognition. *Psychonomic Bulletin and Review*, *23*(4), 959–978. https://doi.org/10.3758/s13423-015-0860-1

Goldstone, R. L. (2000). Unitization during category learning. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *26*(1), 86–112. https://doi.org/10.1037/0096-1523.26.1.86

Goldstone, R. L., & Barsalou, L. W. (1998). Reuniting perception and conception. *Cognition*, *65*, 231–262. https://doi.org/10.1016/S0010-0277(97)00047-4

Golub, J. S. (2017). Brain changes associated with age-related hearing loss. *Current Opinion in Otolaryngology and Head and Neck Surgery*, *25*(5), 347–352. https://doi.org/10.1097/MOO.0000000000000387

Gounden, Y., & Nicolas, S. (2015). Investigating secondary-distinctiveness-based effects in aging and Alzheimer's disease patients. *Scandinavian Journal of Psychology*, *56*, 283–289. https://doi.org/10.1111/sjop.12210

Graham, K. S., Barense, M. D., & Lee, A. C. H. (2010). Neuropsychologia Going beyond LTM in the MTL : A synthesis of neuropsychological and neuroimaging findings on the role of the medial temporal lobe in memory and perception. *Neuropsychologia*, *48*, 831–853. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.01.001

Greene, N. R., & Naveh-Benjamin, M. (2020). A Specificity Principle of Memory : Evidence From Aging and Associative Memory. *Psychological Science*, *31*(3), 316–331. https://doi.org/10.1177/0956797620901760

Greene, R. L. (1992). *Human memory : Paradigms and paradoxes*. Hillsdale, NJ : Lawrence Erlbaum Associates.

Greenwood, P. M. (2000). The frontal aging hypothesis evaluated. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *6*(6), 705–726. https://doi.org/10.1017/S1355617700666092

Grossberg, S. (1978). A theory of visual coding, memory, and development. In E. L. J. Leeuwenberg & H. F. J. Buffart (Eds.), *Formal theories of visual perception* (pp. 7–26).

Guérard, K., Morey, C. C., Lagacé, S., & Tremblay, S. (2013). Asymmetric binding in serial memory for verbal and spatial information. *Memory and Cognition*, *41*(3), 378–391. https://doi.org/10.3758/s13421-012-0275-4

Guérard, K., Neath, I., Surprenant, A. M., & Tremblay, S. (2010). Distinctiveness in serial memory for spatial information. *Memory and Cognition*, *38*(1), 83–91. https://doi.org/10.3758/MC.38.1.83

Guérard, K., Tremblay, S., & Saint-Aubin, J. (2009). Similarity and binding in memory : Bound to be detrimental. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *62*(1), 26–32. https://doi.org/10.1080/17470210802215277

Guitard, D., & Cowan, N. (2020). Do we use visual codes when information is not presented visually ? *Memory and Cognition*, *48*(8), 1522–1536. https://doi.org/10.3758/s13421-020-01054-0

Gunter, R. W., Bodner, G. E., & Azad, T. (2007). Generation and mnemonic encoding induce a mirror effect in the DRM paradigm. *Memory and Cognition*, *35*(5), 1083–1092. https://doi.org/10.3758/BF03193480

Hainmueller, T., & Bartos, M. (2020). Dentate gyrus circuits for encoding, retrieval and discrimination of episodic memories. *Nature Reviews Neuroscience*, *21*, 153–168. https://doi.org/10.1038/s41583-019-0260-z

Hallett, M. (2000). Transcranial magnetic stimulation and the human brain. *Nature*, *406*(6792), 147–150. https://doi.org/10.1038/35018000

Hamilton, M., & Geraci, L. (2006). The Picture Superiority Effect in Conceptual Implicit Memory : A Conceptual Distinctiveness Hypothesis. *The American Journal of Psychology*, *119*(1), 1–20. https://doi.org/10.2307/20445315

Hart, J. T. (1965). Memory and the feeling-of-knowing experience. *Journal of Educational Psychology*, *56*(4), 208–2016. https://doi.org/10.1037/h0022263

Hasher, L., Stoltzfus, E. R., Zacks, R. T., & Rypma, B. (1991). Age and Inhibition. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, *17*(1), 163–169. https://doi.org/10.1037/0278-7393.17.1.163

Hämäläinen, A., Phillips, N., Wittich, W., Pichora-Fuller, M. K., & Mick, P. (2019). Sensory-cognitive associations are only weakly mediated or moderated by social factors in the Canadian Longitudinal Study on Aging. *Scientific Reports*, *9*(1), 1–8. https://doi.org/10.1038/s41598-019-55696-5

Hebb, D. O. (1949). *The Organization of Behavior ; A Neuropsychological Theory*. A Wiley Book in Clinical Psychology. https://doi.org/10.2307/1418888

Heine, C., & Browning, C. (2015). Dual sensory loss in older adults : A systematic review. *Gerontologist*, *55*(5), 913–928. https://doi.org/10.1093/geront/gnv074

Heinrich, A., Ferguson, M. A., & Mattys, S. L. (2019). Effects of Cognitive Load on Pure-Tone Audiometry Thresholds in Younger and Older Adults. *Ear and Hearing*, *41*(4), 907–917. https://doi.org/10.1097/aud.0000000000000812

Hernández-Vicente, A., Hernando, D., Santos-Lozano, A., Rodríguez-Romo, G., Vicente-

Rodríguez, G., Pueyo, E., Bailón, R., & Garatachea, N. (2020). Heart Rate Variability and Exceptional Longevity. *Frontiers in Physiology*, *11 :566399*. https://doi.org/10.3389/fphys.2020.566399

Herrera-Guzmán, I., Peña-Casanova, J., Lara, J. P., Gudayol-Ferré, E., & Böhm, P. (2004). Influence of age, sex, and education on the Visual Object and Space Perception Battery (VOSP) in a healthy normal elderly population. *Clinical Neuropsychologist*, *18*(3), 385–394. https://doi.org/10.1080/1385404049052421

Hill, A. (1965). President's Address The Environment and Disease : Association or causation ? *Proceedings of the Royal Society of Medicine*, *58*(5), 295–300.

Hintzman, D. L. (1984). MINERVA 2 : A simulation model of human memory. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, *16*(2), 96–101. https://doi.org/10.3758/BF03202365

Hintzman, D. L. (1986). "Schema abstraction" in a multiple-trace memory model. *Psychological Review*, *93*(4), 411–428. https://doi.org/10.1037//0033-295x.93.4.411

Hintzman, D. L. (1990). Human Learning and Memory : Connection and Dissociations. *Annual Review of Psychology*, *41*, 109–139. https://doi.org/10.1146/annurev.ps.41.020190.000545

Hintzman, D. L. (2001). udgments of frequency and recency : How they relate to reports of subjective awareness. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, *27*(6), 1347–1358. https://doi.org/10.1037/0278-7393.27.6.1347

Hommel, B. (2009). Action control according to TEC (theory of event coding). *Psychological Research*, *73*(4), 512–526. https://doi.org/10.1007/s00426-009-0234-2

Hopfield, J. J. (1984). Neurons with graded response have collective computational properties like those of two-state neurons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *81*, 3088–3092. https://doi.org/10.1073/pnas.81.10.3088

Hopkins, R. H., & Edwards, R. E. (1972). Pronunciation effects in recognition memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, *11*(4), 534–537. https://doi.org/10.1016/S0022-5371(72)80036-7

Howe, M. L. (2000). *The fate of early memories : Developmental science and the retention of childhood experiences.*

Huff, M. J., & Aschenbrenner, A. J. (2018). Item-specific processing reduces false re-

cognition in older and younger adults : Separating encoding and retrieval using signal detection and the diffusion model. *Memory and Cognition*, *46*(8), 1287–1301. https://doi.org/10.3758/s13421-018-0837-1

Huff, M. J., & Bodner, G. E. (2013). When does memory monitoring succeed versus fail ? Comparing item-specific and relational encoding in the drm paradigm. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *39*(4), 1246–1256. https://doi.org/10.1037/a0031338

Humes, L. E., & Floyd, S. S. (2005). Measures of working memory, sequence learning, and speech recognition in the elderly. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*, *48*, 224–235. https://doi.org/10.1044/1092-4388(2005/016)

Humes, L. E., & Young, L. A. (2016). Sensory-Cognitive Interactions in Older Adults. *Ear Hear*, *37*(Suppl 1), 52S–61S. https://doi.org/10.1097/AUD.0000000000000303

Hunt, R. R. (1995). The subtlety of distinctiveness : What von Restorff really did. *Psychonomic Bulletin & Review*, *2*(1), 105–112. https://doi.org/10.3758/BF03214414

Hunt, R. R. (2006). The concept of distinctiveness in memory research. In R. R. Hunt & J. B. Worthen (Eds.), *Distinctiveness and memory* (pp. 1–25). New York : Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195169669.001.0001

Hunt, R. R. (2013). Precision in Memory Through Distinctive Processing. *Current Directions in Psychological Science*, *22*(1), 10–15. https://doi.org/10.1177/0963721412463228

Hunt, R. R., & Einstein, G. O. (1981). Relational and item-specific information in memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, *20*(5), 497–514. https://doi.org/10.1016/S0022-5371(81)90138-9

Hunt, R. R., & Elliot, J. M. (1980). The role of nonsemantic information in memory : Orthographic distinctiveness effects on retention. *Journal of Experimental Psychology : General*, *109*(1), 49–74. https://doi.org/10.1037/0096-3445.109.1.49

Hunt, R. R., & Lamb, C. A. (2001). What causes the isolation effect ? *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, *27*(6), 1359–1366. https://doi.org/10.1037/0278-7393.27.6.1359

Hunt, R. R., & Smith, R. E. (1996). Accessing the particular from the general : The power

of distinctiveness in the context of organization. *Memory and Cognition*, *24*(2), 217–225. https://doi.org/10.3758/BF03200882

Hunt, R. R., Smith, R. E., & Dunlap, K. R. (2011). How does distinctive processing reduce false recall ? *Journal of Memory and Language*, *65*(4), 378–389. https://doi.org/10.1016/j.jml.2011.06.003

Hunt, R. R., & Worthen, J. B. (2006). *Distinctiveness and memory*. New York : Oxford University Press.

Ioannidis, C. A., & Siegling, A. B. (2015). Criterion and incremental validity of the emotion regulation questionnaire. *Frontiers in Psychology*, *6*(MAR). https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00247

Irish, M., & Vatansever, D. (2020). Rethinking the episodic-semantic distinction from a gradient perspective. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *32*, 43–49. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2020.01.016

Israel, L., & Schacter, D. L. (1997). Pictorial encoding reduces false recognition of semantic associates. *Psychonomic Bulletin and Review*, *4*(4), 577–581. https://doi.org/10.3758/BF03214352

Jacoby, L. L. (1999). Ironic Effects of Repetition : Measuring Age-Related Differences in Memory. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *25*(1), 3–22. https://doi.org/10.1037/0278-7393.25.1.3

Jalbert, A., Saint-Aubin, J., & Tremblay, S. (2008). Visual similarity in short-term recall for where and when. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *61*(3), 353–360. https://doi.org/10.1080/17470210701634537

Jamieson, R. K., Mewhort, D. J. K., & Hockley, W. E. (2016). A Computational Account of the Production Effect : Still Playing Twenty Questions with Nature. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, *70*(2), 154–164. https://doi.org/10.1037/cep0000081

John, E. R. (2002). The neurophysics of consciousness. *Brain Research Reviews*, *39*(1), 1–28. https://doi.org/10.1016/S0165-0173(02)00142-X

Johnson, M. K. (1997). Source monitoring and memory distortion. *Philosophical Transaction of the Royal Society*, *3452*(1362), 1733–1745. https://doi.org/10.1098/rstb.1997.0156

Johnson, M. K., Hashtroudi, S., & Lindsay, D. S. (1993). Source monitoring. *Psychological Bulletin*, *114*(1), 3–28.

