

➤ Se souvenir des événements passés dans toutes leurs dimensions (qui/quoi [personnes/objets], où, quand), ce qui correspond à la mémoire autobiographique/épisodique, présente des avantages adaptatifs majeurs. En effet, ne pas accéder à ce type de souvenirs limite l'adaptation et la capacité de tirer les pleins bénéfices de situations nouvelles qui présentent certaines caractéristiques semblables à celles qui ont déjà été rencontrées (par exemple, éviter d'être dupé plus d'une fois, si on l'a déjà été). Afin de mieux appréhender cette mémoire particulière, nous présenterons dans cette revue les différents types de mémoire et leur ontogénie. Nous préciserons ce qu'est la mémoire épisodique – une mémoire d'événements ou d'actions d'autrui localisés dans l'espace et dans le temps – et à quel degré elle peut être développée dans les modèles animaux. Nous aborderons en particulier les caractéristiques de la mémoire chez le chien, un modèle qui permet une approche des aspects fonctionnels de la mémoire qui, chez l'homme, reste difficile. Nous montrons ainsi que, même si, comme l'homme, le chien est une espèce sociale dont les caractéristiques devraient conduire à une mémoire de type épisodique, elle ne prend en fait en compte que la nature des événements (objets/personnes) et leur localisation, la notion de temps ne semblant pas être intégrée. Par sa vie sociale complexe, le chien présente cependant un intérêt fondamental pour étudier, dans une perspective de cognition comparée, la mémoire épisodique non-verbale. ◀

La mémoire épisodique est la mémoire la plus affectée par les détériorations liées à l'âge ou celles qui résultent de pathologies neurodégénératives, comme

Charlotte Duranton et Thierry Bedossa font partie de l'association AVA (aide aux vieux animaux), 40 Le Quesnoy, 76220 Cuy-Saint-Fiacre, France.
Vignette (Utha © Charlotte Duranton).

La mémoire autobiographique/épisodique : le chien, un modèle d'étude ?

Charlotte Duranton^{1,*}, Sarah Jeannin^{2,*},
Thierry Bedossa³, Florence Gaunet¹



¹Laboratoire de psychologie cognitive, université Aix-Marseille, CNRS, UMR7290, Fédération 3C, 3, place Victor Hugo, CS 80249, Bâtiment 9, Case D, 13331 Marseille Cedex 03, France.

²Laboratoire éthologie, cognition et développement, université Paris Nanterre, Bâtiment BSL, 200, avenue de la République, 92000 Nanterre, France.

³École nationale vétérinaire d'Alfort, 7, avenue du Général de Gaulle, 94704 Maisons-Alfort, France.

*Les deux auteurs ont contribué de façon égale au travail.

charlotte.duranton@cegetel.fr
sarah.jeannin@hotmail.fr

les maladies d'Alzheimer, de Parkinson ou d'Huntington [1, 2]. Le chien (*Canis familiaris*) pourrait représenter un bon modèle pour l'étude des aspects fonctionnels de la mémoire.

Il permettrait d'améliorer, en particulier, les connaissances des mécanismes de la mémoire épisodique. Familier de l'homme, il est en effet facile à manipuler, à entraîner, plus que n'importe quelle autre espèce animale. Sa longévité étant plus courte que celle de l'homme, il permet également d'observer sur une durée courte, les altérations dues à l'âge et ainsi de pouvoir développer des interventions préventives ou thérapeutiques afin d'améliorer et/ou réparer les déficits induits, et qui pourront être appliquées à l'homme.

Les mécanismes de mémorisation

La mémoire consiste en la capacité de stocker des informations et de se les rappeler lors d'une sollicitation ultérieurement [3]. Cette compétence particulière se met en place au cours du développement, par un mécanisme d'apprentissage et de mémorisation.

Différentes formes simples de mémorisation existent : l'*habitation*, qui correspond à un apprentissage afin de ne plus répondre à un stimulus, lorsque celui-ci a été compris comme ne représentant pas un danger ; la *sensibilisation*, son opposé direct : le sujet apprend à répondre à un stimulus qu'il appréhende, de plus en plus, au fur et à mesure qu'il y est confronté. Ces deux formes de mémorisation sont observées chez tous les animaux, même chez certaines anémones de



mer [4], et en particulier chez les chiens qui sont capables d'habituation [5] et de sensibilisation [6].

Une autre forme de mémorisation est aussi identifiable. Il s'agit de la *mémorisation associative* (ou conditionnement) qui est plus complexe. On distingue en effet le conditionnement classique, aussi appelé pavlovien [7], et le conditionnement opérant, ou skinnerien [8]¹. Ces deux formes d'apprentissages se retrouvent chez l'homme et chez d'autres espèces, comme les oiseaux [9], les rats [10] et les chiens [11, 12].

