



HAL
open science

Apports de l'électroencéphalographie à la compréhension de la mémoire

Corentin Gonthier, Pascal Hot

► **To cite this version:**

Corentin Gonthier, Pascal Hot. Apports de l'électroencéphalographie à la compréhension de la mémoire. *Revue de Neuropsychologie*, 2014, 5 (4), pp.243-254. hal-00965181

HAL Id: hal-00965181

<https://hal.science/hal-00965181>

Submitted on 26 Jan 2024

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.

Apports de l'électroencéphalographie à la compréhension de la mémoire
Contributions of electroencephalography to the understanding of memory

Titre abrégé : Electroencéphalographie et mémoire

Corentin Gonthier ^{a,c}, Pascal Hot ^{b,c}

^a Université Pierre Mendès France, BP 47, 38040 Grenoble Cedex 9, France

^b Université de Savoie, 73000, Chambéry, France

^c Laboratoire de psychologie et neurocognition (LPNC – CNRS, UMR 5105), 38040, Grenoble, France

Correspondance : P. Hot

Laboratoire de psychologie et neurocognition, Université de Savoie, UFR LLSH, Jacob–
Bellecombette, BP1104, 73000 Chambéry Cedex, France

Tél : +33 (0)4 79 75 85 66 ; Fax: +33 (0)4 79 75 85 99 ; e-mail : pascal.hot@univ-savoie.fr

Résumé

L'électro-encéphalographie (EEG) consiste à enregistrer à la surface du scalp les variations de potentiels électriques engendrées par l'activité cérébrale associée à un traitement cognitif. En combinaison avec une tâche de mémoire, l'EEG offre donc une fenêtre originale sur les processus mnésiques. Les modifications de l'activité cérébrale peuvent notamment refléter des processus de traitement de la trace mnésique qui ne sont pas accessibles à travers les mesures comportementales, ce qui fait de l'EEG un bon complément aux paradigmes expérimentaux classiques. De nombreuses études ont combiné EEG et tâches de mémoire afin de mieux comprendre les processus de mémorisation à travers l'étude de leurs indicateurs électrophysiologiques. Nous avons sélectionné pour cette revue les travaux en EEG qui permettent d'illustrer des caractéristiques majeures de la mémoire. Nous montrerons comment les données électrophysiologiques fournissent des arguments en faveur du caractère actif des processus mnésiques, comment elles illustrent l'aspect modulaire de la mémoire en dissociant processus modaux et amodaux, et comment elles permettent de décomposer les étapes de traitement de l'information mnésique sur la base de leurs corrélats neuronaux. Enfin, nous nous intéresserons aux limites de cette approche et aux enjeux à venir dans les études électrophysiologiques de la mémoire.

Mots clés : psychologie cognitive • mémoire • électroencéphalographie

Abstract

The neural activity underlying memory processes has been extensively studied through electroencephalography (EEG) techniques. With the ability to directly assess neural correlates of cognitive processes, EEG studies have provided useful insights into the organization and functioning of memory. The objective of this review is to summarize these EEG findings that illustrate central features of memory processes. We will first detail how EEG indices allow to quantitatively assess the active cognitive processes involved in each phase of memory: encoding, maintenance and retrieval. We will especially focus on the interplay between these indices and the features and outcome of a memory task. In the second part, we will demonstrate how EEG findings support a modular approach of memory, and contribute to the identification of both general and task-specific processes. This part will center on three task-specific features: the presence of semantic demands, the type of to-be-remembered material, and the type of retrieval task. Thirdly, we will present EEG studies aiming to identify new processing stages in memory on the basis of their neural correlates. We will discuss the existence of specific processing stages before the presentation of a to-be-remembered stimulus, before and after retrieval, and during retrieval itself. In the final section, we will review the main limitations of the EEG approach of memory and mark a few directions for future studies using electrophysiology.

Keywords : cognitive psychology • memory • electroencephalography

Les mesures EEG comme indices de la cognition

L'électro-encéphalographie (EEG) de surface correspond à la mesure de changements électriques observables au niveau du scalp ; ces changements reflètent directement l'activité électrique d'une population de neurones suffisamment importante pour pouvoir être détectée à distance du site actif. L'intérêt majeur de cette technique est de retranscrire, avec une résolution temporelle quasi-parfaite, la dynamique spatio-temporelle de l'activité de groupes de neurones en réaction à une stimulation. Associée à des protocoles bien contrôlés, l'EEG permet alors d'identifier certaines modifications de l'activité cérébrale reflétant des opérations mentales précises, ce qui fournit des informations uniques sur l'organisation des processus cognitifs et leur déroulement temporel.

Cette spécificité de l'EEG lui confère un intérêt particulier dans l'étude de l'activité mnésique. Les paradigmes expérimentaux classiques souffrent des limitations inhérentes aux mesures comportementales : les résultats aux épreuves mnésiques indiquent la performance d'un participant une fois l'ensemble des étapes de traitement cognitif réalisées, ce qui rend difficile l'obtention d'informations fines sur chacune de ces étapes de traitement dont une grande partie s'effectue en-dehors du champ de la conscience. Compléter ces paradigmes comportementaux par une mesure de l'activité EEG permet de porter un regard unique sur le fonctionnement des processus mnésiques à travers l'analyse des activités cérébrales qui sous-tendent ces processus.

L'analyse de l'activité EEG s'effectue généralement en mesurant deux grands types d'indices facilement extractibles à partir d'un enregistrement en continu de l'EEG. Tout d'abord, il est possible d'identifier les changements électriques synchronisés avec certains processus spécifiques de traitement de l'information : les potentiels évoqués cognitifs (PEC). Ces déflexions positives ou négatives de l'activité électrique surviennent avec une latence fixe après la présentation d'une stimulation et présentent une topographie spécifique sur le scalp. L'intérêt des PEC est qu'ils peuvent être associés à certaines opérations mentales engagées dans l'exécution de la tâche en cours. Cette technique d'analyse est très intéressante pour identifier la dynamique séquentielle des

opérations mentales, mais nécessite de répéter de nombreuses fois la tâche afin de séparer les PEC de l'activité EEG de fond à l'aide de méthodes de moyennage, ce qui constitue une contrainte forte, parfois incompatible avec les protocoles cognitifs.

Il est également possible de mesurer des changements plus globaux des différentes activités oscillatoires constitutives de l'activité EEG. Cette approche regroupe notamment l'analyse fréquentielle, l'analyse temps-fréquence et l'analyse en ondelettes ; elle consiste à décomposer le signal EEG en plusieurs bandes de fréquences caractéristiques, et à examiner comment la tâche exécutée par le participant modifie les caractéristiques du signal dans ces bandes de fréquences. Les activités cognitives peuvent moduler différents aspects du signal EEG : la fréquence moyenne du rythme étudié, sa puissance globale, sa puissance relative par rapport aux autres bandes de fréquences, ou encore le degré de synchronisation de l'activité entre deux régions cérébrales. Dans les études sur la mémoire, l'activité dans la bande de fréquences thêta (entre 4 et 7Hz) apparaît comme la plus sensible aux différentes étapes de mémorisation [1], mais des variations dans les bandes gamma (> 30 Hz) et alpha (8 à 12 Hz) sont également rapportées.

Un très grand nombre de travaux se sont intéressés à l'étude de la mémoire par le biais de techniques d'électrophysiologie cérébrale. Les études présentées dans cette revue ont été sélectionnées afin d'illustrer des caractéristiques significatives de l'organisation et du fonctionnement des processus mnésiques. Nous avons organisé la présentation de ces travaux en trois parties apportant des arguments en faveur des aspects actifs, modulaires (c'est-à-dire associant un ensemble de mécanismes généraux et spécifiques à la tâche en cours), et enfin complexes (c'est-à-dire intégrant un grand nombre d'étapes de traitement) des processus mnésiques.