Kandel, E. R., Schwartz, J. H., & Jessell, T. M. (2000). *Principles of neuranl science*. New York : McGraw-Hill.

Kelley, M. R., & Nairne, J. S. (2001). Von Restorff Revisited : Isolation, Generation, and Memory for Order. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *27*(1), 54–66. https://doi.org/10.1037/0278-7393.27.1.54

Kent, B. A., Hvoslef-Eide, M., Saksida, L. M., & Bussey, T. J. (2016). The representational-hierarchical view of pattern separation : Not just hippocampus, not just space, not just memory ? *Neurobiology of Learning and Memory*, *129*, 99–106. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2016.01.006

Keresztes, A., Ngo, C. T., Lindenberger, U., Werkle-Bergner, M., & Newcombe, N. S. (2018). Hippocampal Maturation Drives Memory from Generalization to Specificity. *Trends in Cognitive Sciences*, *22*(8), 676–686. https://doi.org/10.1016/j.tics.2018.05.004

Khun, T. (1983). *La structure des révolutions scientifiques*. Paris : Flammarion.

Kim, H. (2016). Default network activation during episodic and semantic memory retrieval : A selective meta-analytic comparison. *Neuropsychologia*, *80*, 35–46. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.11.006

Kinoshita, T., & Seki, M. (2014). Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. *Plant and Cell Physiology*, *55*(11), 1859–1863. https://doi.org/10.1093/pcp/pcu125

Kirwan, C., Hartshorn, A., Stark, S. M., Goodrich-Hunsaker, N. J., Hopkins, R. O., & Stark, C. E. L. (2012). Pattern separation deficits following damage to the hippocampus. *Neuropsychologia*, *50*(10), 2408–2414. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.06.011

Klein, P. D. (2008). Contemporary Responses to Agrippa's Trilemma. In J. Greco (Ed.), *The oxford handbook of skepticism* (pp. 484–503). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780195183214.003.0023

Klein, S. B., Cosmides, L., Tooby, J., & Chance, S. (2002). Decisions and the evolution of memory : Multiple systems, multiple functions. *Psychological Review*, *109*(2), 306–329. https://doi.org/10.1037/0033-295X.109.2.306

Klein, S. B., Robertson, T. E., & Delton, A. W. (2010). Facing the future : Memory as an evolved system for planning future acts. *Memory and Cognition*, *38*, 13–22. https://doi.org/10.3758/MC.38.1.13

Klein, S. B., Robertson, T. E., & Delton, A. W. (2011). The future-orientation of memory : Planning as a key component mediating the high levels of recall found with survival processing. *Memory*, *19*(2), 121–139. https://doi.org/10.1080/09658211.2010.537827

Kline, S., & Groninger, L. D. (1991). The imagery bizarreness effect as a function of sentence complexity and presentation time. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *29*(1), 25–27. https://doi.org/10.3758/BF03334758

Knopf, M. (1991). Having shaved a kiwi fruit : Memory of unfamiliar subject-performed actions. *Psychological Research*, *53*, 203–211. https://doi.org/10.1007/BF00941388

Koen, J. D., Hauck, N., & Rugg, M. D. (2019). The relationship between age, neural differentiation, and memory performance. *Journal of Neuroscience*, *39*(1), 149–162. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1498-18.2018

Koriat, A. (1993). How do we know that we know ? The accessibility model of the feeling of knowing. *Psychological Review*, *100*(4), 609–639. https://doi.org/10.1037/0033-295X.100.4.609

Koriat, A. (1997). Monitoring one's own knowledge during Study : A Cue-Utilization approach to judgments of learning. *Journal of Experimental Psychology : General*, *126*(4), 349–370. https://doi.org/10.1037/0096-3445.126.4.349

Koriat, A., & Goldsmith, M. (1996). Memory metaphors and the real-life/laboratory controversy : Correspondence versus storehouse conceptions of memory. *Behavioral and Brain Sciences*, *19*(2), 167–228. https://doi.org/10.1017/S0140525X00042114

Koriat, A., Goldsmith, M., & Pansky, A. (2000). Toward a Psychology of Memory Accuracy. *Annual Review of Psychology*, *51*, 15–31. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.51.1.481

Korkki, S. M., Richter, F. R., Jeyarathnarajah, P., & Simons, J. S. (2020). Healthy ageing reduces the precision of episodic memory retrieval. *Psychology and Aging*, *35*(1), 124–142. https://doi.org/10.1037/pag0000432

Kosslyn, S. M. (1980). *Image and Mind*. Cambridge, MA : Harvard Univ. Press.

Kosslyn, S. M. (1994). *Image and Brain*. Cambridge, MA : MIT Press.

Kosslyn, S. M., Thompson, W. L., Klm, I. J., & Alpert, N. M. (1995). Topographical representations of mental images in primary visual cortex. *Nature*, *378*(6556), 496–498. https://doi.org/10.1038/378496a0

Koutstaal, W., & Schacter, D. L. (1997). Gist-based false recognition of pictures in older and younger adults. *Journal of Memory and Language*, *37*(4), 555–583. https://doi.org/10.1006/jmla.1997.2529

Koutstaal, W., Schacter, D. L., Johnson, M. K., & Galluccio, L. (1999). Facilitation and impairment of event memory produced by photograph review. *Memory and Cognition*, *27*(3), 478–493. https://doi.org/10.3758/BF03211542

Kray, J., Li, K. Z. H., & Lindenberger, U. (2002). Age-related changes in task-switching components : The role of task uncertainty. *Brain and Cognition*, *49*(3), 363–381. https://doi.org/10.1006/brcg.2001.1505

Kuhl, P. K., Stevens, E., Hayashi, A., Deguchi, T., Kiritani, S., & Iverson, P. (2006). Infants show a facilitation effect for native language phonetic perception between 6 and 12 months. *Developmental Science*, *9*(2). https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2006.00468.x

Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2007). Match-mismatch processes underlie human hippocampal responses to associative novelty. *Journal of Neuroscience*, *27*(32), 8517–8524. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1677-07.2007

Kumaran, D., & McClelland, J. L. (2012). Generalization through the recurrent interaction of episodic memories : A model of the hippocampal system. *Psychological Review*, *119*(3), 573–616. https://doi.org/10.1037/a0028681

Labeye, E., Oker, A., Badard, G., & Versace, R. (2008). Activation and integration of motor components in a short-term priming paradigm. *Acta Psychologica*, *129*(1), 108–111. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2008.04.010

Laborde, S., Mosley, E., & Thayer, J. F. (2017). Heart rate variability and cardiac vagal tone in psychophysiological research - Recommendations for experiment planning, data analysis, and data reporting. *Frontiers in Psychology*, *8*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00213

Lakatos, I. (1976). Falsification and the methodology of scientific research programmes. In *Can theories be refuted ?* (pp. 205–259). Springer, Dordrecht.

Lambert, G., & Kussel, E. (2014). Memory and Fitness Optimization of Bacteria under Fluctuating Environments. *PLoS Genetics*, *10*(9). https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004556

Langevin, S., Sauzéon, H., Taconnat, L., & Bernard, N. (2009). Les fausses reconnaissances induites par les paradigmes DRM, MI et tâches dérivées. *L'Année Psychologique*, *109*(4), 699–729. https://doi.org/10.4074/s0003503309004059

Leal, S. L., Noche, J. A., Murray, E. A., & Yassa, M. A. (2017). Age-related individual variability in memory performance is associated with amygdala-hippocampal circuit function and emotional pattern separation. *Neurobiology of Aging*, *49*, 9–19. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2016.08.018

Leal, S. L., & Yassa, M. A. (2018). Integrating new findings and examining clinical applications of pattern separation. *Nature Neuroscience*, *21*(2), 163–173. https://doi.org/10.1038/s41593-017-0065-1

Lee, A. C. H., Yeung, L. K., & Barense, M. D. (2012). The hippocampus and visual perception. *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*. https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00091

Lemogne, C., Piolino, P., Friszer, S., Claret, A., Girault, N., Jouvent, R., Allilaire, J. F., & Fossati, P. (2006). Episodic autobiographical memory in depression : Specificity, autonoetic consciousness, and self-perspective. *Consciousness and Cognition*, *15*(2), 258–268. https://doi.org/10.1016/j.concog.2005.07.005

Leon, M., & Woo, C. (2018). Environmental enrichment and successful aging. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *12*(July), 1–13. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2018.00155

Leritz, E. C., Grande, L. J., & Bauer, R. M. (2006). Temporal lobe epilepsy as a model to understand human memory : The distinction between explicit and implicit memory. *Epilepsy and Behavior*, *9*(1), 1–13. https://doi.org/10.1016/j.yebeh.2006.04.012

Levine, B., Svoboda, E., Hay, J. F., Winocur, G., & Moscovitch, M. (2002). Aging and autobiographical memory : Dissociating episodic from semantic retrieval. *Psychology and Aging*, *17*(4), 677–689. https://doi.org/10.1037/0882-7974.17.4.677

Li, K., Rüdiger, H., & Ziemssen, T. (2019). Spectral analysis of heart rate variability : Time window matters. *Frontiers in Neurology*, *10*. https://doi.org/10.3389/fneur.2019.00545

Li, S. C., Lindenberger, U., & Sikström, S. (2001). Aging cognition : From neuromodulation

to representation. *Trends in Cognitive Sciences*, *5*(11), 479–486. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01769-1

Lim, C., & Alexander, M. P. (2009). Stroke and episodic memory disorders. *Neuropsychologia*, *47*(14), 3045–3058. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.08.002

Lin, F. R., Ferrucci, L., Metter, E. J., An, Y., Zonderman, A. B., & Resnick, S. M. (2011). Hearing Loss and Cognition in the Blatimore Longitudinal Study of Aging. *Neuropsychology*, *25*(6), 763–770. https://doi.org/10.1037/a0024238.