D'autres mécanismes d'apprentissages, comme les apprentissages sociaux, consistent à apprendre et à mémoriser un comportement en examinant un congénère. *L'apprentissage par imitation* en fait partie [13]. De nombreux cas de ce type d'apprentissage ont pu être mis en évidence et étudiés chez le chien [14, 15].

La mémoire, les mémoires...

Mémoriser et se souvenir, c'est, en fait, être capable d'apprendre de ses expériences et de réutiliser ces apprentissages dans des circonstances nouvelles, faisant appel à ce que l'on a vécu et assimilé ; ces aptitudes particulières sont essentielles pour qu'un individu puisse s'adapter à son environnement, qu'il soit physique ou social [16]. Selon le temps que dure le souvenir de l'événement, après qu'il ait été mémorisé, trois types de mémoire peuvent être distingués :

La *mémoire sensorielle*. Elle conserve, fidèlement mais très brièvement (pas plus d'une à deux secondes), l'information qui a été captée par les différents organes des sens [17].

La *mémoire à court terme*. Elle est responsable du stockage temporaire (quelques secondes) des informations [3]. Cette mémoire a une capacité assez limitée (7 items informatifs). Chez l'animal, elle peut être évaluée par deux stratégies. La première consiste à déposer l'animal dans un labyrinthe ; de la nourriture est placée à un endroit et le temps que l'animal prend pour retrouver cette nourriture est ensuite mesuré. Dans un second temps, la nourriture est déposée au même endroit et l'animal remis en condition ; le temps nécessaire pour qu'il la retrouve est alors évalué. Ce test permet de définir l'existence, chez l'animal testé, d'une *mémoire spatiale* : se souvient-il du « où » ? [3]. Pour la seconde catégorie de tests, aussi appelée tâche d'association retardée [3], un stimulus « S », constitué d'une image, un son ou un objet, est présenté au sujet. Il apprend à y répondre en réalisant une action particulière (« A »), toujours la même. La stimulation est ensuite arrêtée et le sujet laissé seul pendant une période dite de « rétention ». On lui présente ensuite plusieurs stimulus, dont celui qui lui est familier (le stimulus « S »). Le sujet doit alors sélectionner ce stimulus « S », ou réaliser l'action « A » qui lui était associée et qu'il a mémorisée. Ce type de test définit si le sujet présente une mémoire du « quoi » [3]. Par ces tests, il a été montré que les chiens possédaient une mémoire spatiale (le

« où ») [18, 19], mais qu'ils sont également capables de catégoriser des stimulus selon leur ressemblance physique (le « quoi ») [20]. Ils possèdent donc la capacité de mémoriser le « où » et le « quoi »... au moins à court terme.

La *mémoire à long terme* se définit en opposition à la mémoire à court terme : elle permet de mémoriser des informations au-delà de la capacité et de la durée limitée de la mémoire à court terme, pour un temps illimité [3, 16]. Chez l'homme, la mémoire à long terme se met en place par des expositions répétées à une situation, ou par un effort volontaire et réitéré de l'individu de se souvenir de la situation vécue [16]. Cette capacité de mémorisation a été observée chez les primates non-humains [21] et chez de nombreux oiseaux, qui cachent leur nourriture et gardent le souvenir de l'emplacement où ils l'ont déposée, même après plusieurs mois [22]. Les chiens présentent une telle mémoire à long terme, non seulement pour les objets mais également pour les actions que son entourage a réalisées. Il s'agit donc d'une mémoire à long terme du « quoi ». Ils sont ainsi capables d'imiter une action, réalisée par un homme (par exemple, toucher une cible avec le nez), et de la reproduire sur commande, quelques minutes, voire une heure, après la démonstration [23-25].

Au-delà du critère de durée, la mémoire à long terme est subdivisée en deux sous-types de mémoire : la *mémoire explicite* (ou *déclarative*), qui correspond au souvenir conscient. Elle se traduit, chez l'homme, par la verbalisation des souvenirs [26] ; et la *mémoire implicite* (ou *non déclarative*) qui correspond, elle, aux souvenirs non-conscients [26]. Les capacités motrices comme marcher, faire de la bicyclette, ou conduire une voiture, par exemple, font appel à cette mémoire implicite. Se souvenir d'événements de façon consciente et volontaire, les décrire et les revivre, fait en revanche appel à la mémoire explicite [16]. Les animaux non-humains ne peuvent décrire leurs pensées verbalement. Il est donc communément admis qu'ils ne possèdent pas de mémoire explicite, mais uniquement une mémoire implicite.

Quand, quoi et où : la mémoire épisodique

La *mémoire épisodique* est une forme de mémoire explicite autobiographique. Elle permet de se souvenir de moments passés (appelés aussi événements autobiographiques), mais également de qui les a réalisés, et de quand ils ont eu lieu. En d'autres termes, elle permet de mémoriser à la fois le « quoi », le « où » et le « quand » [16] (Figure 1).