1. La mémoire comme processus actif

Trois phases sont classiquement distinguées dans l'activité de mémoire : l'encodage, qui permet de former une trace mnésique d'un stimulus ; le stockage, qui correspond au maintien de cette trace en mémoire ; et la récupération de la trace mnésique. Bien que nous soyons capables de

mémoriser une grande quantité d'informations de façon incidente sans fournir d'effort particulier, ou encore de récupérer ces informations en mémoire sans engager de démarche consciente, certaines données issues de différents paradigmes comportementaux suggèrent de manière indirecte que chacune de ces trois phases correspond en fait à un processus actif. Le principal intérêt de l'EEG dans ce domaine est d'examiner l'activité cérébrale associée à chaque étape du fonctionnement mnésique ; cela permet d'observer plus directement la mise en œuvre de processus actifs d'encodage, de stockage et de récupération, et la manière dont ces processus interagissent avec la situation de mémorisation.

1.1. Phase d'encodage

Principaux indicateurs EEG

La phase d'encodage en mémoire a principalement été étudiée en EEG à l'aide du paradigme de mémoire subséquente. Ce paradigme consiste à classer les stimuli d'une tâche de mémoire en deux groupes – ceux qui ont été correctement mémorisés par les participants, et ceux qui ont été oubliés – puis à comparer l'activité cérébrale associée à ces deux classes de stimuli pendant la phase d'encodage. Autrement dit, il s'agit de vérifier si les stimuli qui sont correctement mémorisés reçoivent au moment de l'encodage un traitement cérébral différent des stimuli qui seront oubliés lors du rappel. On doit l'étude de référence sur le paradigme de mémoire subséquente à l'équipe de Paller [2]. Dans cette étude, les participants devaient dans un premier temps réaliser une tâche d'apprentissage incident en prenant des décisions simples sur un ensemble de mots (par exemple, "Cet objet est-il comestible ?") ; dans un second temps, les participants devaient reconnaître tous les mots dont ils se souvenaient parmi des distracteurs. Les auteurs ont observé que les mots correctement reconnus par les participants se distinguaient des mots oubliés par une activité cérébrale spécifique pendant la phase d'encodage ; cette activité apparaissait sous la forme d'une composante positive entre 400 et 800 ms après la présentation d'un mot à encoder, observable au niveau du cortex pariétal et de la ligne médiane (voir Figure 1). Cette différence d'activité à

l'encodage entre les mots ultérieurement rappelés et oubliés a été baptisée l'effet Dm (*Difference due to Memory*).

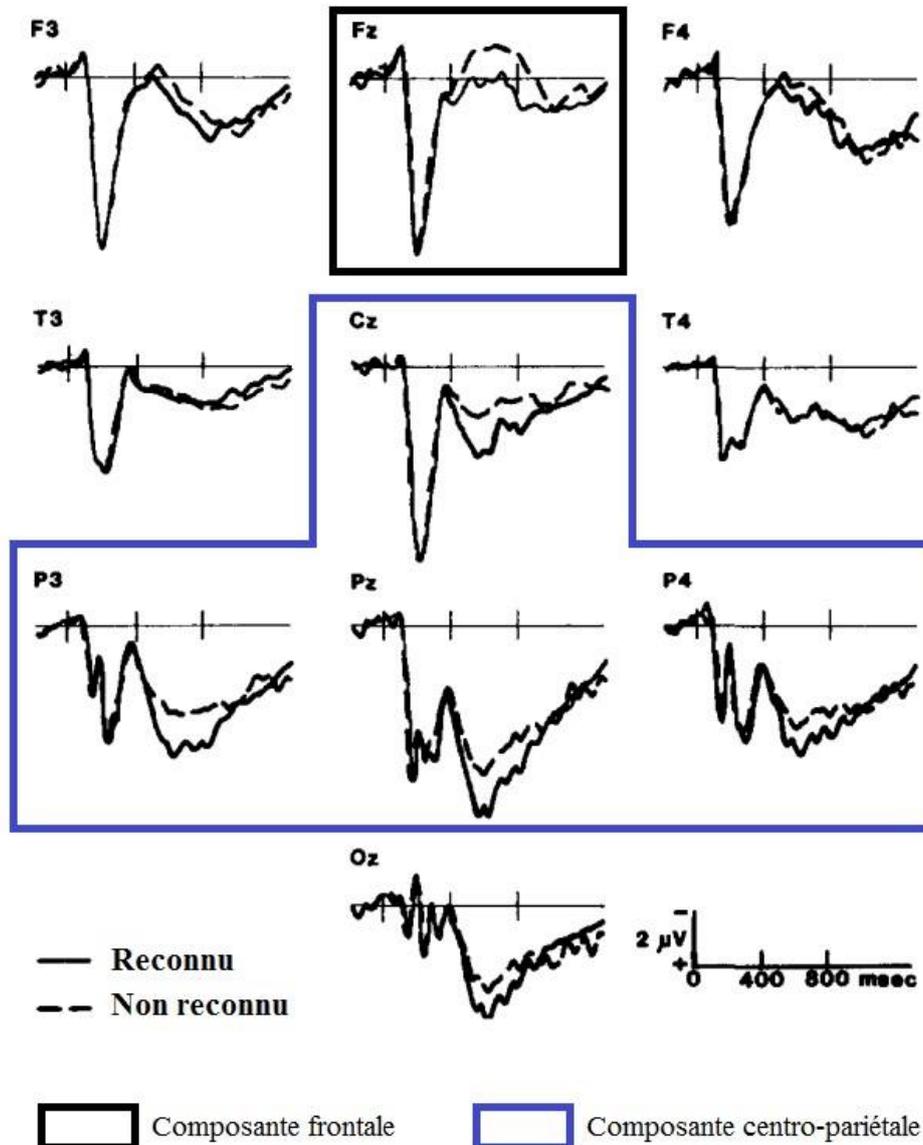


Figure 1. Différence d'activité EEG à l'encodage entre les mots ultérieurement reconnus et les mots ultérieurement oubliés (positivité vers le bas). Les tracés représentent les potentiels évoqués obtenus par le moyennage de l'EEG lors de l'encodage des mots qui seront soit reconnus (ligne continue), soit oubliés (ligne pointillée) pendant la phase de récupération. Les mots qui seront ultérieurement reconnus sont associés à une composante positive tardive plus grande amplitude pendant l'encodage.

Adapté de Paller et al., 1987. Copyright (1987) par Elsevier Scientific Publishers Ireland, Ltd.

Un nombre important de travaux ont porté sur l'effet Dm (voir les revues [3-5]). Il est difficile de caractériser précisément l'activité liée à l'effet Dm, car sa topographie et son déroulement temporel varient largement en fonction du paradigme expérimental utilisé [3]. De façon générale, les mots correctement rappelés sont associés à une activité plus importante à l'encodage, avec des PEC plus positifs entre 300 et 900 ms environ après la présentation du stimulus à mémoriser ; ces PEC sont souvent décrits sous la forme d'une composante centro-pariétale associée à une composante frontale plus tardive [4] (voir Figure 1).

Interprétation

L'effet Dm montre que l'encodage d'un stimulus à mémoriser est associé à une activité cérébrale spécifique, et que l'intensité de cette activité est directement prédictive de la performance de rappel subséquente. Cette activité cérébrale semble donc correspondre directement à un processus actif d'encodage. Par ailleurs, plusieurs études montrent que l'effet Dm est modulé par la qualité de l'encodage que réalise le participant. Ainsi, l'amplitude de cet effet est plus marquée lorsque les participants réalisent une tâche d'encodage profond plutôt que superficiel [2]. L'effet est également plus important pour les items que les participants parviennent à restituer en rappel libre, en comparaison des stimuli qui sont simplement reconnus parmi des distracteurs [6]. Enfin, l'effet Dm est plus marqué pour les stimuli que les participants se souviennent explicitement avoir vus (réponse *remember*) que pour les stimuli dont ils savent seulement qu'ils les ont vus, sans se souvenir explicitement de leur présentation (réponse *know* dans le paradigme RKG) [7]. Le fait que l'amplitude de l'effet Dm dépende directement de la qualité de l'encodage réalisé par le participant soutient l'idée que cet effet correspond à un processus actif d'encodage, dont le fonctionnement est déterminant pour la performance de rappel ultérieure.