Lin, F. R., Yaffe, K., Xia, J., Xue, Q. L., Harris, T. B., Purchase-Helzner, E., Satterfield, S., Ayonayon, H. N., Ferrucci, L., & Simonsick, E. M. (2013). Hearing loss and cognitive decline in older adults. *JAMA Internal Medicine*, *173*(4), 293–299. https://doi.org/10.1001/jamainternmed.2013.1868

Lin, M. Y., Gutierrez, P. R., Stone, K. L., Yaffe, K., Ensrud, K. E., Fink, H. A., Sarkisian, C. A., Coleman, A. L., & Mangione, C. M. (2004). Vision impairment and combined vision and hearing impairment predict cognitive and functional decline in older women. *Journal of the American Geriatrics Society*, *52*(12), 1996–2002. https://doi.org/10.1111/j.1532-5415.2004.52554.x

Lindenberger, U., & Baltes, P. B. (1994). Sensory functioning and intelligence in old age : a strong connection. *Psychology and Aging*, *9*(3), 339–355. https://doi.org/10.1037/0882-7974.9.3.339

Lindenberger, U., Scherer, H., & Baltes, P. B. (2001). The strong connection between sensory and cognitive performance in old age : Not due to sensory acuity reductions operating during cognitive assessment. *Psychology and Aging*, *16*(2), 196–205. https://doi.org/10.1037/0882-7974.16.2.196

Livins, K., & Doumas, L. (2012). Is Embodied Cognition Infallible or Falsifiable ? Investigating the Thesis as a Sound Scientific Theory. *Proceedings of the Annual Meeting of the Cognitive Science Society*, *34*(34), 1936–1941. http://palm.mindmodeling.org/cogsci2012/papers/0339/paper0339.pdf

Loeffler, J., Raab, M., & Cañal-Bruland, R. (2016). A lifespan perspective on embodied cognition. *Frontiers in Psychology*, *7*(845), 1–6. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00845

Loftus, E. F., & Palmer, J. C. (1974). Reconstruction of automobile destruction : An

example of the interaction between language and memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, *13*(5), 585–589. https://doi.org/10.1016/S0022-5371(74)80011-3

Loftus, E. F., & Palmer, J. C. (1996). Eyewitness Testimony. In P. Banyard & A. Grayson (Eds.), *Introducing psychological research : Sixty studies that shape psychology* (pp. 305–309). https://doi.org/10.1007/978-1-349-24483-6_46

Logan, G. D. (1988). Toward an Instance Theory of Automatization. *Psychological Review*, *95*(4), 492–527. https://doi.org/10.1037/0033-295X.95.4.492

Loughrey, D. G., Kelly, M. E., Kelley, G. A., Brennan, S., & Lawlor, B. A. (2018). Association of Age-Related Hearing Loss With Cognitive Function, Cognitive Impairment, and Dementia. *JAMA Otolaryngology–Head & Neck Surgery*, *144*(2), 115–126. https://doi.org/10.1001/jamaoto.2017.2513

Lustig, C., Hasher, L., & Zacks, R. T. (2007). Inhibitory deficit theory : Recent developments in a "new view". In *Inhibition in cognition* (pp. 145–162). https://doi.org/10.1037/11587-008

Mackinnon, A., Ritchie, K., & Mulligan, R. (1999). The measurement properties of a French language adaptation of the national adult reading test. *International Journal of Methods in Psychiatric Research*, *8*(1), 27–38. https://doi.org/10.1002/mpr.54

MacLeod, C. M., Gopie, N., Hourihan, K. L., Neary, K. R., & Ozubko, J. D. (2010). The Production Effect : Delineation of a Phenomenon. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *36*(3), 671–685. https://doi.org/10.1037/a0018785

Macmillan, N. A., & Creelman, C. D. (2005). *Detection theory : A user's guide, 2nd ed.*

Macrae, C. N., Miles, L. B., & Best, S. B. (2012). Moving through Time. Mental Time Travel and Social Behavior. In J. P. Forgas, K. Fiedler, & C. Sedikides (Eds.), *Social thinking and interpersonal behavior* (pp. 113–126). New York : Psychology Press.

Madore, K. P., Gaesser, B., & Schacter, D. L. (2014). Constructive episodic simulation : Dissociable effects of a specificity induction on remembering, imagining, and describing in young and older adults. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *40*(3), 609–622. https://doi.org/10.1037/a0034885

Madore, K. P., Jing, H. G., & Schacter, D. L. (2019). Selective effects of specificity inductions on episodic details : evidence for an event construction account. *Memory*, *27*(2), 250–260. https://doi.org/10.1080/09658211.2018.1502322

Magnon, V., Dutheil, F., & Vallet, G. T. (2021). Benefits from one session of deep and slow breathing on vagal tone and anxiety in young and older adults. *Scientific Reports*, *11*(19267). https://doi.org/10.1038/s41598-021-98736-9

Mahieu, R., & Sédillot, B. (2001). Départ à la retraite, irréversibilité et incertitude. *Economie & Prévision*, *149*(3), 87–101.

Mahon, B. Z. (2015). What is embodied about cognition ? Bradford. *Language and Cognitive Neuroscience*, *30*(4), 420–429. https://doi.org/10.1080/23273798.2014.987791

Mahon, B. Z., & Caramazza, A. (2008). A critical look at the embodied cognition hypothesis and a new proposal for grounding conceptual content. *Journal of Physiology Paris*, *102*(1-3), 59–70. https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2008.03.004

Malenka, R. C., & Bear, M. F. (2004). LTP and LTD : An embarrassment of riches. *Neuron*, *44*(1), 5–21. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2004.09.012

Mankin, E. A., & Fried, I. (2020). Modulation of Human Memory by Deep Brain Stimulation of the Entorhinal-Hippocampal Circuitry. *Neuron*, *106*(2), 218–235. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2020.02.024

Markman, A. B. (1996). Structural alignment in similarity and difference judgments. *Psychonomic Bulletin and Review*, *3*(2), 227–230. https://doi.org/10.3758/BF03212423

Markman, A. B., & Gentner, D. (2005). Nonintentional similarity processing. In R. Hassin, J. R. Bargh, & J. S. Uleman (Eds.), *The new unconscious* (pp. 107–137). New York, NY : Oxford University Press.

Marr, D. (1971). Simple memory : a theory for archicortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *262*(841), 23–81. https://doi.org/10.1098/rstb.1971.0078

Marr, D. (1982). *Vision. San Francisco : The MIT Press*. https://doi.org/10.7551/mitpress/9780262514620.001.0001

Martin, S. J., Grimwood, P. D., & Morris, R. G. M. (2000). Synaptic plasticity and memory : an evaluation of the hypothesis. *Annual Review of Neuroscience*, *23*, 649–711. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.23.1.649

Masuda, Y. (1999). Mechanism of behavioral adaptation : Analyses by a simple model. *Medical Hypotheses*, *52*(2), 115–117. https://doi.org/10.1054/mehy.1997.0634

Mate, J., & Baques, J. (2009). Visual similarity at encoding and retrieval in an item

recognition task. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *62*(7), 1277–1284. https://doi.org/10.1080/17470210802680769

Mathews, R. (1954). Recall as a function of number of classificatory categories. *Journal of Experimental Psychology*, *47*(4), 241–247. https://doi.org/10.1037/h0060498

Mathôt, S., Schreij, D., & Theeuwes, J. (2012). OpenSesame : An open-source, graphical experiment builder for the social sciences. *Behavior Research Methods*, *44*(2), 314–324. https://doi.org/10.3758/s13428-011-0168-7

Mattei, T. A. (2011). Unveiling complexity : non-linear and fractal analysis in neuroscience and cognitive psychology. *Frontiers in Computational Neuroscience*, *8*. https://doi.org/10.3389/fncom.2014.00017

Matusz, P. J., Wallace, M. T., & Murray, M. M. (2017). A multisensory perspective on object memory. *Neuropsychologia*, *105*, 243–252. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.04.008

Matzen, L. E., & Benjamin, A. S. (2013). Older and wiser : older adults' episodic word memory benefits from sentence study contexts. *Psychol Aging*, *28*(3), 754–767. https://doi.org/10.1037/a0032945.Older

Mayr, U. (2001). Age differences in the selection of mental sets : The role of inhibition, stimulus ambiguity, and response-set overlap. *Psychology and Aging*, *16*(1), 96–109. https://doi.org/10.1037/0882-7974.16.1.96

Mäntylä, T. (1986). Optimizing Cue Effectiveness. Recall of 500 and 600 Incidentally Learned Words. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, *12*(1), 66–71. https://doi.org/10.1037/0278-7393.12.1.66

Mäntylä, T., & Bäckman, L. (1992). Aging and Memory for Expected and Unexpected Objects in Real-World Settings. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, *18*(6), 1298–1309. https://doi.org/10.1037/0278-7393.18.6.1298

McCabe, D. P., Roediger, H. L., McDaniel, M. A., & Balota, D. A. (2009). Aging reduces veridical remembering but increases false remembering : Neuropsychological test correlates of remember– know judgments. *Neuropsychologia*, *47*(11), 2164–2173. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.11.025

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. https://doi.org/10.1037/0033-295X.102.3.419

McClelland, J. L., & Rumelhart, D. E. (1986). *Parallel distributed processing*. Cambridge, MA : MIT Press.

McConnell, J., & Quinn, J. G. (2004). Complexity factors in visuo-spatial working memory. *Memory*, *12*(3), 338–350. https://doi.org/10.1080/09658210344000035

McDaniel, M. A., & Einstein, G. O. (1986). Bizarre Imagery as an Effective Memory Aid. The Importance of Distinctiveness. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, *12*(1), 54–65. https://doi.org/10.1037/0278-7393.12.1.54

McDaniel, M. A., & Geraci, L. (2006). Encoding and retrieval processes in distinctiveness effects : Toward an integrative framework. In R. R. Hunt & J. B. Worthen (Eds.), *Distinctiveness and memory* (pp. 65–88). New York : Oxford University Press.

McIntosh, A. R. (1999). Mapping Cognition to the Brain Through Neural Interactions. *Memory*, *7*(5-6), 523–548. https://doi.org/10.1080/096582199387733

McTighe, S. M., Cowell, R. A., Winters, B. D., Bussey, T. J., & Saksida, L. M. (2010). Paradoxical false memory for objects after brain damage. *Science*, *330*(6009), 1408–1410. https://doi.org/10.1126/science.1194780

Medin, D. L., Goldstone, R. L., & Gentner, D. (1990). Similarity involving attributes and relations : Judgments of similarity and difference are not inverses. *Psychological Science*, *1*, 64–69. https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1990.tb00069.x

Melton, A. W. (1963). Implications of short-term memory for a general theory of memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, *2*(1), 1–21. https://doi.org/10.1016/S0022-5371(63)80063-8

Mesulam, M. M. (1998). From sensation to cognition. *Brain*, *121*(6), 1013–1052. https://doi.org/10.1093/brain/121.6.1013

Migo, E. M., Montaldi, D., & Mayes, A. R. (2013). A visual object stimulus database with standardized similarity information. *Behavior Research Methods*, *45*(2), 344–354. https://doi.org/10.3758/s13428-012-0255-4

Mille, J., Purkart, R., Versace, R., & Vallet, G. T. (2021). Playing "Guess who ?" : When an Episodic Specificity Induction increases trace distinctiveness and reduces memory errors during event reconstruction. *Memory*. https://doi.org/10.1080/09658211.2021.2014527

Mine, M., Miyata, K., Morikawa, M., Nishi, T., Okamoto, N., Kawasaki, R., Yamashita, H., Kurumatani, N., & Ogata, N. (2016). Association of Visual Acuity and Cognitive Impairment in Older Individuals : Fujiwara-kyo Eye Study. *BioResearch Open Access*, *5*(1), 228–234. https://doi.org/10.1089/biores.2016.0023

