

doi.org/10.3917/enf2.211.0019

<https://www.cairn.info/revue-enfance-2021-1-page-19.htm>

Le développement de la mémoire spatiale chez l'enfant entre 2 et 9 ans

Pamela Banta Lavenex¹, Farfalla Ribordy Lambert², Mathilde Bostelmann³,
Pierre Lavenex³.

¹ Faculté de Psychologie, Swiss Distance University Institute, 3900 Brig, Suisse

² Section de Médecine, Université de Fribourg, 1700 Fribourg, Suisse

³ Laboratoire du Développement Cérébral et Cognitif, Institut de Psychologie,
Université de Lausanne, 1005 Lausanne, Suisse

pamela.banta@unidistance.ch
farfalla.ribordy@unifr.ch
mathilde.bostelmann@unil.ch
pierre.lavenex@unil.ch

Résumé

Le développement de la mémoire spatiale chez l'enfant entre 2 et 9 ans

Cet article résume nos recherches récentes sur l'émergence et le développement typique des capacités de mémoire spatiale allocentrée chez l'enfant. La mémoire spatiale allocentrée est une composante essentielle de la mémoire épisodique, la mémoire des événements autobiographiques qui se sont passés dans des contextes spatio-temporels uniques. Elle dépend du bon fonctionnement d'une région particulière du cerveau appelée l'hippocampe ou la formation hippocampique. Nos recherches ont montré que la capacité de représentation spatiale allocentrée, intégrant les relations entre différents objets présents dans l'environnement et donc indépendante du point de vue de l'individu, émerge vers l'âge de deux ans. Elle continue de s'améliorer en termes de résolution spatiale et temporelle au cours des cinq à sept années suivantes. L'émergence des capacités de mémoire allocentrée permet également la création de cartes cognitives de l'environnement qui ne dépendent pas de la présence d'information visuelle. Des études neuroanatomiques sur des animaux suggèrent que la maturation de la région CA1 de l'hippocampe contribue à l'émergence d'une mémoire spatiale allocentrée à basse résolution, tandis que la maturation du gyrus denté et de la région CA3 de l'hippocampe contribue à l'amélioration de la mémoire spatiale pendant la petite enfance.

Mots-clés : mémoire, allocentré, carte cognitive, topologie, séparation de patterns, hippocampe

Abstract

The development of spatial memory in children between 2 and 9 years of age

This article summarizes our recent research on the emergence and development of allocentric spatial memory capacities in children with typical development. This type of memory is a fundamental component of episodic memory, the memory for autobiographical events that happened in unique spatio-temporal contexts and depends on the proper function of a particular brain region called the hippocampus or the hippocampal formation. Our research has shown that the ability to create allocentric spatial memory representations, viewpoint-independent representations of the relations between different objects in the environment, emerges around two years of age. Allocentric spatial memory continues to improve in terms of spatial and temporal resolution during the next five to seven years. The emergence of spatial memory abilities also enables the creation of cognitive maps of the environment, which do not depend on the presence of visual information. Neuroanatomical studies in animals suggest that the maturation of the CA1 region of the hippocampus contributes to the emergence of low-resolution allocentric spatial memory. While the maturation of the dentate gyrus and the CA3 region of the hippocampus contributes to the improvement of spatial memory during early childhood.

Keywords: memory, allocentric, cognitive map, topology, pattern separation, hippocampus

1. La mémoire spatiale : une composante de la mémoire épisodique

La mémoire épisodique est la mémoire d'évènements qui se sont passés dans des contextes spatio-temporels uniques. Chaque mémoire épisodique comprend trois composantes : le "quoi" qui représente les faits qui se sont passés et les personnes impliquées ; le "où" qui représente l'endroit où l'évènement s'est passé ; et le "quand" qui représente le moment auquel l'évènement s'est passé. La mémoire épisodique contient les souvenirs de notre vie, et est donc fondamentale pour définir la personne que nous sommes. Pourtant, avant l'âge de deux ans les enfants ne sont pas capables de former ou stocker des mémoires épisodiques dont ils se rappelleront lorsqu'ils seront adultes, un phénomène appelé "amnésie infantile" (Bachevalier, 1992; Bauer, 2007; Nadel & Zola-Morgan, 1984; Newcombe, Lloyd, & Ratliff, 2007). Les cinq années qui suivent cette période sont caractérisées par un moins grand nombre de mémoires épisodiques que ce qui est prédit par une simple courbe d'oubli, un phénomène appelé "amnésie de l'enfance" (Bachevalier, 1992; Bauer, 2007; Nadel & Zola-Morgan, 1984; Newcombe et al., 2007). Il est important de relever le fait que la mémoire épisodique est dépendante du bon fonctionnement d'une région particulière du cerveau appelée l'hippocampe, ou formation hippocampique. En effet, la lésion de l'hippocampe chez l'adulte entraîne une amnésie antérograde, c'est-à-dire une incapacité à former de nouvelles mémoires épisodiques, de même qu'une amnésie rétrograde graduelle qui touche les mémoires épisodiques datant de plusieurs années avant la lésion (Milner, Squire, & Kandel, 1998). Pour mieux comprendre le développement de la mémoire épisodique chez les enfants, on peut étudier l'émergence et le développement de chacune des trois composantes de manière séparée. Ainsi, il semble logique que si une des trois composantes fondamentales de la mémoire épisodique, soit le "quoi", le "où", ou le "quand", n'est pas fonctionnelle à un certain âge ou niveau de développement, alors la mémoire épisodique elle-même ne peut pas être fonctionnelle.