1.2. Phase de stockage

Principaux indicateurs EEG

La phase de stockage en mémoire concerne l'intervalle qui sépare l'encodage de la récupération. L'activité EEG correspondant au processus de stockage a principalement été analysée sur deux échelles temporelles distinctes. L'étude des périodes de stockage importantes associées à la mémoire à long terme s'est surtout effectuée dans le cadre des recherches sur la consolidation hypnique de la mémoire. Une présentation détaillée de ce type de travaux peut être trouvée dans cette revue (Bertran et al., ce numéro). Parallèlement, un ensemble d'études se sont intéressées au maintien de l'information en mémoire à court terme, sur un intervalle de quelques dizaines de secondes. Ces études montrent qu'il existe une activité cérébrale soutenue pendant la phase de maintien (ex. [8-11]). Cette activité se présente généralement sous la forme d'une augmentation de puissance des ondes thêta et gamma ; des modifications des ondes alpha et bêta sont également observées dans certaines études (ex. [10]).

Interprétation

La présence d'une activité oscillatoire spécifique pendant le maintien d'une information en mémoire à court terme indique que le stockage n'est pas une phase uniquement passive de la mémorisation ; cette activité oscillatoire suggère plutôt la présence de processus de maintien actifs. En faveur de cette interprétation, plusieurs études montrent que l'activité oscillatoire pendant le maintien est modulée par les caractéristiques de la tâche. D'une part, la durée de l'activité oscillatoire augmente avec le délai pendant lequel l'information doit être maintenue [9] ; elle tend à se poursuivre jusqu'au début de la phase de rappel [14]. Elle ne reflète donc pas un traitement cognitif ponctuel, mais plutôt un processus soutenu pendant l'ensemble de la phase de maintien. D'autre part, la puissance dans les différentes bandes de fréquences augmente avec la quantité d'informations à maintenir [8, 12-13] ; ce résultat suggère que l'activité oscillatoire correspond à un processus dont l'activité est d'autant plus importante que la charge cognitive est élevée.

Il est à noter que l'activité oscillatoire soutenue pendant la phase de maintien de l'information ne se limite pas au matériel verbal, mais s'observe aussi avec des matériels visuels complexes [9] et même des patterns temporels [11] ; elle ne peut donc pas être causée uniquement par un processus d'autorépétition subvocale. Il semble plutôt que ces oscillations soient dues à un processus de rafraîchissement attentionnel actif de la trace mnésique par les participants.

1.3. Phase de récupération

Principaux indicateurs EEG

La phase de récupération en mémoire a essentiellement été étudiée à l'aide du paradigme *Old-New*. Ce paradigme consiste à présenter une série de stimuli au sein d'une première phase d'étude, puis à présenter une seconde fois ces stimuli parmi des stimuli nouveaux ; l'objectif est de contraster l'activité cérébrale associée aux stimuli nouveaux et aux stimuli déjà connus. Ce paradigme permet d'observer deux composantes sensibles à l'apparition de stimuli connus (voir Figure 2). La première est une composante frontale négative, la FN400, observable 400 ms après la présentation d'un stimulus connu ; la seconde est une composante pariétale positive, la LPC (*Late Positive Component*), qui apparaît autour de 450 ms et se maintient pendant plusieurs centaines de millisecondes (voir les revues [5, 15-16]). L'amplitude de ces deux composantes est plus importante lorsque le participant rencontre un stimulus déjà connu, donc lorsqu'une récupération en mémoire a lieu ; cet effet est généralement baptisé l'*effet Old-New*.

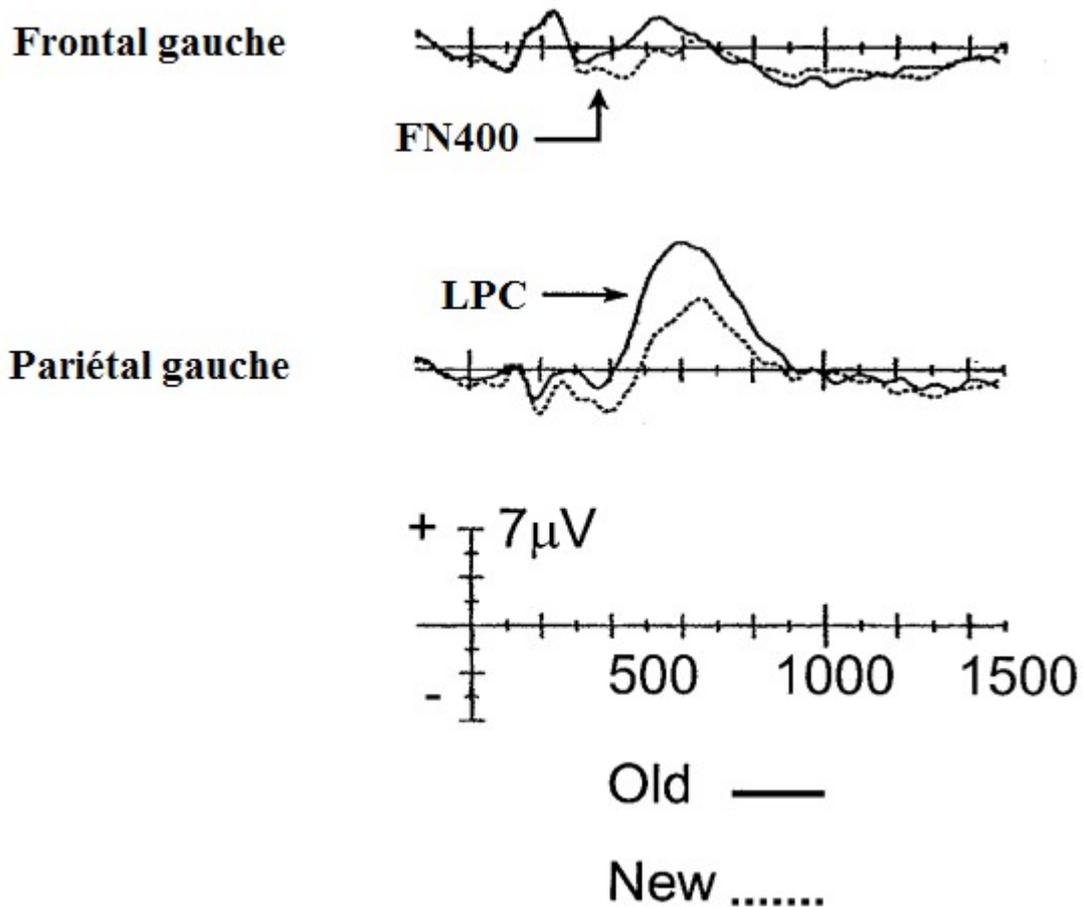


Figure 2. Différence d'activité EEG entre les mots nouveaux et les mots déjà connus pendant la phase de récupération (positivité vers le haut). Les tracés représentent les potentiels évoqués par la présentation de stimuli déjà connus du participant (ligne continue) et nouveaux pour lesquels il ne peut pas y avoir de récupération en mémoire (la ligne pointillée). Les stimuli connus sont associés à une plus grande amplitude des composantes positives entre 300 et 500 ms au niveau frontal (composante FN400) et au niveau pariétal (composante LPC). Adapté de Friedman & Johnson, 2000. Copyright (2000) par Wiley-Liss.

Interprétation

L'effet Old-New est modulé par l'intensité de la reconnaissance des stimuli. Par exemple, les PEC sont plus marqués lorsque le participant reconnaît un stimulus pour lequel il est capable de réaliser un jugement de source – donner des informations sur le contexte dans lequel il a rencontré ce stimulus pour la première fois [17-18]. Les PEC sont également plus marqués lorsque la reconnaissance opérée par le participant est correcte, par opposition à une fausse alarme [19-20] ; la LPC est moins importante lorsque les participants ont peu confiance dans leur jugement de reconnaissance [2]. Enfin, l'effet Old-New est plus marqué lorsque la récupération en mémoire est intentionnelle plutôt qu'incidente (voir [21]). Cet effet semble donc refléter un processus actif de récupération en mémoire, dont l'activité est directement corrélée avec le résultat de la récupération.