Mintzer, M. Z., & Snodgrass, J. G. (1999). The picture superiority effect : Support for the distinctiveness model. *American Journal of Psychology*, *112*(1), 113–146. https://doi.org/10.2307/1423627

Miyake, A., & Friedman, N. P. (2012). The nature and organization of individual differences in executive functions : Four general conclusions. *Current Directions in Psychological Science*, *21*(1), 8–14. https://doi.org/10.1177/0963721411429458

Miyake, A., Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, A. H., Howerter, A., & Wager, T. D. (2000). The Unity and Diversity of Executive Functions and Their Contributions to Complex "Frontal Lobe" Tasks : A Latent Variable Analysis. *Cognitive Psychology*, *41*(1), 49–100. https://doi.org/10.1006/cogp.1999.0734

Monge, Z. A., & Madden, D. J. (2016). Linking cognitive and visual perceptual decline in healthy aging : The information degradation hypothesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *69*, 166–173. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.07.031

Moore, D. R., Edmondson-Jones, M., Dawes, P., Fortnum, H., McCormack, A., Pierzycki, R. H., & Munro, K. J. (2014). Relation between speech-in-noise threshold, hearing loss and cognition from 40-69 years of age. *PLoS ONE*, *9*(9). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107720

Morey, C. C., Guérard, K., & Tremblay, S. (2013). Neither separate nor equivalent : Relationships between feature representations within bound objects. *Acta Psychologica*, *144*(2), 279–290. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2013.06.016

Morey, R. D., Rouder, J. N., Jamil, T., Urbanek, S., Forner, K., & Ly, A. (2018). *Package 'BayesFactor'*. https://cran.r-project.org/web/packages/BayesFactor/BayesFactor.pdf

Morris, C. D., Bransford, J. D., & Franks, J. J. (1977). Levels of processing versus transfer appropriate processing. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, *16*(5), 519–533. https://doi.org/10.1016/S0022-5371(77)80016-9

Mortensen, L., Meyer, A. S., & Humphreys, G. W. (2006). Age-related effects on speech production : A review. *Language and Cognitive Processes*, *21*(1), 238–290. https://doi.org/10.1080/01690960444000278

Moscovitch, M. (1992). Memory and working-with-memory : A component process model based on modules and central systems. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *4*(3), 257–267. https://doi.org/10.1162/jocn.1992.4.3.257

Murphy, D. H., & Castel, A. D. (2020). Age-related similarities and differences in the components of semantic fluency : analyzing the originality and organization of retrieval from long-term memory. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 1–14. https://doi.org/10.1080/13825585.2020.1817844

Murray, E. A., & Bussey, T. J. (1999). Perceptual-mnemonic functions of the perirhinal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *3*(4), 142–151. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(99)01303-0

Nadel, L., & Peterson, M. A. (2013). The hippocampus : Part of an interactive posterior representational system spanning perceptual and memorial systems. *Journal of Experimental Psychology : General*, *142*(4), 1242–1254. https://doi.org/10.1037/a0033690

Nairne, J. S. (1990). A feature model of immediate memory. *Memory & Cognition*, *18*(3), 251–269. https://doi.org/10.3758/BF03213879

Nairne, J. S. (2002). The myth of the encoding-retrieval match. *Memory*, *10*(5-6), 389–395. https://doi.org/10.1080/09658210244000216

Nairne, J. S. (2006). Modeling Distinctiveness : Implications for General Memory Theory. In R. R. Hunt & J. B. Worthen (Eds.), *Distinctiveness and memory* (pp. 27–46). New York : Oxford University Press.

Nairne, J. S., Thompson, S. R., & Pandeirada, J. N. S. (2007). Adaptive memory : Survival processing enhances retention. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *33*(2), 263–273. https://doi.org/10.1037/0278-7393.33.2.263

Nairne, J. S., VanArsdall, J. E., Pandeirada, J. N. S., Cogdill, M., & LeBreton, J. M. (2013). Adaptive Memory : The Mnemonic Value of Animacy. *Psychological Science*, *24*(10), 2099–2105. https://doi.org/10.1177/0956797613480803

Narme, P. (2016). Intérêts des activités ludiques dans le vieillissement normal et chez les patients présentant une pathologie neurodégénérative. *Geriatrie Et Psychologie Neuropsychiatrie Du Vieillissement*, *14*(4), 420–428. https://doi.org/10.1684/pnv.2016.0632

Naveh-Benjamin, M. (2000). Adult Age Differences in Memory Performance : Tests of an

Associative Deficit Hypothesis. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *26*(5), 1170–1187. https://doi.org/10.1037/0278-7393.26.5.1170

Naveh-Benjamin, M., Hussain, Z., Guez, J., & Bar-On, M. (2003). Adult age differences in episodic memory : Further support for an associative-deficit hypothesis. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *29*(5), 826–837. https://doi.org/10.1037/0278-7393.29.5.826

Naveh-Benjamin, M., & Kilb, A. (2014). Age-related differences in associative memory : The role of sensory decline. *Psychology and Aging*, *29*(3), 672–683. https://doi.org/10.1037/a0037138

Neath, I. (1993). Distinctiveness and serial position. *Memory & Cognition*, *21*(5), 689–698. https://doi.org/10.3758/BF03197199

Neath, I., & Brown, G. D. A. (2006). SIMPLE : Further applications of a local distinctiveness model of memory. *Psychology of Learning and Motivation*, *46*, 201–243. https://doi.org/10.1016/S0079-7421(06)46006-0

Neath, I., Brown, G. D. A., McCormack, T., Chater, N., & Freeman, R. (2006). Distinctiveness models of memory and absolute identification : Evidence for local,not global, effects. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *59*(1), 121–135. https://doi.org/10.1080/17470210500162086

Neath, I., VanWormer, L. A., Bireta, T. J., & Surprenant, A. M. (2014). From brown-peterson to continual distractor via operation span : A SIMPLE account of complex span. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, *68*(3), 204–211. https://doi.org/10.1037/cep0000018

Nelson, D. L. (1979). Remembering pictures and words : Appearance, significance and name. In L. S. Cermak & F. I. M. Craik (Eds.), *Levels of processing in human memory* (pp. 45–76). Hillsdale, NJ : Lawrence Erlbaum Associates.

Nelson, D. L., McKinney, V. M., Gee, N. R., & Janczura, G. A. (1998). Interpreting the Influence of Implicitly Activated Memories on Recall and Recognition. *Psychological Review*, *105*(2), 299–324. https://doi.org/10.1037/0033-295X.105.2.299

Nicolas, S., & Gounden, Y. (2010). La mémoire d'une information distinctive : l'influence de l'âge. *L'Année Psychologique*, *110*(3), 365–377. https://doi.org/10.4074/S0003503310003039

Nicolas, S., & Worthen, J. B. (2009). Adult age differences in memory for distinctive information : Evidence from the bizarreness effect. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *62*(10), 1983–1990. https://doi.org/10.1080/17470210902725738

Nilsson, L. G. (2003). Memory function in normal aging. *Acta Neurologica Scandinavica, Supplement*, *107*(179), 7–13. https://doi.org/10.1034/j.1600-0404.107.s179.5.x

Noppeney, U. (2009). The sensory-motor theory of semantics : Evidence from functional imaging. *Language and Cognition*, *1*(2), 249–276. https://doi.org/10.1515/langcog.2009.012

Norman, D. A., & Shallice, T. (1986). Attention to action : Willed and automatic control of behaviour. In R. J. Davidson, G. E. Schwartz, & D. Shapiro (Eds.), *Consciousness and self-regulation* (pp. 1–18). New York : Plenum Press.

Norman, K. A., & Schacter, D. L. (1997). False recognition in younger and older adults : Exploring the characteristics of illusory memories. *Memory & Cognition*, *25*(6), 838–848. https://doi.org/10.3758/BF03211328

Nosofsky, R. M. (1992). Similarity scaling and cognitive process models. *Annual Review of Psychology*, *43*, 25–53. https://doi.org/10.1146/annurev.ps.43.020192.000325

Nosofsky, R. M., & Zaki, S. R. (1998). Dissociations between categorization and recognition in amnesic and normal individuals : An Exemplar-Based Interpretation. *Psychological Science*, *9*(4), 247–255. https://doi.org/10.1111/1467-9280.00051

Nowak, M. A. (2000). Evolutionary biology of language. *Philosophical Transaction of the Royal Society Society B : : Biological Sciences*, *355*(1403), 1615–1622. https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0723

Oberauer, K., Farrell, S., Jarrold, C., & Lewandowsky, S. (2016). What limits working memory capacity ? *Psychological Bulletin*, *142*(7), 758–799. https://doi.org/10.1037/bul0000046

Oberauer, K., & Kliegl, R. (2006). A formal model of capacity limits in working memory. *Journal of Memory and Language*, *55*(4), 601–626. https://doi.org/10.1016/j.jml.2006.08.009

Oker, A., & Versace, R. (2014). Non-abstractive global-matching models : A framework for investigating the distinctiveness effect on explicit and implicit memory. *Psychologie Francaise*, *59*(3), 231–246. https://doi.org/10.1016/j.psfr.2014.04.001

Old, S. R., & Naveh-Benjamin, M. (2008). Differential Effects of Age on Item and Associative Measures of Memory : A Meta-Analysis. *Psychology and Aging*, *23*(1), 104–118. https://doi.org/10.1037/0882-7974.23.1.104

OMS. (2016). *Rapport mondial sur le vieillissement et la santé*. http://apps.who.int/iris/bitstream/10665/206556/1/9789240694842%7B/_%7Dfre.pdf?ua=1

OMS. (2017). *Santé mentale et vieillissement*. https://www.who.int/fr/news-room/fact-sheets/detail/sant%7B/'%7Be%7D%7D-mentale-et-vieillissement

Opitz, B. (2010). Neural binding mechanisms in learning and memory. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *34*(7), 1036–1046. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.11.001

Owens, D. F., & Kriegstein, A. R. (2002). Is there more to GABA than synaptic inhibition ? *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(9), 715–727. https://doi.org/10.1038/nrn919

Paivio, A. (1971). *Imagery and verbal processes*.

Paivio, A. (2007). *Mind and its evolution : A dual coding theoretical approach*.