¹ Le conditionnement de Skinner (ou opérant) est un concept qui fonde l'apprentissage sur la punition et la récompense (ou renforcement). Le conditionnement de Pavlov (ou répondant) fonde l'apprentissage sur l'association de n'importe quel stimulus à des réactions automatiques de l'organisme.



Figure 1. Le chien a-t-il une mémoire épisodique ? La mémoire épisodique permet de se souvenir de moments passés (ou événements autobiographiques), de qui les a réalisés, et de quand ils ont eu lieu.

Développement ontogénique de la mémoire épisodique

Chez l'homme, au cours du développement de l'enfant, apparaît tout d'abord la *reconnaissance visuelle*. Il s'agit d'un processus par lequel l'enfant reconnaît un item (objet, personne) comme ayant été déjà vu [27]. Cette mémoire peut être évaluée chez les individus non-verbaux, comme les nourrissons ou les animaux non doués de locution. On utilise pour cela, la comparaison de paires visuelles. Ce test repose sur la préférence naturelle des enfants à regarder un nouveau stimulus par rapport à un stimulus qu'ils ont déjà vu et qui leur est familier [27]. Cette préférence du nouveau stimulus a également été observée chez le chien, en utilisant de nouveaux visages humains (ou de congénères) comme stimulus, comparés à des visages familiers [28, 29].

Suivant la mise en place de cette *reconnaissance visuelle*, s'installe, dès les premiers jours de développement de l'enfant, la *reconnaissance relationnelle non-spatiale* [27]. Elle correspond à la reconnaissance de relations arbitraires ou accidentelles existant entre des éléments constitutifs d'un événement (reconnaissance des relations entre différents objets sur une image, ou des relations temporelles entre des actions). Chez l'homme, elle apparaît dès l'âge de 9 mois [30]. Il est possible d'évaluer cette reconnaissance relationnelle par des tests dans lesquels on habitue les enfants à une image constituée d'un visage et d'un fond particulier. On leur présente ensuite soit le visage familier auquel ils viennent d'être habitués et deux autres auxquels

ils sont également familiers, sur le fond d'image qui a été utilisé au cours de la phase d'habituation, soit des images de trois visages familiers, mais sur un fond différent de celui auquel les enfants ont été habitués. Les enfants regardent préférentiellement le visage sur le fond avec lequel celui-ci était associé. Ce test permet d'évaluer la capacité des enfants à apprendre une relation reliant deux stimulus : un visage et un fond. Un autre test consiste en une tâche d'imitation différée. Cette tâche peut être réalisée par des enfants, mais seulement à partir de 12 mois. Elle consiste à reproduire, après un délai important, une séquence de trois actions réalisées avec une marionnette, qui leur a été montrée par un expérimentateur [31]. À cet âge, ils peuvent apprendre les relations temporelles qui sont associées à des éléments constitutifs d'un événement. La *reconnaissance relationnelle spatiale* apparaît ensuite. Il s'agit de la capacité à retrouver, en utilisant les relations entre des objets distants, une cible en l'absence d'indices qui indiqueraient sa localisation [32]. Un test qui consiste à présenter à un sujet plusieurs tasses identiques retournées, dont seules trois recouvrent une récompense alimentaire, permet d'évaluer cette reconnaissance. Le sujet doit se souvenir de l'emplacement des tasses qui dissimulent la nourriture appétente [33]. Dans ce test, des singes de 9 mois [34], et des enfants de 25 mois [33], sont capables de retrouver la nourriture cachée en l'absence d'indices. Cette mémoire relationnelle est initialement spécifique du contexte de l'apprentissage ; elle se généralisera progressivement.

La *mémoire épisodique* à proprement parler est la dernière mémoire qui apparaît. Il s'agit de la mémoire d'événements qui se déroulent dans un contexte spatio-temporel unique [35].

Les fonctions de la mémoire épisodique

La *mémoire épisodique* n'est pas nécessaire pour trouver de la nourriture, un abri ou un partenaire sexuel, ni pour éviter des situations de danger. Cependant, étant donnée la nature dynamique de son environnement, la capacité de se rappeler des expériences uniques permet à l'individu d'être plus performant [36] ; c'est là l'avantage adaptatif de ce type de mémoire.