Au cours des dernières années, nous avons réalisé une série d'études pour mieux comprendre et caractériser l'émergence et le développement de la composante spatiale, le "où", de la mémoire épisodique chez les enfants. Lorsque nous avons débuté nos études, il existait déjà une littérature relativement abondante, mais quelque peu contradictoire. Toutefois, en évaluant en détail les études antérieures, nous avons constaté que les articles publiés ne définissaient pas précisément et par conséquent ne contrôlaient pas nécessairement les types de

mémoires spatiales qui étaient utilisés lors de la résolution de tâches expérimentales. Or, la recherche chez les rongeurs, et plus récemment chez les primates incluant l'humain, a montré qu'il existe plusieurs types de mémoires spatiales qui dépendent de régions cérébrales distinctes (Banta Lavenex & Lavenex, 2009). Par exemple, des représentations spatiales égocentrées encodent l'emplacement de différents objets selon un point de vue dépendant de l'observateur (sur ma gauche, devant moi, etc.). Ces représentations spatiales égocentrées sont dépendantes de régions cérébrales, telles que le cortex pariétal (Weniger, Ruhleder, Wolf, Lange, & Irle, 2009) et le cortex parahippocampique (Epstein, 2008; Epstein, Parker, & Feiler, 2007; Weniger & Irle, 2006). Au contraire, les représentations allocentrées encodent les emplacements de différents objets d'une manière indépendante du point de vue de l'observateur, en relation avec les autres objets et emplacements constituant l'environnement. Il est important de relever que, comme la mémoire épisodique, la mémoire spatiale allocentrée est dépendante du bon fonctionnement de l'hippocampe (Banta Lavenex, Amaral, & Lavenex, 2006; Morris, Garrud, Rawlins, & O'Keefe, 1982; O'Keefe & Nadel, 1978; Olton, Walker, & Gage, 1978; Place et al., 2012).

Dans cet article, nous présentons un résumé des résultats de nos études destinées à caractériser l'émergence et le développement typique de la mémoire spatiale allocentrée, une des composantes fondamentales de la mémoire épisodique, chez l'enfant entre deux et neuf ans.

2. Une arène en champ-ouvert pour tester la mémoire spatiale

Une des forces de notre approche est l'utilisation d'un paradigme validé pour tester les capacités de mémoire spatiale allocentrée chez les rongeurs (Lavenex & Schenk, 1995, 1997, 1998; Lavenex, Shiflett, Lee, & Jacobs, 1998) et les singes (Banta Lavenex et al., 2006; Lavenex & Banta Lavenex, 2006; Lavenex, Banta Lavenex, & Amaral, 2007). Cette approche permet ainsi une analyse comparée du comportement de différentes espèces et à différents niveaux de développement. De plus, il ne nécessite pas de compétences langagières particulières, condition incontournable pour l'étude de jeunes enfants. Le dispositif se compose d'une arène en champ-ouvert de 4 mètres sur 4 mètres que les participants sont libres d'explorer pour trouver des friandises (Banta Lavenex & Lavenex, 2010; Ribordy, Jabès, Banta Lavenex, & Lavenex, 2013). L'arène est située dans une grande pièce (d'au moins 6

mètres sur 6 mètres) contenant de nombreux repères tels que portes, fenêtres obscurcies, tables, chaises, posters muraux, etc. Elle est entourée de rideaux opaques sur trois côtés, alors que le quatrième côté est délimité par une cordelette tendue à l'horizontale à 30 centimètres du sol (Figure 1). Les rideaux formant les murs latéraux de l'arène font 3 mètres de long, de manière qu'il y ait une ouverture de 50 cm à l'avant et à l'arrière, créant par là-même quatre portes par lesquelles les participants peuvent entrer et sortir. Des gobelets colorés sont posés à l'envers sur le sol et peuvent cacher des friandises : bonbons, crackers, céréales, bretzels. La tâche expérimentale est présentée aux enfants comme un jeu qui consiste à entrer dans l'arène et à soulever des gobelets pour trouver des friandises. Lors des premiers essais, lorsque l'enfant a trouvé toutes les friandises, l'expérimentateur lui dit simplement de se rappeler où elles se trouvaient, car la prochaine fois qu'il-elle entrerait dans l'arène, il-elle pourrait les trouver au même endroit. Aucune autre information verbale n'est fournie. Il est également important de signaler que l'enfant gagne toujours en participant à ce jeu puisqu'il-elle peut soulever librement tous les gobelets et parvient à trouver toutes les friandises à chaque fois.

Figure 1

Ce paradigme présente trois intérêts : (1) Les enfants se déplacent librement dans l'environnement, ce qui leur permet de percevoir et d'intégrer les informations visuelles, vestibulaires et proprioceptives qui sont particulièrement importantes pour la création de représentations spatiales allocentrées. (2) Parce que les enfants entrent et sortent de l'arène par différentes portes à chacun des essais, ils n'ont pas la possibilité d'utiliser une stratégie spatiale égocentrée pour résoudre la tâche. Par exemple, si lors du premier essai ils trouvent la friandise sous le premier gobelet à droite en entrant, lors de l'essai suivant ils ne la trouveront pas sous le premier gobelet à droite en entrant par une porte différente. Afin de résoudre la tâche, les enfants doivent encoder les emplacements des friandises dans une représentation spatiale allocentrée, i.e., en fonction de ses relations avec les autres objets présents dans l'environnement, et donc indépendamment de leur point de vue. (3) Les enfants sont libres d'explorer l'arène jusqu'à ce qu'ils trouvent les friandises, ce qui permet de maintenir un haut degré de motivation et de réaliser plusieurs essais à la suite.