Paivio, A., & Csapo, K. (1973). Picture superiority in free recall : Imagery or dual coding ? *Cognitive Psychology*, *5*(2), 176–206. https://doi.org/10.1016/0010-0285(73)90032-7

Paraskevoudi, N., Balcı, F., & Vatakis, A. (2018). "Walking" through the sensory, cognitive, and temporal degradations of healthy aging. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1426*(1), 72–92. https://doi.org/10.1111/nyas.13734

Park, D. C., & Festini, S. B. (2017). Theories of memory and aging : A look at the past and a glimpse of the future. *Journals of Gerontology : Psychological Sciences*, *72*(1), 82–90. https://doi.org/10.1093/geronb/gbw066

Park, D. C., Lautenschlager, G., Smith, A. D., Earles, J. L., Frieske, D., Zwahr, M., & Gaines, C. L. (1996). Mediators of long-term memory performance across the life span. *Psychology and Aging*, *11*(4), 621–637. https://doi.org/10.1037/0882-7974.11.4.621

Park, D. C., Polk, T. A., Park, R., Minear, M., Savage, A., & Smith, M. R. (2004). Aging reduces neural specialization in ventral visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(35), 13091–13095. https://doi.org/10.1073/pnas.0405148101

Park, G., Van Bavel, J. J., Vasey, M. W., Egan, E. J. L., & Thayer, J. F. (2012). From the heart to the mind's eye : Cardiac vagal tone is related to visual perception of

fearful faces at high spatial frequency. *Biological Psychology*, *90*(2), 171–178. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2012.02.012

Parker, A., Kember, T., & Dagnall, N. (2017). Reduced effects of pictorial distinctiveness on false memory following dynamic visual noise. *Memory*, *25*(6), 845–855. https://doi.org/10.1080/09658211.2016.1229793

Patihis, L. (2016). Individual differences and correlates of highly superior autobiographical memory. *Memory*, *24*(7), 961–978. https://doi.org/10.1080/09658211.2015.1061011

Peelle, J. E., & Wingfield, A. (2016). The Neural Consequences of Age-Related Hearing Loss. *Trends in Neurosciences*, *39*(7), 486–497. https://doi.org/10.1016/j.tins.2016.05.001

Peng, H., Gao, Y., & Mao, X. (2017). The roles of sensory function and cognitive load in age differences in inhibition : Evidence from the stroop task. *Psychology and Aging*, *32*(1), 42–50. https://doi.org/10.1037/pag0000149

Peters, R. (2006). Ageing and the brain. *Postgraduate Medical Journal*, *82*(964), 84–88. https://doi.org/10.1136/pgmj.2005.036665

Pezzulo, G. (2011). Grounding Procedural and Declarative Knowledge in Sensorimotor Anticipation. *Mind and Language*, *26*(1), 78–114. https://doi.org/10.1111/j.1468-0017.2010.01411.x

Piaget, J., Grize, J. B., Szeminska, A., & Bang, B. (1977). *Epistemology and Psychology of Functions*. https://doi.org/10.1007/978-94-010-9321-7

Picard, L., Eustache, F., & Piolino, P. (2009). From episodic to autobiographical memory : A developmental perspective. *Annee Psychologique*, *109*(2), 197–236. https://doi.org/10.4074/S0003503309002012

Pidgeon, L. M., & Morcom, A. M. (2016). Cortical pattern separation and item-specific memory encoding. *Neuropsychologia*, *85*, 256–271. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.03.026

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. *Psychology and Aging*, *21*(3), 510–525. https://doi.org/10.1037/0882-7974.21.3.510

Piolino, P., Desgranges, B., & Eustache, F. (2008). « À la recherche du self » : modèles

cognitifs et bases neurales de la mémoire autobiographique. In P. Piolino, C. Thomas-Antérion, & F. Eustache (Eds.), *Des amnésies psychogènes aux amnésies organiques* (pp. 89–126). Marseille : Solal.

Pishdadian, S., Hoang, N. V., Baker, S., Moscovitch, M., & Rosenbaum, R. S. (2020). Not only memory : Investigating the sensitivity and specificity of the Mnemonic Similarity Task in older adults. *Neuropsychologia*, *149*(107670). https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2020.107670

Pisoni, D. B., & Cleary, M. (2004). Learning, memory, and cognitive processes in deaf children following cochlear implantation. In F. G. Zeng, A. N. Popper, & R. R. Fay (Eds.), *Springer handbook of auditory research : Vol. 20. Cochlear implants : Auditory prostheses & electric hearing*. New York : Springer-Verlag. https://doi.org/10.1007/978-0-387-22585-2_9

Plancher, G., Mazeres, F., & Vallet, G. T. (2019). When motion improves working memory. *Memory*, *27*(3), 410–416. https://doi.org/10.1080/09658211.2018.1510012

Poirier, M., Nairne, J. S., Morin, C., Zimmermann, F. G. S., Koutmeridou, K., & Fowler, J. (2012). Memory as discrimination : A challenge to the encoding-retrieval match principle. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *38*(1), 16–29. https://doi.org/10.1037/a0024956

Poizner, H., Bellugi, U., & Tweney, R. D. (1981). Processing of formational, semantic, and iconic information in American Sign Language. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *7*(5), 1146–1159. https://doi.org/10.1037/0096-1523.7.5.1146

Poo, M. ming, Pignatelli, M., Ryan, T. J., Tonegawa, S., Bonhoeffer, T., Martin, K. C., Rudenko, A., Tsai, L. H., Tsien, R. W., Fishell, G., Mullins, C., Gonçalves, J. T., Shtrahman, M., Johnston, S. T., Gage, F. H., Dan, Y., Long, J., Buzsáki, G., & Stevens, C. (2016). What is memory ? The present state of the engram. *BMC Biology*, *14*(1). https://doi.org/10.1186/s12915-016-0261-6

Popper, K. R. (1962). *Conjectures and Refutations : The Growth of Scientific Knowledge*. https://doi.org/10.2307/2218271

Porges, S. W. (2007). The polyvagal perspective. *Biological Psychology*, *74*(2), 116–143. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2006.06.009

Pulvermüller, F. (2005). Brain mechanisms linking language and action. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*(7), 576–582. https://doi.org/10.1038/nrn1706

Pulvermüller, F., Hauk, O., Nikulin, V. V., & Ilmoniemi, R. J. (2005). Functional links between motor and language systems. *European Journal of Neuroscience*, *21*(3), 793–797. https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.03900.x

Purkart, R., Versace, R., & Vallet, G. T. (2019). "Does it improve the mind's eye ?" : Sensorimotor simulation in episodic event construction. *Frontiers in Psychology*, *10*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.01403

Pylyshyn, Z. (1984). *Computation and cognition : Towards a foundation for cognitive science*. https://doi.org/10.1080/0952813021000055199

Quinn, J. G., & McConnell, J. (2006). The interval for interference in conscious visual imagery. *Memory*, *14*(2), 241–252. https://doi.org/10.1080/09658210500210019

Quiroga, R. Q. (2020). No Pattern Separation in the Human Hippocampus. *Trends in Cognitive Sciences*, *24*(12), 994–1007. https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.09.012

R Core Team. (2018). *R : A language and environment for statistical computing (Version 4.0.4) [Computer software]. Retrieved from http ://www.R-project.org/.*

Radvansky, G. A., Zacks, R. T., & Hasher, L. (1996). Fact retrieval in younger and older adults : The role of mental models. *Psychology and Aging*, *11*(2), 258–271. https://doi.org/10.1037/0882-7974.11.2.258

Raz, N., Gunning, F. M., Head, D., Dupuis, J. H., McQuain, J., Briggs, S. D., Loken, W. J., Thornton, A. E., & Acker, J. D. (1997). Selective aging of the human cerebral cortex observed in Vivo : Differential vulnerability of the prefrontal gray matter. *Cerebral Cortex*, *7*(3), 268–282. https://doi.org/10.1093/cercor/7.3.268

Reardon, M., & Malik, M. (1996). Changes in heart rate variability with age. *Pacing and Clinical Electrophysiology*, *19*(11), 1863–1866. https://doi.org/10.1111/j.1540-8159.1996.tb03241.x

Reder, L. M. (1988). Strategic Control of Retrieval Strategies. *Psychology of Learning and Motivation*, *22*, 227–259. https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60042-0

Renoult, L., Irish, M., Moscovitch, M., & Rugg, M. D. (2019). From Knowing to Remembering : The Semantic–Episodic Distinction. *Trends in Cognitive Sciences*, *23*(12), 1041–1057. https://doi.org/10.1016/j.tics.2019.09.008

Renoult, L., Tanguay, A., Beaudry, M., Tavakoli, P., Rabipour, S., Campbell, K., Moscovitch, M., Levine, B., & Davidson, P. S. R. (2016). Personal semantics : Is it distinct from episodic and semantic memory ? An electrophysiological study of memory for autobiographical facts and repeated events in honor of Shlomo Bentin. *Neuropsychologia*, *83*, 242–256. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.08.013

Rey, A. E., Riou, B., Cherdieu, M., & Versace, R. (2014). When memory components act as perceptual components : Facilitatory and interference effects in a visual categorisation task. *Journal of Cognitive Psychology*, *26*(2), 221–231. https://doi.org/10.1080/20445911.2013.865629

Rey, A. E., Riou, B., Vallet, G. T., & Versace, R. (2017). The automatic visual simulation of words : A memory reactivated mask slows down conceptual access. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, *71*(11), 14–22. https://doi.org/10.1037/cep0000100

Rey, A. E., Vallet, G. T., Riou, B., Lesourd, M., & Versace, R. (2015). Memory plays tricks on me : Perceptual bias induced by memory reactivated size in Ebbinghaus illusion. *Acta Psychologica*, *161*, 104–109. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2015.08.011

Reyna, V. F., & Brainerd, C. J. (1995). Fuzzy-trace theory : An interim synthesis. *Learning and Individual Differences*, *7*(1), 1–75. https://doi.org/10.1016/1041-6080(95)90031-4

Rhodes, S., Abbene, E. E., Meierhofer, A. M., & Naveh-Benjamin, M. (2020). Age Differences in the Precision of Memory at Short and Long Delays. *Psychology and Aging*, *35*(8), 1073–1089. https://doi.org/10.1037/pag0000565

Riou, B., Lesourd, M., Brunel, L., & Versace, R. (2011). Visual memory and visual perception : When memory improves visual search. *Memory and Cognition*, *39*(6), 1094–1102. https://doi.org/10.3758/s13421-011-0075-2

Riphagen, J. M., Schmiedek, L., Gronenschild, E. H. B. M., Yassa, M. A., Priovoulos, N., Sack, A. T., Verhey, F. R. J., & Jacobs, H. I. L. (2020). Associations between pattern separation and hippocampal subfield structure and function vary along the lifespan : A 7 T imaging study. *Scientific Reports*, *10*(7572). https://doi.org/10.1038/s41598-020-64595-z

Roberts, K. L., & Allen, H. A. (2016). Perception and cognition in the ageing brain : A brief review of the short- and long-term links between perceptual and cognitive decline. *Frontiers in Aging Neuroscience*, *8*, 1–7. https://doi.org/10.3389/fnagi.2016.00039

Roediger, H. L., Balota, D. A., & Watson, J. M. (2001). Spreading activation and arousal

of false memories. In H. L. Roediger, J. S. Nairne, I. Neath, & A. M. Surprenant (Eds.), *The nature ofremembering : Essays in honor of robert g. crowder* (pp. 95–115). https://doi.org/10.1037/10394-00

Roediger, H. L., & McDermott, K. B. (1995). *Creating false memories : Remembering words not presented in lists.* (No. 4 ; Vol. 21, pp. 803–814). https://doi.org/10.1037//0278-7393.21.4.803

Roediger, H. L., & Weldon, M. S. (1987). Reversing the Picture Superiority Effect. In *Imagery and related mnemonic processes* (pp. 151–174).