La fonction principale de la mémoire épisodique est donc de permettre à un individu de penser, de raisonner et de planifier le futur grâce à des prédictions et à de nouvelles inférences qu'il réalisera en se souvenant d'événements passés déjà vécus [37]. Elle est particulièrement utile dans le traitement et l'utilisation d'informations sociales. On la retrouve ainsi chez les espèces hautement sociales [38, 39]. Il existerait en effet une corrélation

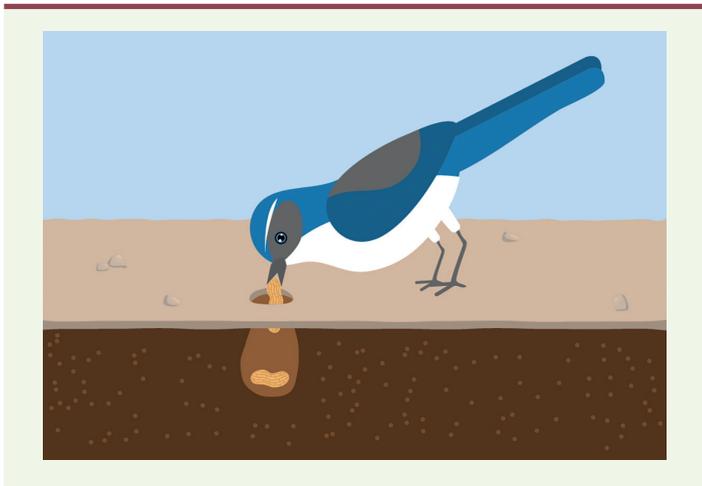


Figure 2. Intégration du « quoi-où-quand ». Les geais cachent leur nourriture et sont capables de se souvenir de l'endroit et depuis quand. Ils peuvent estimer si la nourriture d'une cache risque d'être avariée, et choisissent alors une cache différente où se trouve la nourriture la plus récente.

entre présence de mémoire épisodique et organisations/interactions sociales chez une espèce ; la mémoire épisodique serait importante dans la création et le maintien des liens sociaux [40].

É. Tulving [41] proposait en 2002, que le souvenir d'un épisode repose sur la capacité de l'individu à « voyager mentalement dans le temps » pour revivre des événements spécifiques. Cette capacité requière le « sentiment de soi », un « temps subjectif » et la conscience que l'événement s'est déroulé dans le passé. Cette définition repose néanmoins sur des expériences mentales subjectives relatées verbalement. Elle exclut donc la possibilité d'évaluer la mémoire épisodique chez l'animal (non verbal), et de réfuter l'hypothèse selon laquelle cette capacité serait unique à l'homme. L'absence de mesures objectives de la mémoire n'est pas favorable, non plus, à une exploration chez l'animal. Définir la mémoire épisodique nécessite donc de pouvoir identifier des caractéristiques fondamentales qui peuvent être mesurées expérimentalement.

La mémoire épisodique est définie par deux critères essentiels. Le premier est l'absence d'encodage actif de l'information durant la phase d'exposition à l'événement : le sujet ne cherche pas, de façon active, à se rappeler ce qui vient de se passer. La nature accidentelle, accessoire, de la mémorisation est une propriété essentielle pour parler de mémoire épisodique [24, 42]. Le second critère est que le sujet se rappelle de l'événement en l'intégrant dans son autobiographie « qui, quoi et quand ? » [24, 41, 42].

Les critères comportementaux objectivables de la mémoire épisodique sont donc : (1) *le contenu* : l'individu se rappelle d'événements (« quoi ») et du contexte de leur apparition (« où » ou « quand » cela est arrivé) ; (2) *la structure* : les informations relatives à l'événement et à son contexte sont intégrées comme une unique représentation ; (3) *la flexibilité* : la mémoire peut servir à soutenir un comportement adaptatif dans de nouvelles situations [43].

On a longtemps pensé que la mémoire épisodique était typiquement humaine, mais de récentes études suggèrent que les caractéristiques essentielles de cette mémoire sont présentes chez des animaux non-humains. On parle alors de mémoire de « type » épisodique (*episodic-like memory* ; « like » car elle s'y apparente et qu'elle ne fait donc pas appel à la verbalisation) [44, 45].

Une intégration du « quoi-où-quand » existe chez certaines espèces de rongeurs [44] ou d'oiseaux [45]. L'exemple typique est celui des geais qui cachent leur nourriture et qui sont capables de se souvenir de l'endroit où ils ont caché tel ou tel type de nourriture, depuis quand, et peuvent estimer si la nourriture d'une cache risque d'être avariée, choisissant alors la cache où se trouve la nourriture la plus récente [45] (Figure 2). Des capacités similaires ont pu être observées chez les grands primates (gorilles, chimpanzés, bonobos et orang-outans) en utilisant le même paradigme que dans l'étude précédente [46].

Le critère de *flexibilité*, objectivable, est mis en évidence par le fait que la mémoire du « quoi-où-quand » peut être révélée par de nouvelles informations, comme on peut le voir chez certaines espèces d'oiseaux [43] ou de rongeurs [44]. Elle est également révélée par la manifestation spontanée de la mémoire du « quoi-où-quand » (en réponse à une situation inattendue). C'est ainsi le cas chez certaines espèces d'oiseaux qui sont, par exemple, capables de se souvenir de l'endroit où ils se sont précédemment nourris, quand on le leur demande de façon inattendue [47]. Les rongeurs, comme les rats, sont aussi capables de se souvenir spontanément du moment auquel ils ont exploré des objets (quel objet à été exploré avant tel autre), ainsi que de leur emplacement au moment de l'exploration, se comportant comme s'ils les situaient les uns par rapport aux autres, à la fois dans le temps et dans l'espace [48].