3. Emergence de la mémoire spatiale allocentrée à l'âge de 2 ans

Considérant que les estimations de l'âge auquel les capacités spatiales allocentrées apparaissent chez les enfants variaient grandement selon les études, à partir de l'âge de 22 mois (Newcombe, Huttenlocher, Bullock Drummey, & Wiley, 1998) et allant jusqu'à six ou sept ans (Lehnung et al., 1998; Leplow et al., 2003; Overman, Pate, Moore, & Peuster, 1996), nous avons commencé par évaluer la capacité d'enfants âgés entre deux et cinq ans à trouver trois friandises cachées parmi 18 emplacements identiques (Ribordy et al., 2013). Il est important de remarquer que les friandises étaient toujours cachées aux trois mêmes emplacements à tous les essais. Les enfants ont réalisé 20 essais dans deux conditions différentes. Au cours du premier essai et pour tous les essais impairs, des gobelets rouges cachaient les friandises. Dans cette condition avec indices locaux (Figure 1B, C), les enfants pouvaient encoder et se rappeler les emplacements des friandises en utilisant une stratégie de guidage visuel (gobelets rouges) ou une stratégie d'apprentissage spatial allocentrée (toujours au même endroit), car les deux stratégies sont redondantes. Au cours du deuxième essai et pour tous les essais pairs, tous les gobelets étaient blancs (condition spatiale allocentrée : Figure 1D, E). Dans cette condition, les enfants étaient obligés d'utiliser une stratégie d'apprentissage spatial allocentrée pour encoder et mémoriser les emplacements des friandises.

Dans la condition spatiale allocentrée (en absence des gobelets rouges), plus de 96% des enfants âgés entre trois ans et demi et cinq ans (26 sur 27) étaient capables de trouver les trois friandises cachées de la manière la plus efficace, en cherchant uniquement sous les gobelets qui contenaient les friandises. Au contraire, seulement 18% des enfants de moins de trois ans et demi (3 sur 17) en étaient capables (Ribordy et al., 2013). Toutefois, tous les enfants des deux groupes d'âge étaient capables de trouver les emplacements des friandises de manière efficace dans la condition avec indices locaux (en présence de gobelets rouges), démontrant ainsi que tous les enfants étaient motivés à rechercher les friandises, et qu'ils choisissaient les emplacements récompensés lorsqu'ils savaient où se trouvaient les friandises.

Même si les enfants de moins de trois ans et demi ne réussissaient pas à localiser les friandises en absence d'indice local dans cette première étude, ils ne cherchaient pas pour autant au hasard. En effet, les enfants ont généralement ciblé

la zone où se trouvaient les friandises, et ils ont souvent cherché sous des gobelets adjacents aux emplacements des friandises. Cela suggère que les enfants avaient des difficultés à discriminer des emplacements proches les uns des autres, et donc montraient des problèmes liés à une résolution spatiale faible. Cela nous a conduit à développer une nouvelle tâche de mémoire allocentrée à basse résolution spatiale, de manière à déterminer si ces enfants étaient capables de discriminer et de se rappeler d'un emplacement récompensé parmi quatre emplacements potentiels situés beaucoup plus loin les uns des autres (Figure 2A). Comme auparavant, les enfants ont réalisé 20 essais consécutifs, alternant les conditions avec indice local (gobelets rouges) et la condition spatiale allocentrée (gobelets blancs).

Lorsque les emplacements cachant les friandises sont plus éloignés les uns des autres, 21% des enfants âgés de moins de deux ans (4 sur 19) et 84% des enfants de plus de deux ans (16 sur 19) ont été capables de se rappeler des emplacements récompensés en absence d'indice local (Ribordy et al., 2013), et ont donc montré une capacité de mémoire spatiale allocentrée à basse résolution (i.e., topologique). Toutefois, dans la condition avec un indice local (gobelet rouge), nous avons aussi remarqué que si tous les enfants âgés de plus de deux ans trouvaient la récompense de manière efficace, seulement 58% des enfants plus jeunes (11 sur 19) y parvenaient. Ce résultat suggère que pour les enfants de plus de deux ans la capacité à construire et à utiliser une représentation spatiale allocentrée pourrait être utilisée afin de retrouver les friandises même si les indices locaux indiquent les emplacements renforcés. En effet, l'indice visuel pourrait ainsi agir comme une confirmation de l'emplacement où se trouve la récompense. Il est également possible qu'un manque d'inhibition chez les enfants plus jeunes ait pu contribuer à un manque de sélectivité dans le choix des gobelets renforcés.

Considérés dans leur ensemble, les résultats de ces deux premières expériences ont confirmé qu'à partir de deux ans les enfants sont capables d'utiliser de manière fiable une stratégie d'apprentissage spatial allocentrée pour encoder et se rappeler l'emplacement d'une friandise (Ribordy et al., 2013). Ils sont consistants avec l'idée que les circuits hippocampiques qui sous-tendent ces capacités sont suffisamment matures à l'âge de deux ans, mais que cette capacité est limitée par la résolution spatiale nécessaire pour résoudre la tâche (Lavenex & Banta Lavenex, 2013). Ces résultats sont aussi consistants avec l'idée que les représentations spatiales allocentrées peuvent inclure différents niveaux de résolution qui impliquent des circuits hippocampiques différents ayant des profils de maturation différents. Il

convient également de noter que l'âge de deux ans correspond à l'âge approximatif auquel les enfants commencent à encoder les premières mémoires épisodiques dont ils se souviendront en tant qu'adultes, c'est à dire la fin de la période d'amnésie infantile (Bauer, 2006).