Rolls, E. T. (2008). *Memory, attention, and decision-making : A unifying computational neuroscience approach*. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199232703.001.0001

Rolls, E. T. (2013). The mechanisms for pattern completion and pattern separation in the hippocampus. *Frontiers in Systems Neuroscience*, *7*, 74. https://doi.org/10.3389/fnsys.2013.00074

Rolls, E. T. (2016). Pattern separation, completion, and categorisation in the hippocampus and neocortex. *Neurobiology of Learning and Memory*, *129*, 4–28. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2015.07.008

Rolls, E. T., & Deco, G. (2010). *The noisy brain : Stochastic dynamics as a principle of brain function*.

Rousset, S. (2000). Memory as a single system : theoretical considerations. *Revue de Neuropsychologie*, *10*(1), 27–51.

Ryan, J. D., & Cohen, N. J. (2003). Evaluating the neuropsychological dissociation evidence for multiple memory systems. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, *3*(3), 168–185. https://doi.org/10.3758/CABN.3.3.168

Ryan, L., Cardoza, J. A., Barense, M. D., Kawa, K. H., Wallentin-Flores, J., Arnold, W. T., & Alexander, G. E. (2012). Age-related impairment in a complex object discrimination task that engages perirhinal cortex. *Hippocampus*, *22*(10), 1978–1989. https://doi.org/10.1002/hipo.22069

Safron, A. (2021). The radically embodied conscious cybernetic bayesian brain : From free energy to free will and back again. *Entropy*, *23*(6). https://doi.org/10.3390/e23060783

Saksida, L. M., & Bussey, T. J. (2010). The representational-hierarchical view of amnesia :

Translation from animal to human. *Neuropsychologia*, *48*(8), 2370–2384. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.02.026

Salthouse, T. A. (2010). Selective review of cognitive aging. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *16*(5), 754–760. https://doi.org/10.1017/S1355617710000706

Santangelo, V., Fagioli, S., & Macaluso, E. (2010). The costs of monitoring simultaneously two sensory modalities decrease when dividing attention in space. *NeuroImage*, *49*(3), 2717–2727. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.10.061

Saults, J. S., & Cowan, N. (2007). A Central Capacity Limit to the Simultaneous Storage of Visual and Auditory Arrays in Working Memory. *Journal of Experimental Psychology : General*, *136*(4), 663–684. https://doi.org/10.1037/0096-3445.136.4.663

Saverschek, N., Herz, H., Wagner, M., & Roces, F. (2010). Avoiding plants unsuitable for the symbiotic fungus : learning and long-term memory in leaf-cutting ants. *Animal Behaviour*, *79*(3), 689–698. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.12.021

Schacter, D. L. (2001). *The seven sins of memory : How the mind forgets and remembers*.

Schacter, D. L. (2012a). Adaptive constructive processes and the future of memory. *American Psychologist*, *67*(8), 603–613. https://doi.org/10.1037/a0029869

Schacter, D. L. (2012b). Constructive Memory : Past and Future. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, *14*(1), 7–18. http://www.radioprotection.org/action/displayAbstract?fromPage=online%7B/&%7Daid=265319

Schacter, D. L., & Addis, D. R. (2007a). Constructive memory : The ghosts of past and future. *Nature*, *445*(7123), 27–27. https://doi.org/10.1038/445027a

Schacter, D. L., & Addis, D. R. (2007b). The cognitive neuroscience of constructive memory : Remembering the past and imagining the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *362*(1481), 773–786. https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2087

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. https://doi.org/10.1038/nrn2213

Schacter, D. L., Addis, D. R., & Buckner, R. L. (2008). Episodic simulation of future events :

Concepts, data, and applications. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1124*, 39–60. https://doi.org/10.1196/annals.1440.001

Schacter, D. L., Addis, D. R., Hassabis, D., Martin, V. C., Spreng, R. N., & Szpunar, K. K. (2012). The Future of Memory : Remembering, Imagining, and the Brain. *Neuron*, *76*(4), 677–694. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.11.001

Schacter, D. L., Benoit, R. G., & Szpunar, K. K. (2017). Episodic future thinking : mechanisms and functions. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *17*, 41–50. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.06.002

Schacter, D. L., Gaesser, B., & Addis, D. R. (2013). Remembering the past and imagining the future in the elderly. *Gerontology*, *59*(2), 143–151. https://doi.org/10.1159/000342198

Schacter, D. L., Israel, L., & Racine, C. A. (1999). Suppressing false recognition in younger and older adults : The episodic, semantic, and procedural tasks. *Journal of Memory and Language*, *40*(1), 1–24. https://doi.org/10.1006/jmla.1998.2611

Schacter, D. L., & Madore, K. P. (2016). Remembering the past and imagining the future : Identifying and enhancing the contribution of episodic memory. *Memory Studies*, *9*(3), 245–255. https://doi.org/10.1177/1750698016645230

Schacter, D. L., Norman, K. A., & Koutstaal, W. (1998). The cognitive neuroscience of constructive memory. *Annual Review of Psychology*, *49*, 289–318. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.49.1.289

Schacter, D. L., & Tulving, E. (1994). What are the memory system of 1994 ? In D. L. Schacter & E. Tulving (Eds.), *Memory systems 1994* (pp. 1–38). Cambridge, MA : MIT Press.

Schacter, D. L., Wagner, A. D., & Buckner, R. L. (2000). Memory systems of 1999. In E. Tulving & F. I. M. Craik (Eds.), *The oxford handbook of memory* (pp. 627–643). Oxford University Press.

Schaie, K. W., Baltes, P. B., & Strother, C. R. (1964). A Study of Auditory Sensitivity in Advanced Age. *J Gerontol*, *19*, 453–457. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve%7B/&%7Ddb=PubMed%7B/&%7Ddopt=Citation%7B/&%7Dlist%7B/_%7Duids=14219679

Schevernels, H., Bochove, M. E. van, De Taeye, L., Bombeke, K., Vonck, K., Van Roost,

D., De Herdt, V., Santens, P., Raedt, R., & Boehler, C. N. (2016). The effect of vagus nerve stimulation on response inhibition. *Epilepsy and Behavior*, *64*, 171–179. https://doi.org/10.1016/j.yebeh.2016.09.014

Schmidt, R. E., Gay, P., Courvoisier, D., Jermann, F., Ceschi, G., David, M., Brinkmann, K., & Van Der Linden, M. (2009). Anatomy of the white bear suppression inventory (WBSI) : A review of previous findings and a new approach. *Journal of Personality Assessment*, *91*(4), 323–330. https://doi.org/10.1080/00223890902935738

Schmidt, S. R. (1991). Can we have a distinctive theory of memory ? *Memory & Cognition*, *19*(6), 523–542. https://doi.org/10.3758/BF03197149

Schmidt, S. R. (2002). Outstanding Memories : The Positive and Negative Effects of Nudes on Memory. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *28*(2), 353–361. https://doi.org/10.1037/0278-7393.28.2.353

Schneider, B. A., & Pichora-Fuller, M. K. (2000). Implications of perceptual deterioration for cognitive aging research. In F. I. M. Craik & T. A. Salthouse (Eds.), *The handbook of aging and cognition*. NewYork, NY : Erlbaum.

Schreiber, A. C., Rousset, S., & Tiberghien, G. (1991). Facenet : A connectionist model of face identification in context. *European Journal of Cognitive Psychology*, *3*(1), 177–198. https://doi.org/10.1080/09541449108406225

Schuurmans, A. A. T., Looff, P. de, Nijhof, K. S., Rosada, C., Scholte, R. H. J., Popma, A., & Otten, R. (2020). Validity of the Empatica E4 Wristband to Measure Heart Rate Variability (HRV) Parameters : a Comparison to Electrocardiography (ECG). *Journal of Medical Systems*, *44*(11). https://doi.org/10.1007/s10916-020-01648-w

Scialfa, C. (2002). The role of sensory factors in cognitive aging Research. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, *56*(3), 153–163. https://doi.org/10.1037/h0087393

Scoville, W. B., & Milner, B. (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *20*(1), 11–21. https://doi.org/10.1136/jnnp.20.1.11

Shaffer, F., & Ginsberg, J. P. (2017). An Overview of Heart Rate Variability Metrics and Norms. *Frontiers in Public Health*, *5*, 1–17. https://doi.org/10.3389/fpubh.2017.00258

Shaffer, F., McCraty, R., & Zerr, C. L. (2014). A healthy heart is not a metronome :

an integrative review of the heart's anatomy and heart rate variability. *Frontiers in Psychology*, *5*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01040

Shallice, T., & Warrington, E. K. (1970). Independent functioning of verbal memory stores : a neuropsychological study. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *22*(2), 261–273. https://doi.org/10.1080/00335557043000203

Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). *A mathematical theory of communication*. Urbana.

Sheldon, S., Amaral, R., & Levine, B. (2016). Individual differences in visual imagery determine how event information is remembered. *Memory*, *25*(3), 360–369. https://doi.org/10.1080/09658211.2016.1178777

Sheldon, S., Cool, K., & El-Asmar, N. (2019). The processes involved in mentally constructing event- and scene-based autobiographical representations. *Journal of Cognitive Psychology*, *31*(3), 261–275. https://doi.org/10.1080/20445911.2019.1614004

Sheldon, S., Peters, S., & Renoult, L. (2020). Altering access to autobiographical episodes with prior semantic knowledge. *Consciousness and Cognition*, *86*, 103039. https://doi.org/10.1016/j.concog.2020.103039

Shepard, R. N. (1987). Toward a universal law of generalization for psychological science. *Science*, *237*, 1317–1323. https://doi.org/10.1126/science.3629243

Sherry, D. F., & Schacter, D. L. (1987). The Evolution of Multiple Memory Systems. *Psychological Review*, *94*(4), 439–454. https://doi.org/10.1037/0033-295X.94.4.439

Shuren, J. E., Brott, T. G., Schefft, B. K., & Houston, W. (1996). Preserved color imagery in an achromatopsic. *Neuropsychologia*, *34*(6), 485–489. https://doi.org/10.1016/0028-3932(95)00153-0

Siefke, B. M., Smith, T. A., & Sederberg, P. B. (2019). A context-change account of temporal distinctiveness. *Memory & Cognition*, *47*, 1158–1172. https://doi.org/10.3758/s13421-019-00925-5

Simmons, W. K., Martin, A., & Barsalou, L. W. (2005). Pictures of appetizing foods activate gustatory cortices for taste and reward. *Cerebral Cortex*, *15*(10), 1602–1608. https://doi.org/10.1093/cercor/bhi038

Slamecka, N. J., & Graf, P. (1978). The generation effect : Delineation of a phenomenon. *Journal of Experimental Psychology : Human Learning & Memory*, *4*(6), 592–604. https://doi.org/10.1037/0278-7393.4.6.592

Slotnick, S. D., & Schacter, D. L. (2004). A sensory signature that distinguishes true from false memories. *Nature Neuroscience*, *7*(6), 664–672. https://doi.org/10.1038/nn1252

Smith, R. E. (2006). Adult Age Differences in Episodic Memory : Item-Specific, Relational, and Distinctive Processing. In R. R. Hunt & J. B. Worthen (Eds.), *Distinctiveness and memory* (pp. 259–287). New York : Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195169669.003.0012

Smith, R. E. (2011). Providing support for distinctive processing : the isolation effect in young and older adults. *Psychol Aging*, *26*(3), 744–751. https://doi.org/10.1037/a0022715

Smith, R. E., & Hunt, R. R. (1998). Presentation modality affects false memory. *Psychonomic Bulletin and Review*, *5*(4), 710–715. https://doi.org/10.3758/BF03208850

Smith, R. E., & Hunt, R. R. (2020). When do pictures reduce false memory ? *Memory & Cognition*, *48*, 623–644. https://doi.org/10.3758/s13421-019-00995-5

Smith, S. M., Glenberg, A., & Bjork, R. A. (1978). Environmental context and human memory. *Memory & Cognition*, *6*(4), 342–353. https://doi.org/10.3758/BF03197465

Sohrabi, H. R., Bates, K. A., Weinborn, M. G., Johnston, A. N. B., Bahramian, A., Taddei, K., Laws, S. M., Rodrigues, M., Morici, M., Howard, M., Martins, G., MacKay-Sim, A., Gandy, S. E., & Martins, R. N. (2012). Olfactory discrimination predicts cognitive decline among community-dwelling older adults. *Translational Psychiatry*, *2*(5), e118–e118. https://doi.org/10.1038/tp.2012.43

Spence, C., & Santangelo, V. (2009). Capturing spatial attention with multisensory cues : A review. *Hearing Research*, *258*, 134–142. https://doi.org/10.1016/j.heares.2009.04.015

Spencer, W. D., & Raz, N. (1995). Differential Effects of Aging on Memory for Content and Context : A Meta-Analysis. *Psychology and Aging*, *10*(4), 527–539. https://doi.org/10.1037/0882-7974.10.4.527

Spielberger, C. D. (1972). Review of profile of mood states. *Professional Psychology*, *3*, 387–388.