Le chien comme modèle d'étude ?

Empiriquement, on peut observer des chiens enterrer leurs os et les déterrer longtemps après. L'absence d'observations contrôlées ne nous permet cependant pas d'éliminer la possibilité qu'ils les retrouvent par taxie olfactive, et non par mémoire du « quoi », du « où » et du « quand ». Les observations empiriques réalisées en situations réelles suggèrent que les chiens sont capables de se souvenir de ce qu'ils doivent faire et où le faire ; en revanche, ce type d'observation ne révèle pas de comportement qui suggère l'intégration, en plus, de la notion du temps.

Très peu d'études concernent l'existence d'une mémoire épisodique chez le chien. Deux concluent à la présence

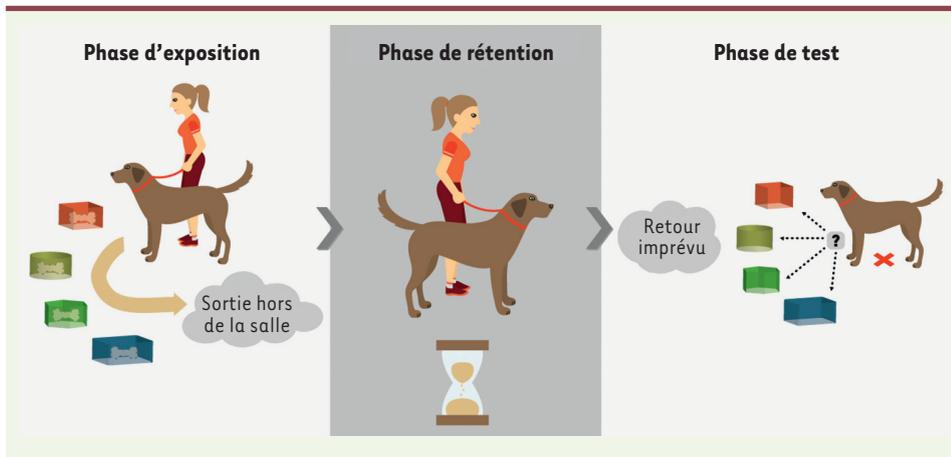


Figure 3. Nature accessoire (absence d'encodage actif) de la mémoire épisodique. Quatre containers contenant des friandises sont présentés aux chiens qui ne peuvent manger la nourriture présente que dans deux des quatre containers, les deux autres leur étant interdits (phase d'exposition). Les chiens ont été éloignés (phase de rétention). Ils sont ensuite ré-introduits dans la pièce et les containers leur sont présentés à nouveau, mais, cette

fois, tous sont vides (phase de test). Les chiens se sont dirigés vers les containers qui leur avaient été auparavant interdits et dans lesquels ils n'avaient donc pas pu obtenir de nourriture. Les chiens se rappellent le « quoi » et le « où » des épisodes vécus précédemment (d'après [36]).

potentielle de mémoire de type épisodique, mais les auteurs reconnaissent que d'autres travaux sont nécessaires pour définitivement conclure à son existence. L'équipe de Fujita [42], à l'université de Kyoto au Japon, a réalisé une étude afin de vérifier que les chiens possédaient bien le premier critère essentiel définissant la mémoire épisodique : sa nature *accessoire* (c'est-à-dire l'absence d'encodage actif). Dans cette étude, les auteurs ont présenté aux chiens quatre containers contenant des friandises. Ils les ont laissé manger la nourriture présente dans deux des quatre containers, les deux autres leur étant interdits. Les chiens ont été éloignés de la pièce où se réalisait l'expérience durant un certain délai. Ils ont ensuite été ré-introduits dans la pièce et les containers leur ont été à nouveau présentés, mais, cette fois, tous étaient vides. Les chiens se sont dirigés vers les containers qui leur avaient été auparavant interdits et dans lesquels ils n'avaient pas pu manger les friandises (Figure 3). Les chiens semblent donc se souvenir et pouvoir réutiliser une information qu'ils ont mémorisée de façon accessoire, dans une situation inattendue. Ils mémorisent donc le « quoi » et le « où » des épisodes qu'ils ont vécus précédemment. Dans cette expérience, le délai entre les deux étapes n'était que de 20 minutes ; les auteurs encouragent la réalisation d'études complémentaires dans lesquelles le délai entre les deux étapes de l'expérience pourrait être augmenté jusqu'à plusieurs jours. Dans une étude plus récente, Fugazza et ses collaborateurs [24] ont utilisé la méthode du « *do as I do* » pour explorer si les chiens se rappelaient d'une action qui avait été réalisée par un homme dans le passé, et qu'ils avaient mémorisée de façon accessoire. Ces chiens avaient au préalable appris que l'instruction « *do as I do* » était associée à la reproduction d'une action qu'un homme avait réalisée. Les chiens observaient l'action réalisée par la personne. Puis ils étaient placés dans un contexte différent : une séance d'éducation durant laquelle il leur était demandé d'exécuter une consigne d'obéissance, comme suivre l'instruction verbale « couché » communément adressée aux chiens que l'on désire calmer, par exemple. On demandait ensuite aux chiens - dans ce contexte différent et de façon inattendue

- de reproduire l'action réalisée par la personne qu'ils avaient observée précédemment : les chiens réussissent à le faire.