Il est intéressant de remarquer qu'il a déjà été proposé, sur la base d'expériences comportementales principalement conduites avec des rongeurs, que les représentations spatiales allocentrées à basse résolution, qui encodent les relations spatiales topologiques, soient dissociables des représentations spatiales à haute résolution qui encodent les informations métriques concernant les distances et angles (Poucet, 1993; Poucet & Benhamou, 1997). En accord avec cette théorie, différentes régions et circuits de l'hippocampe contribuent à des fonctions distinctes mais complémentaires pour la formation de mémoires spatiales allocentrées. Spécifiquement, une représentation spatiale allocentrée à basse résolution peut être soutenue par la région CA1 de l'hippocampe, et ne dépend pas du fonctionnement du gyrus denté ou de CA3 (Brun et al., 2002; Mizumori, Barnes, & McNaughton, 1989; Nakashiba, Young, McHugh, Buhl, & Tonegawa, 2008; Nakazawa et al., 2002). Au contraire, le gyrus denté soutient un processus appelé séparation de patterns, qui transforme des représentations neuronales encodant des mémoires d'évènements, d'items ou d'emplacements proches, en des représentations neuronales dissimilaires qui ne se chevauchent pas et permettent ainsi de distinguer ces représentations les unes des autres (Bakker, Kirwan, Miller, & Stark, 2008; Gilbert, Kesner, & DeCoteau, 1998; Gold & Kesner, 2005; Leutgeb, Leutgeb, Moser, & Moser, 2007; Nakazawa et al., 2002; Neunuebel & Knierim, 2014). Ainsi, le fonctionnement du gyrus denté apparaît nécessaire afin de distinguer des emplacements proches dans des tâches de mémoire spatiale allocentrée chez le rat (Gilbert & Kesner, 2006; Gilbert et al., 1998; Gilbert, Kesner, & Lee, 2001).

En plus du fait que différentes régions ou circuits de l'hippocampe ont des fonctions distinctes mais complémentaires, nos études neuroanatomiques et génétiques du développement de la formation hippocampique du singe ont révélé que des régions distinctes de l'hippocampe ont des profils de développement différents (Favre, Banta Lavenex, & Lavenex, 2012; Jabès, Banta Lavenex, Amaral, & Lavenex, 2011; Lavenex, Sugden, Davis, Gregg, & Banta Lavenex, 2011). Spécifiquement, la région CA1 de l'hippocampe montre un développement précoce et rapide, atteignant un volume et un pattern d'expression de gènes comparables à ceux observés chez les singes adultes vers l'âge de six mois, ce qui correspond à

l'âge de deux ans chez l'enfant. Au contraire, le gyrus denté et la région CA3 de l'hippocampe montrent un développement plus lent et prolongé, et n'atteignent des profils volumétriques et d'expression de gènes comparables à ceux observés chez les adultes qu'après une année, ce qui correspond à l'âge de quatre ans chez l'enfant.

En résumé, les données d'études expérimentales chez le rat et le singe décrites ci-dessus, ainsi que des études d'imagerie chez l'homme (Bakker et al., 2008), ont montré de manière cohérente que différentes régions de l'hippocampe contribuent à différentes fonctions, et que des régions distinctes montrent des profils de développement différents. La maturation de CA1 pourrait ainsi soutenir les représentations allocentrées à faible résolution ou topologiques, et la maturation du gyrus denté et de CA3 permettrait l'élaboration de représentations allocentrées à haute résolution (i.e., métrique). Nos résultats ont montré qu'à partir de deux ans les enfants sont capables de résoudre une tâche de mémoire spatiale allocentrée requérant une représentation à faible résolution, et qu'à partir de trois ans et demi les enfants sont capables de résoudre une tâche de mémoire spatiale allocentrée requérant une représentation à plus haute résolution (Ribordy et al., 2013). Ces résultats sont donc en accord avec l'hypothèse que le développement de CA1 et du gyrus denté contribue à l'émergence et au développement de ces différentes capacités spatiales (Lavenex & Banta Lavenex, 2013).

4. Amélioration de la résolution spatiale entre 1.5 et 4 ans

Sur la base de l'hypothèse résumée ci-dessus, nous avons réalisé une série d'expériences pour caractériser le développement de la capacité de séparation de patterns chez les enfants entre un an et demi, et quatre ans. En utilisant le même dispositif expérimental, l'arène en champ-ouvert et les deux conditions d'apprentissage, nous avons testé des enfants dans quatre tâches successives qui nécessitaient progressivement une plus grande capacité de résolution spatiale pour permettre une performance maximale (Ribordy Lambert, Lavenex, & Banta Lavenex, 2015). Seuls les enfants réussissant la tâche à un niveau donné passaient au niveau suivant (les phases successives de tests étaient séparées de deux à six jours). A chaque étape, les gobelets étaient placés de manière à augmenter leur proximité (Figure 2A, B), ou le nombre de gobelets qui cachaient une friandise était augmenté,

tout en gardant constant le ratio entre emplacements récompensés et leurres (Figure 2B, C, D).

Figure 2

Les résultats principaux de cette étude sont les suivants : (1) Le nombre d'enfants accomplissant la tâche à un niveau de performance supérieur au hasard diminue entre chaque phase successive, même entre la phase 1 et la phase 2, confirmant ainsi que la difficulté de la tâche est déterminée par la proximité spatiale des gobelets les uns par rapport aux autres, plutôt que par le nombre de gobelets étant donné que le ratio entre emplacements récompensés et emplacements potentiels reste le même tout au long de l'expérience. (2) Les enfants qui ne réussissent pas la tâche ont des difficultés à discriminer les emplacements qui nécessitent des capacités de résolution spatiale élevées (i.e., métriques) (Ribordy Lambert et al., 2015). A noter que la condition avec indice local permet de démontrer que l'échec dans la condition spatiale allocentrée n'est pas dû à des problèmes attentionnels ou motivationnels. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse que l'amélioration des capacités spatiales à partir de deux ans est liée, au moins en partie, à des améliorations des capacités de séparation de patterns.