2. La mémoire comme processus modulaire : arguments électrophysiologiques

Les principaux modèles neuropsychologiques de la mémoire proposent de la fractionner en différentes entités ou sous-systèmes assurant des fonctions différentes. L'apport de l'EEG dans ce domaine consiste à examiner les activités cérébrales associées aux différents types de situations de mémorisation, afin de déterminer si ces dissociations sont valides au niveau électrophysiologique. Parmi l'ensemble des études en EEG qui se sont intéressées aux sous-systèmes de la mémoire, les travaux qui suivent illustrent l'idée que le fonctionnement mnésique repose sur un ensemble de processus spécifiques à un type de tâche en particulier, mais aussi de processus invariants, observés quelle que soit la situation.

2.1. Mémoire épisodique et mémoire sémantique

Principaux indicateurs EEG

La dissociation classique entre mémoire épisodique et mémoire sémantique a fait l'objet d'études en EEG afin de rechercher les processus spécifiques à ces deux types de mémoire. Un paradigme en particulier [22] a été fréquemment utilisé pour opposer le fonctionnement de la mémoire sémantique et de la mémoire épisodique, en lien avec une analyse de l'activité oscillatoire.

Dans une première phase de l'expérience, les participants voient apparaître successivement deux mots et doivent décider si le second mot de la paire est sémantiquement relié au premier. La seconde phase de l'expérience dépend du type de mémoire évalué ; dans la condition "rappel épisodique", les participants sont confrontés au premier membre de chaque paire de mots et doivent rappeler le second mot de la paire. Dans la condition "rappel sémantique", les participants sont également confrontés au premier membre de chaque paire de mots, mais ils ont simplement pour consigne de donner un mot qui lui soit sémantiquement relié ; si les participants donnent le second membre de la paire initialement présentée, on considère qu'ils ont réalisé un rappel sémantique. Ce paradigme a permis de montrer que la performance dans les tâches impliquant un rappel sémantique correspond à une modification de l'activité dans la bande alpha supérieure (10 à 13 Hz) [23-24] ; à l'inverse, il est bien établi que la performance dans les tâches de mémoire épisodique repose essentiellement sur une augmentation de puissance dans les bandes thêta et gamma (voir les revues [1, 23]).

Interprétation

Les différences d'activité oscillatoire qui distinguent les conditions de rappel sémantique et rappel épisodique suggèrent qu'il existe une dissociation entre les processus impliqués dans ces deux types de mémoires. Toutefois, deux arguments conduisent à penser que ces différences d'activité oscillatoire ne reflètent pas nécessairement le fonctionnement de sous-systèmes mnésiques entièrement distincts.

Premièrement, Johnson et collaborateurs [26] ont opposé rappel épisodique et rappel sémantique selon une méthode comparable au paradigme précédent ; cependant, ils ont examiné les PEC plutôt que l'activité oscillatoire. Les résultats observés montrent que les conditions de rappel sémantique et de rappel épisodique s'accompagnent d'activations cérébrales très proches. Parmi les sept composantes des PEC observées en situation de rappel, deux seulement présentaient des différences mineures entre les deux conditions expérimentales. Cette importante similarité entre les

activations cérébrales de rappel épisodique et de rappel sémantique suggère que l'essentiel des processus de rappel est insensible au caractère sémantique de la tâche.

D'autre part, les paradigmes expérimentaux généralement utilisés en EEG ne permettent pas de distinguer clairement les demandes épisodiques et sémantiques. Ainsi, dans le paradigme présenté plus haut [22], la tâche de rappel sémantique repose directement sur la phase d'encodage épisodique qui a lieu en début d'expérience ; à l'inverse, la condition de rappel épisodique n'est pas indépendante de la mémoire sémantique, car les participants accèdent probablement à la signification des mots présentés dans cette condition. Il semble donc difficile de conclure de façon univoque que l'activité dans la bande alpha supérieure reflète le fonctionnement de la mémoire sémantique. Une interprétation à privilégier est que l'activité oscillatoire dans la bande alpha supérieure est sensible à la quantité de traitements sémantiques impliqués par la tâche (ex. [24]). Cette idée est soutenue par l'observation que la bande alpha supérieure est sensible aussi bien au rappel sémantique [23] et à l'encodage sémantique [25] qu'à un simple jugement sémantique, sans composante mnésique particulière [22]. Les modifications spectrales dans la bande alpha supérieure pourraient donc illustrer une variabilité des processus impliqués selon que la tâche fait appel ou non à la signification des stimuli. Cette distinction entre processus sémantiques et non sémantiques s'appliquerait aussi bien dans les tâches de mémoire que dans d'autres types de tâches.

2.2. Spécificités de l'activité EEG en fonction du type de matériel à mémoriser

De nombreux modèles proposent l'existence de plusieurs types de mémoire distincts en fonction des caractéristiques du matériel à mémoriser : nature des stimuli (par exemple mémoire verbale vs. mémoire visuo-spatiale), mais aussi modalité de présentation (par exemple présentation auditive vs. présentation visuelle des stimuli). Plusieurs études en EEG se sont intéressées à la validité de ces dissociations.

2.2.1. Effet de la modalité de présentation

Plusieurs études ont cherché à vérifier l'existence de systèmes mnésiques différents en fonction de la modalité de présentation ; ces études ont procédé en présentant les mêmes stimuli selon plusieurs modalités sensorielles. D'une part, les stimuli spatiaux donnent lieu à une activité oscillatoire différente selon leur modalité de présentation : une diminution de la puissance alpha est observée au niveau occipital lorsqu'ils sont présentés de façon visuelle et au niveau pariétal lorsqu'ils sont présentés de façon haptique [27]. Toutefois, cette différence d'activité est restreinte : elle se retrouve surtout au niveau des aires sensorielles et se limite essentiellement à la phase d'encodage. De façon similaire, des mots présentés de façon auditive ou visuelle suscitent des PEC différents au moment de l'encodage [28] ; cependant, cette différence s'atténue largement avec le temps pendant la phase de maintien. Ces deux études suggèrent que l'encodage des stimuli se fait différemment selon leur modalité de présentation, mais qu'ils sont ensuite recodés sous forme de représentation mnésique amodale [28].

2.2.2. Effet du type de stimulus sur la phase de maintien

Il semble également que l'activité cérébrale varie en fonction de la nature des stimuli à mémoriser - par exemple, des mots ou des formes géométriques. Une première série de travaux concerne la phase de maintien en mémoire, et montre que l'activité oscillatoire dépend du type de stimulus mémorisé. Le maintien en mémoire de stimuli visuo-spatiaux semble associé à une diminution d'activité dans la bande alpha au niveau occipito-pariétal, particulièrement dans l'hémisphère droit, par rapport à des stimuli verbaux [8]. À l'inverse, le maintien en mémoire de stimuli verbaux présente deux spécificités majeures. D'une part, les stimuli verbaux se distinguent des autres types de stimuli par une puissance plus importante dans les bandes alpha, bêta, thêta et gamma pendant toute la durée de la phase de maintien ; d'autre part, une forte activité bêta apparaît aux niveaux frontal et occipital pendant l'intervalle qui sépare la présentation de deux stimuli verbaux à mémoriser [10]. Selon les auteurs, cette activité bêta est probablement liée au processus d'autorépétition subvocale, qui n'existe que pour des stimuli verbaux et les distingue des autres

types de stimuli. Enfin, les informations concernant l'ordre de présentation des stimuli à mémoriser semblent associées à des processus de maintien spécifiques, tout comme les stimuli verbaux et visuo-spatiaux : l'activité oscillatoire diffère selon que les participants doivent maintenir en mémoire la position spatiale de stimuli, ou l'ordre dans lequel ces stimuli apparaissent [11]. En dépit de ces spécificités, il est intéressant de remarquer que l'activité dans la bande thêta, sans doute la bande de fréquences la plus généralement associée au maintien actif en mémoire [8-11, 13-14], n'est pas affectée par la nature des stimuli à mémoriser [8]. Il semble donc que le maintien en mémoire associe des processus spécifiques au type de matériel, comme l'autorépétition pour des stimuli verbaux, et des processus aspécifiques, plus généraux [8] ; ces processus aspécifiques pourraient par exemple prendre la forme d'un rafraîchissement attentionnel de la trace mnésique.