Les auteurs concluent que les chiens peuvent donc se rappeler d'événements passés complexes (ici d'actions), même lorsqu'ils ne s'attendent pas à devoir s'en souvenir et à les réutiliser. Ceci suggère selon eux l'existence d'une mémoire de type épisodique chez le chien. Néanmoins, cette étude souffre de certaines faiblesses : les chiens étaient en effet déjà entraînés à réaliser la tâche du « *do as I do* ». Ils se plaçaient donc dans un mode de travail. Il s'agissait donc d'une tâche qu'ils connaissaient, et au cours de laquelle ils avaient appris à être attentifs aux actions des hommes afin de pouvoir les reproduire plus tard, invalidant ainsi le critère essentiel d'absence d'encodage actif définissant la mémoire épisodique. Enfin, les notions du « où » et du « quand » n'ont pas été évaluées.

Conclusion

L'étude des capacités de mémorisation est un domaine de recherche très récent. Aussi, bien que les travaux entrepris sur la mémoire épisodique chez le chien soient prometteurs, de nouvelles études sont nécessaires pour confirmer l'existence de cette capacité chez cette espèce. Il est probable que les tests liés à la cache de nourriture effectués spontanément par les geais ne soient pas les plus adaptés pour une étude chez le chien. Même si les comportements de cache de nourriture et d'imitation d'une action à un emplacement précis (le « quoi » et le « où ») sont empiriquement observés chez le chien, ils restent rares, difficiles à étudier de façon contrôlée, et ne présentent qu'une importance

assez faible chez les chiens de compagnie qui ne sont pas soumis à une vie « à risque ». Les chiens vivent et évoluent dans un environnement social riche. Ils cohabitent et interagissent avec d'autres chiens, des chats ou des humains, qui leur sont plus ou moins familiers. L'existence d'une mémoire épisodique serait liée à la vie en environnement social complexe [40]. Étudier les mécanismes de la mémoire épisodique chez le chien pourrait permettre de mieux comprendre la mise en place de cette capacité chez le jeune enfant (non verbal) [49] grâce à des études en cognition comparée [50]. Si l'existence de mémoire épisodique est avérée chez le chien, étudier son évolution au cours de la sénescence pourrait également aider à mieux comprendre certaines maladies liées aux troubles de la mémoire chez l'homme et, plus particulièrement, chez les personnes âgées. ♦

SUMMARY

Studying episodic memory : dogs as a biological model ?

The ability to remember past events in all of their dimensions (what? where? when? *i.e.* autobiographic/episodic memory) is highly adaptive. Conversely, individuals who do not have such ability are less likely to benefit from recognizing situations similar to previous ones, *e.g.* to avoid being defeated several times. We will present the different types of memory and their ontogeny, focusing on those that are found in dogs. We will then describe more precisely the episodic memory, *i.e.* remembering events or actions from others, and their location and the time of the events and will present to which degree such a skill is found in dogs. We will show that, even if dogs are a social species whose specificities should reveal the existence of an episodic-like memory, dogs remember who and what happened but no study evidenced yet that they remember the precise time it was done. Further studies are thus needed, especially as dogs represent a relevant biological model for comparative cognition to study the ontogeny or senescence of non verbal episodic memory. ♦

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Karine Beucler, designer graphiste, pour les illustrations.

LIENS D'INTÉRÊT

Les auteurs déclarent n'avoir aucun lien d'intérêt concernant les données publiées dans cet article.