5. Amélioration de la résolution spatiale et temporelle de 3.5 à 7 ans

Les trois expériences que nous avons décrites ci-dessus comprenaient toutes un apprentissage avec des essais répétés : vingt essais alternant les conditions avec indice local et sans indice, alors que les emplacements des friandises ne variaient pas. Ces expériences évaluaient donc la capacité des enfants à apprendre et à utiliser une stratégie spatiale allocentrée sur plusieurs essais pendant lesquels l'information spatiale était toujours la même. Cependant, les mémoires épisodiques contiennent par définition des informations non-répétées. Ainsi, un apprentissage par essai unique (le "quand" du "quoi" et du "où") est un prérequis pour l'établissement d'une mémoire épisodique à long-terme (Schwartz, Colon, Sanchez, Rodriguez, & Evans, 2002). Il est donc possible que l'incapacité des enfants à former des mémoires épisodiques soit également liée à leur incapacité à former des mémoires spatiales allocentrées sur la base d'un essai d'apprentissage unique.

Afin d'évaluer cette possibilité, nous avons testé la capacité d'enfants âgés de trois ans et demi à sept ans, et de jeunes adultes entre 20 et 30 ans, à apprendre et à se rappeler sur la base d'un seul essai l'emplacement de friandises cachées (Ribordy Lambert, Lavenex, & Banta Lavenex, 2016). Les enfants ont participé à trois sessions réparties sur trois jours (généralement une fois par semaine pendant trois semaines consécutives), avec respectivement un, deux, ou trois emplacements récompensés. Les adultes n'ont été testés qu'avec un ou trois emplacement(s) récompensé(s). Chaque session comprenait 10 essais incluant une phase d'encodage et une phase de rappel. Comme de nouveaux emplacements étaient récompensés à chaque essai, nous étions aussi en mesure d'évaluer les capacités de résolution temporelle, c'est-à-dire de déterminer l'influence de la mémoire de l'essai précédent sur les choix de réponse à l'essai présent. Nous avons utilisé la même arène en champ-ouvert avec 18 emplacements arrangés de manière régulière (Figure 1) dans laquelle les enfants âgés d'au moins trois ans et demi avaient démontré des capacités de représentation spatiale à haute résolution lorsqu'ils avaient la possibilité d'apprendre sur plusieurs essais (Ribordy et al., 2013; Ribordy Lambert et al., 2015). Toutefois, dans cette nouvelle expérience, les enfants ne disposaient que d'un seul essai pour apprendre quels emplacements étaient récompensés, et les enfants devaient se rappeler où ils avaient trouvé les friandises la dernière fois dans un espace qui ne pouvait être défini qu'en utilisant une représentation spatiale allocentrée à haute résolution.

Même si la performance s'améliorait entre trois ans et demi, et sept ans pour chacune des tâches avec des charges mnésiques différentes (Ribordy Lambert et al., 2016), les améliorations dans cette tranche d'âge n'étaient pas uniformes. Nous avons donc divisé les enfants en deux groupes selon l'âge médian de notre population (5.3 ans; Figure 3). De manière intéressante, une partie des enfants âgés de plus de 5.3 ans avaient un niveau de performance similaire à celui des jeunes adultes (> 5.3 ans, haute performance), alors que les autres enfants âgés du même âge avaient des performances similaires à celle des enfants plus jeunes (> 5.3 ans, basse performance).

Figure 3

De plus, comme prédit ci-dessus, l'amélioration des performances des enfants dans une tâche d'apprentissage et de mémoire à essais uniques devrait être liée à

une amélioration des capacités de discrimination spatiale et temporelle, permettant un encodage d'évènements individuels. Même si les enfants de plus de 5.3 ans à haute performance ont commis moins d'erreurs que les enfants de plus de 5.3 ans à basse performance et que les plus jeunes enfants, une plus grande proportion de leurs erreurs était des erreurs spatiales correspondant à des choix d'emplacements adjacents des emplacements récompensés. De plus, même si les enfants plus jeunes et les enfants plus âgés à basse performance faisaient plus d'erreurs de type spatial, ils commettaient aussi plus d'erreurs temporelles, en choisissant des emplacements qui avaient été récompensés lors de l'essai précédent, en comparaison des enfants plus âgés à haute performance (Ribordy Lambert et al., 2016). Ces erreurs temporelles indiquent que ces enfants avaient des difficultés à discriminer, et par conséquent à encoder, des évènements distincts (« Ai-je trouvé la récompense ici cette fois-ci ou lors de l'essai précédent ? »).

En résumé, nos résultats montrent que les améliorations des performances de mémoire spatiale liées à l'âge sont corrélées avec des améliorations des capacités à discriminer spatialement et temporellement des évènements distincts, et à encoder des mémoires sur la base d'essais uniques. Il a été montré chez le rat que l'apprentissage à essais uniques et la séparation de pattern aux niveaux spatial et temporel sont dépendants du gyrus denté et de la région CA3 de l'hippocampe (Leutgeb et al., 2007; Nakashiba et al., 2008; Salz et al., 2016). En extrapolant nos données neuroanatomiques obtenues chez le singe, il est probable que ces régions continuent de montrer des changements de maturité majeurs entre quatre et sept ans chez l'enfant. Ainsi, nous avons formulé l'hypothèse que les améliorations observées au niveau de la discrimination spatiale et temporelle sont soutenues par la maturation du gyrus denté entre deux et sept ans (Lavenex & Banta Lavenex, 2013).