2.2.3. Effet du type de stimulus sur la phase de récupération

Un effet similaire du type de matériel est également rapporté pour la phase de récupération en mémoire. La comparaison de stimuli verbaux et spatiaux montre que la récupération de stimuli spatiaux en mémoire correspond à des PEC positifs plus marqués au niveau pariétal entre 200 ms et 450 ms après le début de l'essai. À l'inverse, la récupération de stimuli verbaux en mémoire correspond à des PEC positifs plus marqués au niveau du cortex frontal gauche autour de 390 ms après le début de l'essai, ainsi qu'au niveau de la jonction pariéto-temporo-occipitale autour de 280 ms [29]. Cependant, la LPC – une composante observée dans le cadre de l'effet Old-New – n'est pas affectée par le type de matériel à récupérer. De la même façon, une tâche de récupération en mémoire d'objets et de positions spatiales provoque une diminution de l'activité alpha dont la topographie varie en fonction du type de matériel - pariétale pour les positions spatiales, et plus largement distribuée pour les objets [30] ; mais cette même tâche provoque également une augmentation de l'activité thêta qui ne varie pas en fonction du type de matériel à récupérer. Tout comme pour la phase de maintien, il semble donc que la phase de récupération associe des processus généraux de récupération en mémoire, et des processus spécifiques à la nature des stimuli à rappeler [29].

2.3. Activités EEG de rappel et de reconnaissance

Il existe plusieurs façons de récupérer un stimulus en mémoire ; les situations les plus fréquentes sont le rappel libre, le rappel indicé et la reconnaissance. Ces différentes situations correspondent-elles à des processus de récupération différents, ou s'agit-il simplement de tâches similaires dont seule la difficulté varie ? À notre connaissance, aucune étude en EEG n'a cherché à comparer le rappel libre aux deux autres modalités de récupération. En revanche, un petit nombre de travaux ont opposé rappel indicé et reconnaissance (voir [5]). Ces quelques travaux s'accordent sur l'existence de différences d'activité cérébrale entre ces deux conditions, mais pas sur la nature de ces différences. Deux études concluent que les PEC associés au rappel indicé et à la reconnaissance diffèrent en termes de topographie, avec une activation plus étendue sur le scalp pour la tâche de rappel indicé [31, 32]. Cette différence de topographie se retrouve notamment au niveau frontal : les deux tâches sont associées à un PEC positif entre 900 et 1400 ms après l'apparition d'un stimulus, mais cette activité s'étend à l'ensemble du cortex frontal pour la tâche de rappel indicé alors qu'elle se restreint à la ligne médiane pour la tâche de reconnaissance [32]. Une troisième étude retrouve également une différence d'activité au niveau frontal [26] : la tâche de rappel indicé est associée à un PEC négatif au niveau du cortex frontal inférieur gauche, environ 300 ms après l'apparition d'un indice, qui n'apparaît pas dans une tâche de reconnaissance. Ces différences d'activité frontale entre rappel indicé et récupération pourraient être dues à une plus grande utilisation de processus contrôlés par la tâche de rappel indicé, manifeste au niveau du cortex préfrontal [5].

En dépit de ces différences, l'essentiel de l'activité cérébrale est très similaire pour les tâches de rappel indicé et de reconnaissance ; on retrouve notamment l'effet Old-New (qui reflète une récupération en mémoire ; voir plus haut) dans les deux types de tâches [32] (voir aussi [5]). Cette forte ressemblance suggère que la phase de récupération en mémoire repose sur un processus générique de récupération dont le fonctionnement est modulé par les caractéristiques de la tâche [31], avec par exemple un rôle plus important de processus contrôlés dans une tâche de rappel indicé.

3. La mémoire comme processus complexe

La mémoire correspond par nature à un processus séquentiel ; nous avons vu que les trois phases classiques de la mémoire correspondent à des activités cérébrales distinctes, ce qui conforte l'idée qu'il s'agit de trois étapes de traitement successives. Une contribution significative de l'électrophysiologie cérébrale est que sa résolution temporelle permet d'identifier plus finement les différentes étapes de traitement intervenant dans le processus de mémoire ; par exemple, certains résultats en EEG suggèrent que l'étape d'encodage n'est pas unitaire, mais implique une première phase d'encodage dépendant de la modalité de présentation du stimulus, suivie d'une seconde phase de recodage du stimulus sous forme de représentation mnésique amodale [28]. Nous présenterons ici les travaux en EEG démontrant l'existence d'étapes additionnelles de traitement cognitif, mal connues car difficiles à mettre en évidence au niveau comportemental.

3.1. Activité pré-stimulus

Principaux indicateurs EEG

Un certain nombre de données indiquent que le processus de mémorisation commence avant même la présentation du stimulus à mémoriser. Dans la période qui précède l'apparition d'un stimulus, on observe typiquement une activité cérébrale préparatoire (ex. [29]). De façon surprenante, cette activité cérébrale préparatoire est directement en lien avec la mémorisation du stimulus à venir. Dans une tâche de mémoire à long terme, par exemple, une composante préparatoire négative apparaît dans les régions frontales plusieurs centaines de millisecondes avant l'apparition d'un stimulus à mémoriser ; cette composante est significativement plus ample pour les stimuli qui seront correctement reconnus 45 minutes plus tard que pour les stimuli qui seront oubliés [33] (voir Figure 3). Elle est également plus ample pour les stimuli qui seront associés à une réponse remember, par rapport aux stimuli associés à une réponse know [34]. L'activité préparatoire peut prendre d'autres formes lorsque d'autres tâches sont utilisées – il peut s'agir d'une activité thêta ou d'un PEC positif – mais elle reste prédictive de la mémorisation des stimuli [35-36].

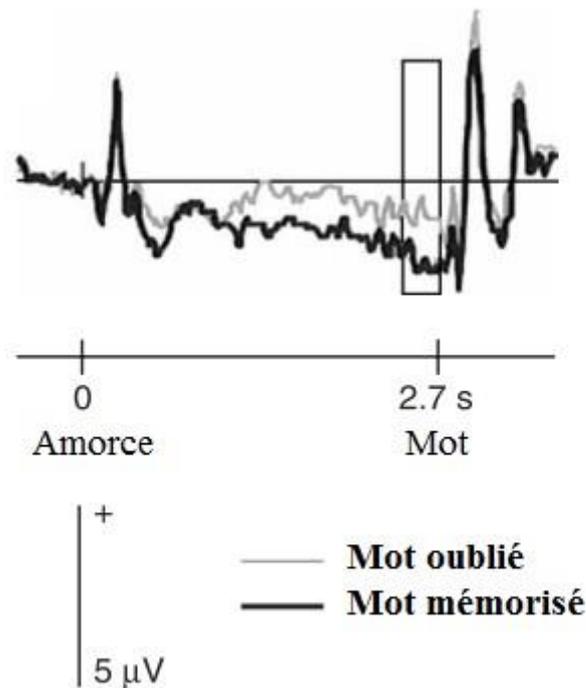


Figure 3. Différence d'activité EEG avant l'encodage entre les mots ultérieurement reconnus et ultérieurement oubliés. La ligne foncée représente l'activité EEG enregistrée pour les mots qui seront reconnus avec succès pendant la phase de récupération ; la ligne claire représente l'activité pour les mots qui seront oubliés pendant la phase de récupération. Les mots qui seront ultérieurement reconnus sont associés à une activité préparatoire de plus grande amplitude. Adapté de Otten et al., 2010. Copyright (2000) par Nature Publishing Group.

Interprétation

L'activité pré-stimulus indique que l'activité de mémoire met en jeu des processus préparatoires, qui influencent directement la qualité de l'encodage subséquent. Plusieurs hypothèses ont été formulées quant à la nature de ces processus préparatoires. Il pourrait s'agir de mécanismes mnésiques, correspondant par exemple à la prise en compte du contexte de présentation de l'item pour réaliser un encodage contextualisé [35], ou encore à la mobilisation d'un processus de traitement sémantique permettant un encodage profond des stimuli [33]. Une autre interprétation possible est que cette activité préparatoire reflète l'état attentionnel ou motivationnel des participants ; une activité préparatoire importante correspondrait alors à un degré élevé d'arousal,

qui favoriserait un meilleur encodage du stimulus à venir. Cette interprétation est soutenue par le fait que l'activité préparatoire est influencée par la motivation des participants : elle n'est prédictive de la mémorisation des stimuli que lorsqu'une bonne performance est fortement rémunérée [35-36].