RÉFÉRENCES

- Schwintd GC, Black SE. Functional imaging studies of episodic memory in Alzheimer's disease: a quantitative meta-analysis. *Neuroimage* 2009 ; 45 : 181-90.
- Wright AA. Episodic memory: a rat model of source memory. *Curr Biol* 2013 ; 23 : R198-200.
- Immelmann K, Beer C. *A dictionary of ethology*. Cambridge : Harvard University Press, 1992 : 352 p.
- Brace RC, Santer SJ. Experimental habituation of aggression in the sea anemone *Actinia equina*. *Hydrobiologia* 1991 ; 216 : 533-7.
- Rooney NJ, Gaines SA, Bradshaw JWS. Behavioural and glucocorticoid responses of dogs (*Canis familiaris*) to kennelling : investigating mitigation of stress by prior habituation. *Physiol Behav* 2007 ; 92 : 847-54.
- Tuber DS, Hennessy MB, Sanders S, Miller JA. Behavioral and glucocorticoid responses of adult domestic dogs (*Canis familiaris*) to companionship and social separation. *J Comp Psychol* 1996 ; 110 : 103-8.
- Pavlov IP. *Lectures on conditioned reflexes: twenty-five years of objective study of the higher nervous activity (behaviour) of animals* (W.H. Gantt, Trans.). New York : International Publishers, 1928.
- Skinner BF. Operant behavior. *Am Psychol* 1963 ; 18 : 503-15.
- Park T, Okanoya K, Dooling R. Operant conditioning of small birds for acoustic discrimination. *J Ethol* 1985 ; 3 : 5-9.
- Dalla C, Shors TJ. Sex differences in learning processes of classical and operant conditioning. *Physiol Behav* 2009 ; 97 : 229-38.
- Starling MJ, Branson N, Cody D, McGreevy PD. Conceptualising the impact of arousal and affective state on training outcomes of operant conditioning. *Animals* 2013 ; 3 : 300-17.
- Chiandetti C, Avella S, Fongaro E, Cerri F. Can clicker training facilitate conditioning in dogs ? *Appl Anim Behav* 2016 ; 184 : 109-16.
- Topál J, Byrne RW, Miklósi Á, et al. Reproducing human actions and action sequence : « Do as I Do » in a dog. *Anim Cogn* 2006 ; 9 : 355-67.
- Kubinyi E, Pongrácz P, Miklósi Á. Dog as a model for studying conspecific and heterospecific social learning. *J Vet Behav* 2009 ; 4 : 31-41.
- Pongrácz P. *Social learning in dogs*. In : Kaminski J, Marshall-Pescini S, eds. *The social dog, behavior and cognition*. Cambridge : Academic Press, 2014 : 249-93.
- Wynne CDL, Udell, MAR. *Animal cognition*, 2nd ed. Basingstoke : Palgrave Macmillan, 2013 : 370 p.
- Atkinson RC, Shiffrin RM. Human memory: A proposed system and its control processes. *Psychol Learn Motiv* 1968 ; 2 : 89-195.
- Fiset S, Beaulieu C, LeBlanc V, Dube L. Spatial memory of domestic dogs (*Canis familiaris*) for hidden objects in a detour task. *J Exp Psychol Anim Behav Process* 2007 ; 33 : 497-508.
- Macpherson K, Roberts WA. Spatial memory in dogs (*Canis familiaris*) on a radial maze. *J Comp Psychol* 2010 ; 124 : 47-56.
- Range F, Aust U, Steurer M, et al. Visual categorization of natural stimuli by domestic dogs. *Anim Cogn* 2008 ; 11 : 339-47.
- Fagot J, Cook RG. Evidence for large long-term memory capacities in baboons and pigeons and its implications for learning and the evolution of cognition. *Proc Natl Acad Sci USA* 2006 ; 103 : 17564-67.
- Raby CR, Clayton NS. The cognition of caching and recovery in food-storing birds. In : John Mitani J, Brockmann HJ, Roper T et al., eds. *Advances in the study of behavior*. New York : Academic Press, 2010 : 1-34.
- Fugazza C, Pogány Á, Miklósi Á. Do as I... did ! Long-term memory of imitative action in dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn* 2016 ; 19 : 263-69.
- Fugazza C, Pogány Á, Miklósi Á. Recall of others'actions after incidental encoding reveals episodic-like memory in dogs. *Curr Biol* 2016 ; 26 : 1-5.
- Fugazza C, Miklósi Á. Deferred imitation and declarative memory in domestic dogs. *Anim Cogn* 2014 ; 17 : 237-47.
- Squire LR. Declarative and nondeclarative memory: multiple brain systems supporting learning and memory. *J Cognitive Neurosci* 1992 ; 4 : 232-43.
- Jabès A, Nelson C. 20 years after "The ontogeny of human memory: a cognitive neuroscience perspective", where are we? *IJBD* 2015 ; 39 : 1-11.
- Racca A, Amadei E, Ligout S, et al. Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn* 2010 ; 13 : 525-33.
- Huber L, Racca A, Scaf B, et al. Discrimination of familiar human faces in dogs (*Canis familiaris*). *Learn Motiv* 2013 ; 44 : 258-69.
- Richmond J, Nelson CA. Accounting for change in declarative memory: a cognitive neuroscience perspective. *Dev Rev* 2007 ; 27 : 349-73.
- Barr R, Dowden A, Hayne H. Developmental changes in deferred imitation by 6- to 24-month-old infants. *Infant Behav Dev* 1996 ; 19 : 159-70.
- Schenk F, Grobéty MC, Lavenex P, et al. Dissociation between basic components of spatial memory in rats. In : Alleva E, Fasolo A, Lipp HP, et al., eds. *Behavioural brain research in naturalistic and semi-naturalistic settings*. NATO ASI series, Series D, Behavioural and Social Sciences. Amsterdam : Kluwer, 1995 : 277-300.
- Ribordy F, Jabès A, Banta Lavenex P, et al. Development of allocentric spatial memory abilities in children from 18 months to 5 years of age. *Cogn Psychol* 2013 ; 66 : 1-29.
- Lavenex P, Banta Lavenex P. Spatial relational memory in 9-month-old macaque monkeys. *Learn Mem* 2006 ; 13 : 84-96.
- Tulving E. Episodic and semantic memory. In : Tulving E, Donaldson W, eds. *Organization of memory*. New York : Academic Press, 1972 : 381-402.
- Allen TA, Fortin NJ. The evolution of episodic memory. *Proc Natl Acad Sci USA* 2013 ; 110 : 10379-86.
- McGaugh JL. Making lasting memories: remembering the significant. *Proc Natl Acad Sci USA* 2013 ; 110 : 10402-7.
- Emery NJ, Clayton NS. The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science* 2004 ; 306 : 1903-7.
- Brennan PA, Kendrick KM. Mammalian social odours: attraction and individual recognition. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2006 ; 361 : 2061-78.