6. Une carte cognitive sans vision chez l'enfant de 5 à 9 ans

Il est fréquent dans la littérature psychologique de parler de mémoire visuo-spatiale au lieu de parler de mémoire spatiale. Toutefois, il est important de considérer que la mémoire spatiale allocentrée n'est pas synonyme de, et ne doit pas être limitée à la notion de mémoire visuo-spatiale. En effet, les représentations spatiales ne sont pas organisées séparément selon les modalités sensorielles au niveau cérébral, mais sont plutôt des représentations multimodales distinguant différents cadres de référence. On distingue des représentations égocentrées codant l'information

spatiale en relation avec l'individu lui-même, et des représentations allocentrées codant l'information spatiale en relation avec le monde extérieur (Banta Lavenex & Lavenex, 2009). Ces différents types de représentations spatiales peuvent inclure des informations visuelles, vestibulaires et proprioceptives, et elles ne sont jamais entièrement dépendantes d'un seul type d'information sensorielle (comme par exemple la vision). Et même si les humains sont souvent décrits comme dépendant fortement des informations visuelles pour naviguer dans leur environnement, les informations vestibulaires et proprioceptives sont intégrées régulièrement et automatiquement dans des représentations spatiales égocentrées et allocentrées. Ainsi, il est possible de créer des représentations spatiales en absence d'information visuelle, en intégrant uniquement les informations générées par nos propres mouvements par l'intermédiaire d'un mécanisme appelé l'intégration de chemin (Bostelmann, Lavenex, & Banta Lavenex, 2020; Etienne & Jeffery, 2004).

Une autre manière de tester la capacité à créer et utiliser une représentation spatiale allocentrée est de tester la capacité de prendre des raccourcis en suivant une trajectoire qui n'a jamais été utilisée auparavant entre deux emplacements préalablement visités. Ceci est considéré comme constituant une preuve irréfutable de la présence d'une carte cognitive, un concept qui est synonyme de représentation allocentrée (Bostelmann et al., 2020; O'Keefe & Nadel, 1978). Nous nous sommes donc intéressés à déterminer à quel âge les enfants sont capables d'utiliser le mécanisme d'intégration de chemin pour construire une carte cognitive, et utiliser des raccourcis dans une arène en champ-ouvert en absence d'informations visuelles. Deux séries d'expériences avaient déjà tenté d'évaluer les capacités d'enfants âgés de plus de deux ans et demi à utiliser l'intégration de chemin pour construire une carte cognitive, mais leurs résultats n'étaient pas totalement concluants (Landau, Gleitman, & Spelke, 1981; Landau, Spelke, & Gleitman, 1984; Morrongiello, Timney, Humphrey, Anderson, & Skory, 1995).

Nous avons donc testé des enfants entre cinq et neuf ans, non informés des buts de l'expérience, et portant un bandeau sur les yeux pour les empêcher d'avoir accès aux informations visuelles. Ils ont été conduits avec les yeux déjà bandés dans une salle qu'ils avaient vue préalablement vide. Ils ont alors été guidés plusieurs fois, avant de devoir naviguer librement entre quatre objets (un banc (B), une étagère (E), un fauteuil (F) et une table (T) ; Figure 4) placés au milieu d'un des murs d'une salle de test de 8 m sur 8 m). Immédiatement après avoir terminé la phase d'apprentissage, les enfants ont été invités à prendre trois nouveaux raccourcis

directs entre certains de ces objets, et d'effectuer ensuite le trajet inverse : (1) du banc vers le fauteuil, (2) du fauteuil vers la table, (3) de la table vers l'étagère, (4) de l'étagère vers la table, (5) de la table vers le fauteuil, (6) du fauteuil vers le banc. Nous avons enregistré la trajectoire de déplacement de chaque participant lors de l'exécution de ces raccourcis à l'aide d'un système de détection de position utilisant des marqueurs émettant des fréquences radio fixés sur chaque épaule (Noldus TrackLab, 2013).

Figure 4

Près de deux tiers des enfants âgés de cinq à neuf ans (18 sur 28) étaient capables de naviguer de manière fiable entre des objets physiques et de prendre des raccourcis en utilisant des chemins jamais parcourus auparavant (Figure 4). Ils ont par là-même démontré leur capacité à utiliser l'intégration de chemin pour construire une carte cognitive leur permettant de naviguer de manière efficace entre quatre objets sans avoir accès aux informations visuelles (Bostelmann et al., 2020). Il est également important de noter que le niveau de performance n'était pas lié à l'âge. Une des participantes les plus jeunes (une fille de 4.8 ans) a atteint le critère de réussite, alors que l'enfant le plus âgé (un garçon de 9.7 ans) n'a pas réussi. De plus, la même proportion de jeunes enfants (< 7 ans, 9 sur 14) et d'enfants plus âgés (≥ 7 ans, 9 sur 14) ont atteint le critère de réussite permettant d'inférer l'existence d'une carte cognitive. Nous pouvons donc conclure de cette expérience que la capacité de créer et d'utiliser une carte cognitive de l'environnement en absence d'informations visuelles est présente à l'âge de cinq ans (Bostelmann et al., 2020).