3.2. Activité pré-récupération

Tout comme la phase d'encodage, la phase de récupération en mémoire semble intégrer des processus préparatoires qui précèdent la récupération elle-même. L'un des effets les plus étudiés en EEG concerne l'orientation de récupération (voir les revues de littérature [21, 37]). La notion d'orientation de récupération repose sur l'idée qu'une tâche spécifique de récupération correspond à un type particulier de traitement cognitif. Pour récupérer un stimulus en mémoire, il faut réaliser le type de traitement cognitif correspondant à la tâche, et donc adopter une orientation de récupération particulière. Confrontés à une tâche spécifique de récupération en mémoire, les participants adopteraient l'orientation de récupération correspondante, préalablement à la récupération proprement dite.

En termes d'activité cérébrale, un PEC apparaît entre 200 et 600 ms après le début d'une récupération en mémoire ; la forme de ce PEC dépend de la tâche de récupération réalisée [37, 21]. Ainsi, deux consignes de récupération en mémoire différentes (par exemple rappel du contexte de présentation d'un item vs. identification de l'item parmi des distracteurs) donnent lieu à des composantes d'amplitudes différentes, essentiellement au niveau du cortex frontal. De la même façon, on observe des activations distinctes lorsque la tâche de récupération porte sur des types de stimuli différents (par exemple reconnaissance d'images vs. reconnaissance de mots) [37], et ce dès 200 ms après le début d'un essai. Cette différence n'apparaît que lorsque les participants doivent réaliser la même tâche de récupération pendant un certain nombre d'essais ; elle disparaît lorsqu'on fait varier la tâche de récupération entre chaque essai [38]. Il semble donc que l'orientation de récupération se développe au fil de la tâche et corresponde à un processus soutenu dans le temps. Il est important de noter qu'on observe un PEC d'orientation de récupération similaire pour les items

connus et pour les distracteurs d'une tâche de reconnaissance ; cette activité n'est donc pas liée à la récupération d'un stimulus en mémoire, qui ne peut avoir lieu pour les distracteurs, mais bien à des processus préparatoires qui précèdent la récupération [21].

3.3. Processus multiples de récupération en mémoire

Nous avons vu que la récupération d'informations en mémoire correspond à un processus actif, illustré par l'effet Old-New : lors d'une tâche de reconnaissance, les stimuli déjà connus se distinguent des distracteurs par des PEC plus marqués. Plus précisément, l'effet Old-New intègre deux composantes différentes : la FN400, une composante frontale précoce, et la LPC, une composante pariétale plus tardive. Un grand nombre de travaux montrent que ces deux PEC correspondent en fait à deux processus de récupération différents (voir les revues [5, 16]). D'un point de vue fonctionnel, la LPC reflète le processus de recollection (c'est-à-dire la remémoration explicite de l'encodage d'un stimulus), tandis que la FN400 correspond à la récupération en mémoire fondée sur le simple sentiment de familiarité. Ces deux processus ne sont pas exclusifs : toute tentative de récupération en mémoire peut donner lieu d'abord à une FN400 associée à la familiarité, puis à une LPC associée à la recollection. La phase de récupération elle-même n'est donc pas unitaire, mais intègre plusieurs étapes de traitement successives.

3.3.1. Processus de recollection

La LPC correspond à une composante positive qui apparaît entre 400 et 700 ms après la présentation d'un stimulus reconnu par le participant ; elle est particulièrement visible au niveau pariétal gauche [16]. Plusieurs raisons poussent à l'interpréter comme un corrélât du processus de recollection. D'abord, la LPC est plus marquée pour les stimuli qui donnent lieu à une réponse remember plutôt qu'une réponse know [5, 16] ; or, une recollection n'a lieu que lorsque le participant se souvient explicitement de la présentation du stimulus (réponse remember). De plus, la LPC est plus marquée pour les stimuli qui donnent lieu à un jugement de source correct [5, 16], ce qui implique que le participant se souvienne de leur contexte de présentation. L'amplitude de la

LPC est plus importante lorsqu'on présente au participant des stimuli qu'il a déjà rencontrés plutôt que des distracteurs, même quand les distracteurs sont très similaires aux stimuli connus [39]. Enfin, la LPC est sensible aux paramètres qui affectent la probabilité de recollection ; par exemple, elle est plus marquée pour les stimuli qui ont subi un encodage profond [40].

3.3.2. *Processus de familiarité*

La FN400 est une composante négative maximale au niveau préfrontal médian, entre 300 et 500 ms après la présentation d'un stimulus reconnu par le participant [16] ; elle est considérée comme un indicateur du processus de familiarité. Dans une tâche de reconnaissance, par exemple, la FN400 dépend directement de l'intensité du sentiment de familiarité que les stimuli suscitent chez les participants. Ainsi, si on demande aux participants d'encoder des stimuli sous une forme (par exemple des mots) et de les reconnaître sous une autre forme (par exemple des images correspondant aux mots), la phase de reconnaissance s'accompagne d'une FN400 moins marquée que lorsque les stimuli sont encodés et reconnus sous un même format [41]. À l'inverse, la FN400 est de même amplitude pour les stimuli correctement identifiés et pour les fausses alarmes ; or, on peut supposer que les distracteurs qui provoquent une fausse alarme sont ceux qui suscitent un sentiment de familiarité [16]. De la même façon, la FN400 est de même amplitude pour les stimuli déjà connus et pour les stimuli nouveaux ressemblant à des stimuli précédemment présentés ; par contre, son amplitude est plus faible pour les stimuli nouveaux qui ne sont pas similaires à des stimuli connus [39]. Contrairement à la LPC, la composante FN400 est d'amplitude comparable pour les stimuli associés à une réponse remember et à une réponse know [5] ; or, le sentiment de familiarité est présent dans ces deux types de réponses. Lorsqu'un participant donne une réponse know, qui indique une reconnaissance fondée sur la familiarité, l'amplitude de la FN400 augmente avec son degré de confiance dans sa réponse [42]. Enfin, la composante FN400 ne semble pas sensible aux paramètres qui affectent la probabilité de recollection ; par exemple, son amplitude ne varie pas quand on augmente le nombre de présentations d'un stimulus pendant la phase d'encodage [5].

3.4. Activité post-récupération

La mémoire ne s'arrête pas à la récupération d'un stimulus ; il semble que la phase de récupération proprement dite soit suivie par une activité soutenue [5, 37]. Au niveau des PEC, on retrouve une composante positive au niveau du cortex frontal droit qui commence environ 800 ms après l'apparition d'un stimulus à reconnaître et peut se poursuivre jusqu'à environ 2000 ms ; cette activité peut même perdurer après la réponse du participant [43]. Quel est le rôle fonctionnel de cette activité post-récupération ? Une explication plausible est qu'elle reflète un processus de monitoring ou d'évaluation du résultat de la recherche en mémoire [37]. L'activité post-récupération serait donc liée au contrôle de l'activité de récupération en mémoire, qu'il s'agisse de décider si le résultat de la récupération est fiable (« il me semble avoir vu ce stimulus pendant la phase d'encodage, mais en suis-je vraiment sûr ? ») ou de décider de la réponse comportementale qui doit suivre la récupération en mémoire (« dois-je donner une réponse remember ou une réponse know ? ») [43]. Par ailleurs, on retrouve également une composante similaire lorsque les participants doivent réaliser un jugement sémantique sur des stimuli nouveaux, donc une tâche sans demande mnésique particulière [43] ; il ne semble donc pas s'agir d'une activité propre à la récupération en mémoire, mais plutôt d'un processus générique de monitoring et de prise de décision qui peut être impliqué dans d'autres situations.

5. Synthèse, limites et perspectives

Indicateurs électrophysiologiques de la mémoire

Une littérature abondante s'est construite autour des modifications EEG accompagnant les tâches de mémoire. Un premier intérêt de ce type d'études est de fournir des indices électrophysiologiques qui permettent d'évaluer le degré d'engagement de certains processus mnésiques dans une tâche. La figure 4 représente les indices électrophysiologiques associés de manière récurrente aux processus actifs de mémorisation.