Squire, L. R. (1992). Declarative and Nondeclarative Memory : Multiple Brain Systems Supporting Learning and Memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *4*(3), 232–243. https://doi.org/10.1162/jocn.1992.4.3.232

Squire, L. R. (2004). Memory systems of the brain : A brief history and current perspective.

Neurobiology of Learning and Memory, *82*(3), 171–177. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2004.06.005

Squire, L. R. (2009). Memory and brain systems : 1969-2009. *Journal of Neuroscience*, *29*(41), 12711–12716. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3575-09.2009

Squire, L. R., Stark, C. E. L., & Clark, R. E. (2004). The medial temporal lobe. *Annual Review of Neuroscience*, *27*, 279–306. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144130

Squire, L. R., & Zola-Morgan, S. (1991). The medial temporal lobe memory system. *Science*, *253*(5026), 1380–1386. https://doi.org/10.1126/science.1896849

Sripati, A. P., & Olson, C. R. (2010). Responses to compound objects in monkey inferotemporal cortex : The whole is equal to the sum of the discrete parts. *Journal of Neuroscience*, *30*(23), 7948–7960. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0016-10.2010

Stark, S. M., Kirwan, C. B., & Stark, C. E. L. (2019). Mnemonic Similarity Task : A Tool for Assessing Hippocampal Integrity. *Trends in Cognitive Sciences*, *23*(11), 938–951. https://doi.org/10.1016/j.tics.2019.08.003

Stark, S. M., Yassa, M. A., & Stark, C. E. L. (2010). Individual differences in spatial pattern separation performance associated with healthy aging in humans. *Learning and Memory*, *17*(6), 284–288. https://doi.org/10.1101/lm.1768110

Stein, B. E., & Meredith, M. A. (1993). *The Merging of the Senses*. Cambridge, MA : The MIT Press.

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. https://doi.org/10.1016/j.lmot.2005.02.010

Suddendorf, T., & Corballis, M. C. (2007). The evolution of foresight. *Behavioral and Brain Sciences*, *30*(3), 299–313. https://doi.org/10.1017/S0140525X07001975

Surprenant, A. M., & Neath, I. (2009a). *Principles of memory*. New York, NY : Psychology Press.

Surprenant, A. M., & Neath, I. (2009b). The 9 lives of short-term memory. In A. Thorn & M. Page (Eds.), *Interactions between short-term and long-term memory in the verbal domain* (pp. 16–43). Hove, UK : Psychology Press.

Surprenant, A. M., Neath, I., & Brown, G. D. A. (2006). Modeling age-related differences in immediate memory using SIMPLE. *Journal of Memory and Language*, *55*(4), 572–586. https://doi.org/10.1016/j.jml.2006.08.001

Swan, G. E., & Carmelli, D. (2002). Impaired olfaction predicts cognitive decline in nondemented older adults. *Neuroepidemiology*, *21*(2), 58–67. https://doi.org/10.1159/000048618

Sweegers, C. C. G., & Talamini, L. M. (2014). Generalization from episodic memories across time : A route for semantic knowledge acquisition. *Cortex*, *59*, 49–61. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2014.07.006

Szpunar, K. K., Watson, J. M., & McDermott, K. B. (2007). Neural substrates of envisioning the future. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*(2), 642–647. https://doi.org/10.1073/pnas.0610082104

Talwar, S. K., & Gerstein, G. L. (1999). A signal detection analysis of auditory-frequency discrimination in the rat. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *105*(3), 1784–1800. https://doi.org/10.1121/1.426716

Tay, T., Jie, J. W., Kifley, A., Lindley, R., Newall, P., & Mitchell, P. (2006). Sensory and cognitive association in older persons : Findings from an older Australian population. *Gerontology*, *52*(6), 386–394. https://doi.org/10.1159/000095129

Thayer, J. F., Åhs, F., Fredrikson, M., Sollers, J. J., & Wager, T. D. (2012). A meta-analysis of heart rate variability and neuroimaging studies : Implications for heart rate variability as a marker of stress and health. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *36*(2), 747–756. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.11.009

Thayer, J. F., Hansen, A. L., Saus-Rose, E., & Johnsen, B. H. (2009). Heart rate variability, prefrontal neural function, and cognitive performance : The neurovisceral integration perspective on self-regulation, adaptation, and health. *Annals of Behavioral Medicine*, *37*(2), 141–153. https://doi.org/10.1007/s12160-009-9101-z

Tiberghien, G. (1997). *La mémoire oubliée*. Liège : Mardaga.

Tompary, A., & Davachi, L. (2017). Consolidation Promotes the Emergence of Representational Overlap in the Hippocampus and Medial Prefrontal Cortex. *Neuron*, *96*, 228–241. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.09.005

Toner, C., Pirogovsky, E., Kirwan, C. B., & Gilbert, P. E. (2013). Visual object pattern

separation varies in older adults. *Learning and Memory*, *20*(7), 358–362. https://doi.org/10.1101/lm.030171.112

Treisman, A. (1995). Modularity and attention : Is the binding problem real ? *Visual Cognition*, *2*, 303–311. https://doi.org/10.1080/13506289508401735

Treisman, A. (1999). Feature binding, attention and object perception. In W. G. Humphreys, J. Duncan, & A. Treisman (Eds.), *Attention, space, and action : Studies in cognitive neuroscience* (pp. 91–111). Oxford, UK : Oxford University Press.

Tremblay, S., Parmentier, F. B. R., Guérard, K., Nicholls, A. P., & Jones, D. M. (2006). A spatial modality effect in serial memory. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *32*(5), 1208–1215. https://doi.org/10.1037/0278-7393.32.5.1208

Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. In W. Donaldson (Ed.), *Organization of memory* (pp. 381–403). New-york, Academic Press.

Tulving, E. (1982). Synergistic ecphory in recall and recognition. *Canadian Journal of Psychology/Revue Canadienne de Psychologie*, *36*(2), 130–147. https://doi.org/10.1037/h0080641

Tulving, E. (1983). *Elements of episodic memory*. New York : Oxford University Press.

Tulving, E. (1984). Multiple Learning and Memory Systems. In K. M. J. Lagerspetz & P. Niemi (Eds.), *Advances in psychology* (pp. 163–184). https://doi.org/10.1016/S0166-4115(08)62626-6

Tulving, E. (1985). Memory and consciousness. *Canadian Psychology/Psychologie Canadienne*, *26*(1-12). https://doi.org/10.1037/h0080017

Tulving, E. (1993). What is Episodic Memory. *Current Directions in Psychological Science*, *2*(3), 67–70.

Tulving, E. (1995). Organisation of memory : Quo vadis ? In G. M. S. (Ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 839–853). The MIT Press.

Tulving, E. (2001). Episodic memory and common sense : How far apart ? *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *356*(1413), 1505–1515. https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0937

Tulving, E., & Pearlstone, Z. (1966). Availability versus accessibility of information in

memory for words. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, *5*(4), 381–391. https://doi.org/10.1016/S0022-5371(66)80048-8

Tulving, E., Schacter, D. L., McLachlan, D. R., & Moscovitch, M. (1988). Priming of semantic autobiographical knowledge : A case study of retrograde amnesia. *Brain and Cognition*, *8*(1), 3–20. https://doi.org/10.1016/0278-2626(88)90035-8

Tulving, E., & Thomson, D. M. (1973). Encoding specificity and retrieval processes in episodic memory. *Psychological Review*, *80*(5), 352–373. https://doi.org/10.1037/h0020071

Turney, I. C., & Dennis, N. A. (2017). Elucidating the neural correlates of related false memories using a systematic measure of perceptual relatedness. *NeuroImage*, *146*, 940–950. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.09.005

Uchida, Y., Sugiura, S., Nishita, Y., Saji, N., Sone, M., & Ueda, H. (2019). Age-related hearing loss and cognitive decline — The potential mechanisms linking the two. *Auris Nasus Larynx*, *46*(1), 1–9. https://doi.org/10.1016/j.anl.2018.08.010

Ulfhake, B., Bergman, E., & Fundin, B. T. (2002). Impairment of peripheral sensory innervation in senescence. *Autonomic Neuroscience : Basic and Clinical*, *96*(1), 43–49. https://doi.org/10.1016/S1566-0702(01)00368-X

Umanath, S., & Marsh, E. J. (2014). Understanding How Prior Knowledge Influences Memory in Older Adults. *Perspectives on Psychological Science*, *9*(4), 408–426. https://doi.org/10.1177/1745691614535933

Valentijn, S. A. M., Van Boxtel, M. P. J., Van Hooren, S. A. H., Bosma, H., Beckers, H. J. M., Ponds, R. W. H. M., & Jolles, J. (2005). Change in sensory functioning predicts change in cognitive functioning : Results from a 6-year follow-up in the Maastricht Aging Study. *Journal of the American Geriatrics Society*, *53*(3), 374–380. https://doi.org/10.1111/j.1532-5415.2005.53152.x

Vallet, G. T. (2015). Embodied cognition of aging. *Frontiers in Psychology*, *6*(463). https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00463

Vallet, G. T., Brunel, L., & Versace, R. (2010). The perceptual nature of the cross-modal priming effect : Arguments in favor of a sensory-based conception of memory. *Experimental Psychology*, *57*(5), 376–382. https://doi.org/10.1027/1618-3169/a000045

Vallet, G. T., Hudon, C., Bier, N., Macoir, J., Versace, R., & Simard, M. (2017). A SE-

Mantic and EPisodic memory test (SEMEP) developed within the embodied cognition framework : Application to normal aging, alzheimer's disease and semantic dementia. *Frontiers in Psychology*, *8*(SEP), 1–12. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.01493

Vallet, G. T., Hudon, C., Simard, M., & Versace, R. (2013a). The disconnection syndrome in the Alzheimer's disease : The cross-modal priming example. *Cortex*, *49*, 2402–2415. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2012.10.010

Vallet, G. T., Simard, M., & Versace, R. (2011). Sensory-dependent knowledge in young and elderly adults : arguments from the cross-modal priming effect. *Current Aging Science*, *4*(2), 137–149. https://doi.org/10.2174/1874609811104020137

Vallet, G. T., Simard, M., Versace, R., & Mazza, S. (2013b). The perceptual nature of audiovisual interactions for semantic knowledge in young and elderly adults. *Acta Psychologica*, *143*(3), 253–260. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2013.04.009

Van Diest, I., Verstappen, K., Aubert, A. E., Widjaja, D., Vansteenwegen, D., & Vlemincx, E. (2014). Inhalation/Exhalation Ratio Modulates the Effect of Slow Breathing on Heart Rate Variability and Relaxation. *Applied Psychophysiology Biofeedback*, *39*(3-4), 171–180. https://doi.org/10.1007/s10484-014-9253-x

Varela, F., Thompson, E., & Rosch, E. (1993). *L'inscription corporelle de l'esprit*. Paris : seuil.