Conclusion

Nos recherches sur l'émergence et le développement de la mémoire spatiale allocentrée chez l'enfant ont montré que la capacité de représentation spatiale allocentrée à basse résolution (topographique) émerge à l'âge de deux ans, âge correspondant à la fin de l'amnésie infantile. Des données neuroanatomiques issues de modèles animaux suggèrent que la maturation de la région CA1 de l'hippocampe pourrait contribuer à l'émergence de ces capacités. Entre deux et sept ans, les capacités de mémoire allocentrée des enfants s'améliorent, en lien avec une amélioration de leur capacité de discrimination spatiale (métrique) et temporelle. Ceci

leur permet de mieux encoder les mémoires des événements qui ne se produisent qu'une seule fois, en proximité spatiale ou temporelle. La maturation du gyrus denté et de la région CA3 de l'hippocampe pourrait contribuer à l'amélioration des capacités de discrimination spatiale et temporelle, et dans un apprentissage à essai unique sous-tendre les capacités nécessaires à la formation de mémoires épisodiques.

Remerciements

Nous tenons à remercier tous les participants et leurs parents, sans qui ces recherches n'auraient pas été possibles, ainsi que le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique pour son soutien financier. Fonds 100019_165481 à PBL et PL.

Bibliographie

- Bachevalier, J. (1992). Cortical versus limbic immaturity: relationship to infantile amnesia. In M.R. Gunnar & C.A. Nelson (Eds.), *Developmental Behavioral Neuroscience: The Minnesota Symposia on Child Psychology, Volume 24 (Minnesota Symposia on Child Psychology Series)*. (Vol. 24, pp. 129-152). New Jersey: Laurence Erlbaum Associates.
- Bakker, A., Kirwan, C. B., Miller, M., & Stark, C. E. (2008). Pattern separation in the human hippocampal CA3 and dentate gyrus. *Science*, 319(5870), 1640-1642. doi:10.1126/science.1152882
- Banta Lavenex, P., Amaral, D. G., & Lavenex, P. (2006). Hippocampal lesion prevents spatial relational learning in adult macaque monkeys. *J Neurosci*, 26(17), 4546-4558. doi:26/17/4546 [pii] 10.1523/JNEUROSCI.5412-05.2006
- Banta Lavenex, P., & Lavenex, P. (2009). Spatial memory and the monkey hippocampus: not all space is created equal. *Hippocampus*, 19(1), 8-19.
- Banta Lavenex, P., & Lavenex, P. (2010). Spatial relational learning and memory abilities do not differ between men and women in a real-world, open-field environment. *Behav Brain Res*, 207(1), 125-137.
- Bauer, P. J. (2006). Constructing a past in infancy: a neuro-developmental account. *Trends Cogn Sci*, 10(4), 175-181.
- Bauer, P. J. (2007). *Remembering the times of our lives: memory in infancy and beyond*. New York: Laurence Erlbaum and Associates.
- Bostelmann, M., Lavenex, P., & Banta Lavenex, P. (2020). Children five-to-nine years old can use path integration to build a cognitive map without vision. *Cognitive psychology*, 121, 101307. doi:10.1016/j.cogpsych.2020.101307
- Brun, V. H., Otnass, M. K., Molden, S., Steffenach, H. A., Witter, M. P., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2002). Place cells and place recognition maintained by direct entorhinal-hippocampal circuitry. *Science*, 296(5576), 2243-2246. doi:10.1126/science.1071089

- Epstein, R. A. (2008). Parahippocampal and retrosplenial contributions to human spatial navigation. *Trends in cognitive sciences*, 12(10), 388-396. doi:10.1016/j.tics.2008.07.004
- Epstein, R. A., Parker, W. E., & Feiler, A. M. (2007). Where am I now? Distinct roles for parahippocampal and retrosplenial cortices in place recognition. *J Neurosci*, 27(23), 6141-6149.
- Etienne, A.S., & Jeffery, K.J. (2004). Path integration in mammals. *Hippocampus*, 14, 180-192.
- Favre, G., Banta Lavenex, P., & Lavenex, P. (2012). Developmental regulation of expression of schizophrenia susceptibility genes in the primate hippocampal formation. *Translational psychiatry*, 2, e173. doi:10.1038/tp.2012.105
- Gilbert, P. E., & Kesner, R. P. (2006). The role of the dorsal CA3 hippocampal subregion in spatial working memory and pattern separation. *Behav Brain Res*, 169(1), 142-149. doi:S0166-4328(06)00023-4 [pii] 10.1016/j.bbr.2006.01.002
- Gilbert, P. E., Kesner, R. P., & DeCoteau, W. E. (1998). Memory for spatial location: role of the hippocampus in mediating spatial pattern separation. *J Neurosci*, 18(2), 804-810.
- Gilbert, P. E., Kesner, R. P., & Lee, I. (2001). Dissociating hippocampal subregions: double dissociation between dentate gyrus and CA1. *Hippocampus*, 11(6), 626-636. doi:10.1002/hipo.1077
- Gold, A. E., & Kesner, R. P. (2005). The role of the CA3 subregion of the dorsal hippocampus in spatial pattern completion in the rat. *Hippocampus*, 15(6), 808-814. doi:10.1002/hipo.20103
- Jabès, A., Banta Lavenex, P. B., Amaral, D. G., & Lavenex, P. (2011). Postnatal development of the hippocampal formation: A stereological study in macaque monkeys. *J Comp Neurol*, 519(6), 1051-1070. doi:10.1002/cne.22549
- Landau, B., Gleitman, H., & Spelke, E. (1981). Spatial knowledge and geometric representation in a child blind from birth. *Science*, 213(4513), 1275-1278.
- Landau, B., Spelke, E., & Gleitman, H. (1984). Spatial knowledge in a young blind child. *Cognition*, 16(3), 225-260. doi:10.1016/0010-0277(84)90029-5
- Lavenex, P., & Banta Lavenex, P. (2006). Spatial relational memory in 9-month-old macaque monkeys. *Learn Mem*, 13(1), 84-96. doi:10.1101/lm.97606
- Lavenex, P., & Banta Lavenex, P. (2013). Building hippocampal circuits to learn and remember: Insights into the development of human memory. *Behavioural Brain Research*, 254, 8-21. doi:10.1016/j.bbr.2013.02.007
- Lavenex, P., Banta Lavenex, P., & Amaral, D. G. (2007). Spatial relational learning persists following neonatal hippocampal lesions in macaque monkeys. *Nat Neurosci*, 10(2), 234-239.
- Lavenex, P., & Schenk, F. (1995). Influence of local environmental olfactory cues on place learning in rats. *Physiology & Behavior*, 58(6), 1059-1066.
- Lavenex, P., & Schenk, F. (1997). Olfactory cues potentiate learning of distant visuospatial information. *Neurobiology of Learning and Memory*, 68(2), 140-153.
- Lavenex, P., & Schenk, F. (1998). Olfactory traces and spatial learning in rats. *Animal Behaviour*, 56, 1129-1136.
- Lavenex, P., Shiflett, M. W., Lee, R. K., & Jacobs, L. F. (1998). Spatial versus nonspatial relational learning in free-ranging fox squirrels (*Sciurus niger*). *Journal of Comparative Psychology*, 112(2), 127-136.
- Lavenex, P., Sugden, S. G., Davis, R. R., Gregg, J. P., & Banta Lavenex, P. (2011). Developmental regulation of gene expression and astrocytic processes may