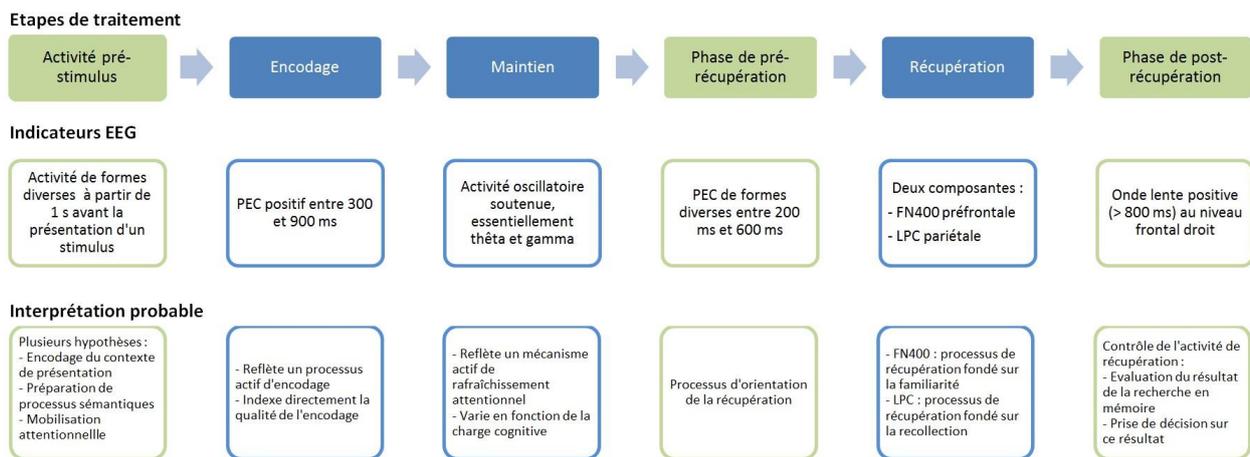


Figure 4. Principaux indicateurs électrophysiologiques associés aux étapes du processus de mémorisation. Ce schéma décrit les différentes étapes du processus de mémorisation, de la présentation d'un stimulus (à gauche) à sa récupération en mémoire (à droite). Ces différentes étapes sont associées aux indicateurs électrophysiologiques qui les caractérisent, ainsi qu'à l'interprétation que l'on peut faire au sujet de ces indicateurs. Les boîtes bleues représentent les étapes classiquement identifiées du processus de mémoire, les boîtes vertes représentent les étapes de traitement supplémentaires identifiées par les études EEG.

L'identification d'indices électrophysiologiques présente un enjeu majeur : ces indices peuvent permettre de quantifier l'implication des différents processus mnésiques dans tous types de situations, aussi bien mnésiques que dans des tâches cognitives impliquant des aspects de mémorisation. Cette quantification peut porter sur des sous-processus de la mémorisation difficilement accessibles à l'aide de mesures comportementales. Par exemple, la FN400 est susceptible de renseigner sur la contribution d'un processus de récupération par familiarité à une tâche de reconnaissance de visages [44]. Ces mêmes indices électrophysiologiques peuvent être abordés comme des outils permettant d'évaluer de quelle façon les processus mnésiques sont modulés par une pathologie : ainsi, on pourrait envisager d'évaluer de quelle façon la FN400 observée dans une tâche de reconnaissance de visages est affectée par une prosopagnosie. L'EEG constitue donc une piste d'investigation prometteuse pour éclaircir les étapes de traitements atteints dans une variété de troubles mnésiques.

Toutefois, l'utilisation de ces indices reste à ce jour limitée pour deux raisons majeures. La première est l'absence d'un large consensus sur les changements observés dans l'activité EEG lors d'une tâche mnésique. Cette limite s'explique en partie par le manque d'harmonisation des paradigmes expérimentaux utilisés par les différentes équipes de recherche ; même des études portant sur des tâches similaires font fréquemment varier des paramètres critiques tels que l'intervalle entre l'encodage et la récupération, ou le type d'analyse des données. Ce manque d'harmonisation entraîne une prolifération des activations cérébrales observées dans des situations apparemment équivalentes, activations qui ne sont pas toujours retrouvées dans les études ultérieures.

La seconde limite à l'utilisation des indices électrophysiologiques est le manque de spécificité des mesures de l'EEG. Ce problème est particulièrement sensible dans l'analyse de l'activité oscillatoire ; en effet, le signal EEG se compose toujours d'une somme d'activités dans l'ensemble des bandes de fréquences simultanément. Autrement dit, il existe toujours une activité dans chaque bande de fréquences, quelle que soit la tâche effectuée par le participant ; il n'est donc pas possible d'associer l'activité dans une bande de fréquences à un processus cognitif en particulier. De plus, les indicateurs utilisés en EEG – aussi bien les PEC que l'activité oscillatoire – sont sensibles à l'engagement de processus mnésiques aussi bien qu'à d'autres processus cognitifs. Ce manque de spécificité rend difficile l'interprétation univoque des activations observées.

Evolution des modèles de la mémoire

Les études EEG présentent un second intérêt majeur : affiner et préciser les modèles de la mémoire. L'enjeu est en particulier d'identifier quels processus constitutifs de la mémoire peuvent être dissociés sur la base de leurs corrélats neuronaux. Deux aspects importants ressortent de notre revue. Tout d'abord, un premier groupe de résultats issus des études en électrophysiologie cérébrale supporte l'idée selon laquelle la mémorisation associe des processus généraux et des processus dépendants des caractéristiques de la tâche, qu'il s'agisse du caractère sémantique du matériel à mémoriser, de la nature des stimuli ou du type de récupération en mémoire à effectuer. Ensuite, un

nombre croissant de travaux en EEG ont facilité l'identification de nombreuses étapes de traitement, à la fois avant la phase d'encodage, avant et après la phase de récupération, et pendant la récupération elle-même. Ces distinctions fines de différentes étapes engagées dans la mémorisation devraient contribuer de manière significative à une meilleure caractérisation des troubles de la mémoire dans les années à venir.

Un regain d'intérêt pour l'étude de la mémoire en EEG s'observe depuis quelques années suite à l'apparition de deux types d'études. D'une part, le développement des interventions cérébrales invasives en vue de traiter certaines pathologies (épilepsie, TOC, dépression) lorsqu'elles sont réfractaires à tout autre traitement a permis de multiplier les mesures d'EEG intracrânien. Ces mesures permettent de cibler très précisément certaines structures, aussi bien corticales que sous-corticales, et apportent de nouvelles connaissances sur l'engagement de ces structures dans la mémorisation. D'autre part, l'augmentation du nombre d'électrodes d'enregistrement de l'EEG facilite désormais les études des phénomènes de synchronisation distante entre oscillations. Ce type d'analyse offre de nouveaux indicateurs dont l'étude devrait se systématiser dans les années à venir. L'intérêt de ces mesures de synchronisation est de renseigner sur la coordination des réseaux cérébraux nécessaires à l'émergence d'une fonction mnésique donnée, en examinant comment un même rythme ou des rythmes différents vont évoluer de manière synchrone sur des régions espacées du scalp. Les études déjà publiées dans ce domaine (pour une revue, voir [1]) ont fourni des arguments robustes sur la présence de mécanismes de couplage à distance des activités cérébrales impliquées dans la mémorisation. Ces premières études esquissent une image de la mémoire en tant que fonction distribuée, reposant sur l'activité de régions cérébrales très diverses, et dont le fonctionnement dépend de la synchronisation entre ces régions.