Varga, N. L., Gaugler, T., & Talarico, J. M. (2019). Are mnemonic failures and benefits two sides of the same coin ?: Investigating the real-world consequences of individual differences in memory integration. *Memory & Cognition*, *47*(3), 496–510. https://doi.org/10.3758/s13421-018-0887-4

Verhaeghen, P., & Cerella, J. (2002). Aging, executive control, and attention : A review of meta-analyses. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *26*(7), 849–857. https://doi.org/10.1016/S0149-7634(02)00071-4

Versace, R., Brouillet, D., & Vallet, G. T. (2018). *Cognition incarnée une cognition située et projetée*. Bruxelles : Mardaga.

Versace, R., Labeye, É., Badard, G., & Rose, M. (2009). The contents of long-term memory and the emergence of knowledge. *European Journal of Cognitive Psychology*, *21*(4), 280–306. https://doi.org/10.1080/09541440801951844

Versace, R., Never, B., & Padovan, C. (2002). *La mémoire dans tous ses états*. Marseillle : Solal.

Versace, R., Vallet, G. T., Riou, B., Lesourd, M., Labeye, É., & Brunel, L. (2014). Act-In : An integrated view of memory mechanisms. *Journal of Cognitive Psychology*, *26*(3), 280–306. https://doi.org/10.1080/20445911.2014.892113

Vitali, P., Minati, L., Chiarenza, G., Brugnolo, A., Girtler, N., Nobili, F., De Leo, C., Rosati, P., & Rodriguez, G. (2006). The Von Restorff effect in ageing and Alzheimer's disease. *Neurological Sciences*, *27*(3), 166–172. https://doi.org/10.1007/s10072-006-0662-3

Vogt, S., & Magnussen, S. (2007). Long-term memory for 400 pictures on a common theme. *Experimental Psychology*, *54*(4), 298–303. https://doi.org/10.1027/1618-3169.54.4.298

Von Restorff, H. (1933). Über die Wirkung von Bereichsbildungen im Spurenfeld. *Psychologische Forschung*, *18*(1), 299–342.

Voss, M. W., Erickson, K. I., Chaddock, L., Prakash, R. S., Colcombe, S. J., Morris, K. S., Doerksen, S., Hu, L., McAuley, E., & Kramer, A. F. (2008). Dedifferentiation in the visual cortex : An fMRI investigation of individual differences in older adults. *Brain Research*, *1244*, 121–131. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.09.051

Wang, S.-H., & Morris, R. G. M. (2010). Hippocampal-neocortical interactions in memory formation, consolidation, and reconsolidation. *Annual Review of Psychology*, *61*, 49–79. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.093008.100523

Warrington, E. K., & Shallice, T. (1969). The selective impairment of auditory verbal short-term memory. *Brain*, *92*(4), 885–896.

Watkins, O. C., & Watkins, M. J. (1975). Buildup of proactive inhibition as a cue-overload effect. *Journal of Experimental Psychology : Human Learning and Memory*, *1*(4), 442–452. https://doi.org/10.1037/0278-7393.1.4.442

Werker, J. F., & Tees, R. C. (1983). Developmental changes across childhood in the perception of non-native speech sounds. *Canadian Journal of Psychology*, *37*(2), 278–286. https://doi.org/10.1037/h0080725

Werner, G. (2010). Fractals in the nervous system : Conceptual implications for theoretical neuroscience. *Frontiers in Physiology*, *1*. https://doi.org/10.3389/fphys.2010.00015

Westmacott, R., Black, S. E., Freedman, M., & Moscovitch, M. (2003). The contribution of autobiographical significance to semantic memory : Evidence from Alzheimer's disease,

semantic dementia, and amnesia. *Neuropsychologia*, *42*(1), 25–48. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(03)00147-7

Whitehurst, L. N., Cellini, N., McDevitt, E. A., Duggan, K. A., & Mednick, S. C. (2016). Autonomic activity during sleep predicts memory consolidation in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(26), 7272–7277. https://doi.org/10.1073/pnas.1518202113

Whiteside, M. M., Wallhagen, M. I., & Pettengill, E. (2006). Sensory impairment in older adults : Part 2 : Vision loss. *AJN The American Journal of Nursing*, *106*(11), 52–61.

Whitson, H. E., Cronin-Golomb, A., Cruickshanks, K. J., Gilmore, G. C., Owsley, C., Peelle, J. E., Recanzone, G., Sharma, A., Swenor, B., Yaffe, K., & Lin, F. R. (2018). American Geriatrics Society and National Institute on Aging Bench-to-Bedside Conference : Sensory Impairment and Cognitive Decline in Older Adults. *Journal of the American Geriatrics Society*, *66*(11), 2052–2058. https://doi.org/10.1111/jgs.15506

Whittlesea, B. W. (1987). Preservation of specific experiences in the representation of general knowledge. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, *13*(1), 3–17. https://doi.org/10.1037/0278-7393.13.1.3

Whittlesea, B. W. (1989). Selective attention, variable processing, and distributed representation : Preserving particular experiences of general structures. In *Arallel distributed processing : Implications for psychology and neurobiology* (pp. 76–101). Clarendon Press/Oxford University Press.

Whittlesea, B. W. (2002). Two routes to remembering (and another to remembering not). *Journal of Experimental Psychology : General*, *131*(3), 325–348. https://doi.org/10.1037/0096-3445.131.3.325

Whittlesea, B. W. (2004). The perception of integrality : Remembering through the validation of expectation. *Journal of Experimental Psychology : Learning Memory and Cognition*, *30*(4), 891–908. https://doi.org/10.1037/0278-7393.30.4.891

Whittlesea, B. W., & Brooks, L. R. (1988). Critical influence of particular experiences in the perception of letters, words, and phrases. *Memory & Cognition*, *16*(5), 387–399. https://doi.org/10.3758/BF03214219

Williams, P. G., Cribbet, M. R., Tinajero, R., Rau, H. K., Thayer, J. F., & Suchy, Y. (2019). The association between individual differences in executive functioning and resting high-

frequency heart rate variability. *Biological Psychology*, *148*, 107772. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2019.107772

Wilson, M. (2001). The case for sensorimotor coding in working memory. *Psychonomic Bulletin and Review*, *8*(1), 44–57. https://doi.org/10.3758/BF03196138

Wilson, M. (2002). Six views of embodied cognition. *Psychometric Bulletin & Review*, *9*(4), 625–636. https://doi.org/10.3758/BF03196322

Wixted, J. T. (2005). A theory about why we forget what we once knew. *Current Directions in Psychological Science*, *14*(1), 6–9. https://doi.org/10.1111/j.0963-7214.2005.00324.x

Woloszyn, K., & Hohol, M. (2017). Commentary : The poverty of embodied cognition. *Frontiers in Psychology*, *8*, 845. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00845

Wynn, J. S., Amer, T., & Schacter, D. L. (2020). How Older Adults Remember the World Depends On How They See It. *Trends in Cognitive Sciences*, *24*(11), 858–861. https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.08.001

Wynn, J. S., Shen, K., & Ryan, J. D. (2019). Eye movements actively reinstate spatiotemporal mnemonic content. *Vision*, *3*(21). https://doi.org/10.3390/vision3020021

Yago, E., & Ishai, A. (2006). Recognition memory is modulated by visual similarity. *NeuroImage*, *31*(2), 807–817. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.12.014

Yamada, Y., Denkinger, M. D., Onder, G., Henrard, J. C., Van Der Roest, H. G., Finne-Soveri, H., Richter, T., Vlachova, M., Bernabei, R., & Topinkova, E. (2015). Dual Sensory Impairment and Cognitive Decline : The Results from the Shelter Study. *Journals of Gerontology - Series A Biological Sciences and Medical Sciences*, *71*(1), 117–123. https://doi.org/10.1093/gerona/glv036

Yassa, M. A., & Stark, C. E. L. (2011). Pattern separation in the hippocampus. *Trends in Neurosciences*, *34*(10), 515–525. https://doi.org/10.1016/j.tins.2011.06.006

Yeung, L. K., Ryan, J. D., Cowell, R. A., & Barense, M. D. (2013). Recognition memory impairments caused by false recognition of novel objects. *Journal of Experimental Psychology : General*, *142*(4), 1384–1397. https://doi.org/10.1037/a0034021

Yonelinas, A. P. (2013). The hippocampus supports high-resolution binding in the service of perception , working memory and long-term memory. *Behavioural Brain Research*, *254*, 34–44. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2013.05.030

Zheng, L., Gao, Z., Xiao, X., Ye, Z., Chen, C., & Xue, G. (2018). Reduced Fidelity of Neural Representation Underlies Episodic Memory Decline in Normal Aging. *Cerebral Cortex*, *28*(7), 2283–2296. https://doi.org/10.1093/cercor/bhx130

Zigmond, A. S., & Snaith, R. P. (1983). The Hospital Anxiety and Depression Scale. *Acta Psychiatrica Scandinavica*, *67*, 361–370. https://doi.org/10.1111/j.1600-0447.1983.tb09716.x

Zimmerman, M. E., Brickman, A. M., Paul, R. H., Grieve, S. M., Tate, D. F., Gunstad, J., Cohen, R. A., Aloia, M. S., Williams, L. M., Clark, C. R., Whitford, T. J., & Gordon, E. (2006). The relationship between frontal gray matter volume and cognition varies across the healthy adult lifespan. *American Journal of Geriatric Psychiatry*, *14*(10), 823–833. https://doi.org/10.1097/01.JGP.0000238502.40963.ac

Zokaei, N., Board, A. G., Manohar, S. G., & Nobre, A. C. (2019). Modulation of the pupillary response by the content of visual working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *116*(45), 22802–22810. https://doi.org/10.1073/pnas.1909959116

Zotow, E., Bisby, J. A., & Burgess, N. (2020). Behavioral evidence for pattern separation in human episodic memory. *Learning and Memory*, *27*(8), 301–309. https://doi.org/10.1101/LM.051821.120