RÉFÉRENCES

40. Davidson PS, Drouin H, Kwan D, et al. Memory as social glue: close interpersonal relationships in amnesic patients. *Front Psychol* 2012 ; 3 : 531.
41. Tulving E. Episodic memory: from mind to brain. *Annu Rev Psychol* 2002 ; 53 : 1-25.
42. Fujita K, Morisaki A, Takaoka A, et al. Incidental memory in dogs (*Canis familiaris*) : adaptive behavioral solution at an unexpected memory test. *Anim Cogn* 2012 ; 15 : 1055-63.
43. Clayton NS, Bussey TJ, Dickinson A. Can animals recall the past and plan for the future? *Nat Rev Neurosci* 2003 ; 4 : 685-91.
44. Babb SJ, Crystal JD. Episodic-like memory in the rat. *Curr Biol* 2006 ; 16 : 1317-21.
45. Clayton NS, Griffiths DP, Emery NJ, et al. Elements of episodic-like memory in animals. *Philos Trans R Soc Lond B* 2001 ; 356 : 1483-91.
46. Martin-Ordas G, Haun D, Colmenares F, et al. Keeping track of time : evidence for episodic-like memory in great apes. *Anim Cogn* 2010 ; 13 : 331-40.
47. Singer RA, Zentall TR. Pigeons learn to answer the question "where did you just peck?" and can report peck location when unexpectedly asked. *Learn Behav* 2007 ; 35 : 184-9.
48. Kart-Teke E, De Souza Silva MA, Huston JP, et al. Wistar rats show episodic-like memory for unique experiences. *Neurobiol Learn Mem* 2006 ; 85 : 173-82.
49. Gaunet F, El Massioui F. Marked referential communicative behaviours, but no differentiation of the "knowledge state" of humans in untrained pet dogs versus 1-year-old infants. *Anim Cogn* 2014 ; 17 : 1137-47.
50. Miklósi Á, Topál J, Csányi V. Big thoughts in small brains? Dogs as a model for understanding human social cognition. *Cogn Neurosci Neuropsychol* 2007 ; 18 : 467-71.

TIRÉS À PART

C. Duranton



**Centre
Ri
echerches
multidisciplinaires**

**Créée en 2009,
l'Association Médecine/Pharmacie Sciences
(AMPS) a pour objectif principal de
rassembler les étudiant(e)s
des double cursus
médecine-sciences
et pharmacie-sciences de France**

L'AMPS encourage les approches multidisciplinaires et permet aux étudiants des différentes facultés, ayant des compétences différentes, d'échanger leurs idées et d'interagir entre eux, via un groupe virtuel (sur les réseaux sociaux) performant, des dîners double cursus mensuels et un congrès annuel.

Nous comptons parmi nos membres des étudiants en master, des doctorants, des internes et des cliniciens. Cette formidable diversité permet de mettre en commun les différentes expertises scientifiques et cliniques. Elle permet également aux plus jeunes de bénéficier des conseils précieux de leurs aînés. La *newsletter*, envoyée à tous les membres chaque mois, est un outil que chacun utilise au mieux.

<http://www.amps-asso.fr>

Groupe facebook : AMPS (Association Médecine Pharmacie Sciences)
Sur Twitter : @AssoAMPS



Tarifs d'abonnement m/s - 2017

Abonnez-vous

à médecine/sciences

**> Grâce à m/s, vivez en direct les progrès
des sciences biologiques et médicales**

Bulletin d'abonnement
page 1126 dans ce numéro de m/s