Références

1. Nyhus E, Curran T. Functional role of gamma and theta oscillations in episodic memory. *Neurosci Biobehav Rev* 2010 ; 34: 1023–1035. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.12.014
2. Paller KA, Kutas M, Mayes AR. Neural correlates of encoding in an incidental learning paradigm. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1987 ; 67: 360-371.
3. Paller KA, Wagner AD. Observing the transformation of experience into memory. *Trends Cogn Sci* 2002 ; 6(2) : 93-102.
4. Werkle-Bergner M, Müller V, Li SC, Lindenberger U. Cortical EEG correlates of successful memory encoding: implications for lifespan comparisons. *Neurosci Biobehav Rev* 2006 ; 30(6) : 839-54.
5. Friedman D, Johnson R Jr. Event-related potential (ERP) studies of memory encoding and retrieval: a selective review. *Microsc Res Tech* 2000 ; 51(1) : 6-28.
6. Paller KA, McCarthy G, Wood CC. ERPs predictive of subsequent recall and recognition performance. *Biol Psychol* 1988 ; 26(1-3) : 269-76.
7. Friedman D, Trott C. An event-related potential study of encoding in young and older adults. *Neuropsychologia* 2000 ; 38(5) : 542-57.
8. Gevins A, Smith ME, McEvoy L, Yu D. High-resolution EEG mapping of cortical activation related to working memory: effects of task difficulty, type of processing, and practice. *Cereb Cortex* 1997 ; 7(4) : 374-85.
9. Tallon-Baudry C, Kreiter A, Bertrand O. Sustained and transient oscillatory responses in the gamma and beta bands in a visual short-term memory task in humans. *Vis Neurosci* 1999 ; 16(3) : 449-59.
10. Hwang G, Jacobs J, Geller A, Danker J, Sekuler R, Kahana MJ. EEG correlates of verbal and nonverbal working memory. *Behav Brain Funct* 2005 ; 1(20).

11. Roberts BM, Hsieh LT, Ranganath C. Oscillatory activity during maintenance of spatial and temporal information in working memory. *Neuropsychologia* 2013 ; 51(2) : 349-57. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2012.10.009.
12. Jensen O, Gelfand J, Kounios J, Lisman JE. Oscillations in the alpha band (9-12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cereb Cortex* 2002 ; 12(8) : 877-82.
13. Jensen O, Tesche CD. Frontal theta activity in humans increases with memory load in a working memory task. *Eur J Neurosci* 2002 ; 15(8) : 1395-9.
14. Raghavachari S, Kahana MJ, Rizzuto DS, *et al.* Gating of human theta oscillations by a working memory task. *J Neurosci* 2001 ; 21(9) : 3175-83.
15. Johnson R. Event-related potential insights into the neurobiology of memory systems. In: Boller F, Grafman J, editors. *Handbook of Neuropsychology*. Vol. 10. Amsterdam, The Netherlands : Elsevier ; 1995 : 135–163.
16. Rugg MD, Curran T. Event-related potentials and recognition memory. *Trends Cogn Sci* 2007 ; 11(6) : 251-7.
17. Wilding EL, Rugg MD. An event-related potential study of recognition memory with and without retrieval of source. *Brain* 1996 ; 119(3) : 889-905.
18. Trott CT, Friedman D, Ritter W, Fabiani M. Item and source memory: differential age effects revealed by event-related potentials. *Neuroreport* 1997 ; 8(15) : 3373-8.
19. Wiese H, Daum I. Frontal positivity discriminates true from false recognition. *Brain Res* 2006 ; 1075(1) : 183-92.
20. Wolk DA, Schacter DL, Lygizos M, *et al.* ERP correlates of recognition memory: effects of retention interval and false alarms. *Brain Res* 2006 ; 1096(1) : 148-62.
21. Rugg MD, Wilding EL. Retrieval processing and episodic memory. *Trends Cogn Sci* 2000 ; 4(3) : 108-115.

22. Klimesch W, Doppelmayr M, Pachinger T, Russegger H. Event-related desynchronization in the alpha band and the processing of semantic information. *Brain Res Cogn Brain Res* 1997 ; 6(2) : 83-94.
23. Klimesch W. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Res Brain Res Rev* 1999 ; 29(2-3) : 169-95.
24. Klimesch W, Freunberger R, Sauseng P, Gruber W. A short review of slow phase synchronization and memory: evidence for control processes in different memory systems? *Brain Res* 2008 ; 1235 : 31-44. doi: 10.1016/j.brainres.2008.06.049.
25. Hanslmayr S, Spitzer B, Bäuml KH. Brain oscillations dissociate between semantic and nonsemantic encoding of episodic memories. *Cereb Cortex* 2009 ; 19(7) : 1631-40. doi: 10.1093/cercor/bhn197.
26. Johnson R Jr, Kreiter K, Zhu J, Russo B. A spatio-temporal comparison of semantic and episodic cued recall and recognition using event-related brain potentials. *Brain Res Cogn Brain Res* 1998 ; 7(2) : 119-36.
27. Seemüller A, Müller EM, Rösler F. EEG-power and -coherence changes in a unimodal and a crossmodal working memory task with visual and kinesthetic stimuli. *Int J Psychophysiol* 2012 ; 83(1) : 87-95. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2011.10.009.
28. Ruchkin DS, Berndt RS, Johnson R Jr, Ritter W, Grafman J, Canoune HL. Modality-specific processing streams in verbal working memory: evidence from spatio-temporal patterns of brain activity. *Brain Res Cogn Brain Res* 1997 ; 6(2) : 95-113.
29. McEvoy LK, Smith ME, Gevins A. Dynamic cortical networks of verbal and spatial working memory: effects of memory load and task practice. *Cereb Cortex* 1998 ; 8(7) : 563-74.
30. Khader PH, Rösler F. EEG power changes reflect distinct mechanisms during long-term memory retrieval. *Psychophysiology* 2011 ; 48(3) : 362-9. doi: 10.1111/j.1469-8986.2010.01063.x.
31. Allan K, Rugg MD. An event-related potential study of explicit memory on tests of cued recall and recognition. *Neuropsychologia* 1997 ; 35(4) : 387-97.

32. Donaldson DI, Rugg MD. Event-related potential studies of associative recognition and recall: electrophysiological evidence for context-dependent retrieval processes. *Brain Res Cogn Brain Res* 1999 ; 8(1) : 1-16.
33. Otten LJ, Quayle AH, Akram S, Ditewig TA, Rugg MD. Brain activity before an event predicts later recollection. *Nat Neurosci* 2006 ; 9(4) : 489-91. doi:10.1038/nn1663
34. Otten LJ, Quayle AH, Puvaneswaran B. Prestimulus subsequent memory effects for auditory and visual events. *J Cogn Neurosci* 2010 ; 22(6) : 1212-23. doi: 10.1162/jocn.2009.21298.
35. Gruber MJ, Otten LJ. Voluntary control over prestimulus activity related to encoding. *J Neurosci* 2010 ; 30(29) : 9793-800. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0915-10.2010.
36. Gruber MJ, Watrous AJ, Ekstrom AD, Ranganath C, Otten LJ. Expected reward modulates encoding-related theta activity before an event. *Neuroimage* 2013 ; 64 : 68-74. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.07.064.
37. Jaeger A, Parente MAMP. Event-related potentials and the study of memory retrieval: a critical review. *Dement Neuropsychol* 2008 ; 2(4) : 248-255.
38. Johnson JD, Rugg MD. Electrophysiological correlates of retrieval processing: effects of consistent versus inconsistent retrieval demands. *J Cogn Neurosci* 2006 ; 18(9) : 1531-44.
39. Curran T. Brain potentials of recollection and familiarity. *Mem Cognit* 2000 ; 28(6) : 923-38.
40. Rugg MD, Mark RE, Walla P, Schloerscheidt AM, Birch CS, Allan K. Dissociation of the neural correlates of implicit and explicit memory. *Nature* 1998 ; 392(6676) : 595-8.
41. Schloerscheidt AM, Rugg MD. The impact of change in stimulus format on the electrophysiological indices of recognition. *Neuropsychologia* 2004 ; 42(4) : 451-66.
42. Woodruff CC, Hayama HR, Rugg MD. Electrophysiological dissociation of the neural correlates of recollection and familiarity. *Brain Res* 2006 ; 1100(1) : 125-35.
doi:10.1016/j.brainres.2006.05.019

43. Hayama HR, Johnson JD, Rugg MD. The relationship between the right frontal old/new ERP effect and post-retrieval monitoring: specific or non-specific? *Neuropsychologia* 2008 ; 46(5) : 1211-23. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2007.11.021.
44. Curran T, Hancock J. The FN400 indexes familiarity-based recognition of faces. *Neuroimage* 2007 ; 36(2) : 464-71.