- explain selective hippocampal vulnerability. *Hippocampus*, 21(2), 142-149. doi:10.1002/hipo.20730
- Lehning, M., Leplow, B., Friege, L., Herzog, A., Ferstl, R., & Mehdorn, M. (1998). Development of spatial memory and spatial orientation in preschoolers and primary school children. *Br J Psychol*, 89 (Pt 3), 463-480.
- Leplow, B., Lehning, M., Pohl, J., Herzog, A., Ferstl, R., & Mehdorn, M. (2003). Navigational place learning in children and young adults as assessed with a standardized locomotor search task. *Br J Psychol*, 94(Pt 3), 299-317. doi:10.1348/000712603767876244
- Leutgeb, J. K., Leutgeb, S., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2007). Pattern separation in the dentate gyrus and CA3 of the hippocampus. *Science*, 315(5814), 961-966.
- Milner, B., Squire, L. R., & Kandel, E. R. (1998). Cognitive neuroscience and the study of memory. *Neuron*, 20(3), 445-468.
- Mizumori, S. J., Barnes, C. A., & McNaughton, B. L. (1989). Reversible inactivation of the medial septum: selective effects on the spontaneous unit activity of different hippocampal cell types. *Brain Res*, 500(1-2), 99-106. doi:10.1016/0006-8993(89)90303-x
- Morris, R. G., Garrud, P., Rawlins, J. N., & O'Keefe, J. (1982). Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature*, 297(5868), 681-683.
- Morrongiello, B. A., Timney, B., Humphrey, G. K., Anderson, S., & Skory, C. (1995). Spatial knowledge in blind and sighted children. *Journal of experimental child psychology*, 59(2), 211-233.
- Nadel, L., & Zola-Morgan, S. (1984). Infantile amnesia: A neurobiological perspective. In M. Moscovitch (Ed.), *Infant Memory*. New York: Plenum Press.
- Nakashiba, T., Young, J. Z., McHugh, T. J., Buhl, D. L., & Tonegawa, S. (2008). Transgenic inhibition of synaptic transmission reveals role of CA3 output in hippocampal learning. *Science*, 319(5867), 1260-1264. doi:1151120 [pii] 10.1126/science.1151120
- Nakazawa, K., Quirk, M. C., Chitwood, R. A., Watanabe, M., Yeckel, M. F., Sun, L. D., . . . Tonegawa, S. (2002). Requirement for hippocampal CA3 NMDA receptors in associative memory recall. *Science*, 297(5579), 211-218.
- Neunuebel, J. P., & Knierim, J. J. (2014). CA3 retrieves coherent representations from degraded input: direct evidence for CA3 pattern completion and dentate gyrus pattern separation. *Neuron*, 81(2), 416-427. doi:10.1016/j.neuron.2013.11.017
- Newcombe, N., Huttenlocher, J., Bullock Drummey, A., & Wiley, J.G. (1998). The development of spatial location coding: place learning and dead reckoning in the second and third years. *Cognitive Development*, 13, 185-200.
- Newcombe, N., Lloyd, M.E., & Ratliff, K.R. (2007). Development of episodic and autobiographical memory: a cognitive neuroscience perspective. *Advances in Child Development and Behavior*, 35, 37-85.
- Noldus TrackLab (2013). [Apparatus and software]. <https://www.noldus.com/tracklab>
- O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*.: Oxford University Press.
- Olton, D. S., Walker, J. A., & Gage, F. H. (1978). Hippocampal connections and spatial discrimination. *Brain Res*, 139(2), 295-308. doi:0006-8993(78)90930-7 [pii]
- Overman, W. H., Pate, B. J., Moore, K., & Peuster, A. (1996). Ontogeny of place learning in children as measured in the radial arm maze, Morris search task, and open field task. *Behav Neurosci*, 110(6), 1205-1228.
- Place, R., Lykken, C., Beer, Z., Suh, J., McHugh, T. J., Tonegawa, S., . . . Sauvage, M. M. (2012). NMDA signaling in CA1 mediates selectively the spatial

- component of episodic memory. *Learn Mem*, 19(4), 164-169.
doi:10.1101/lm.025254.111 19/4/164 [pii]
- Poucet, B. (1993). Spatial cognitive maps in animals: new hypotheses on their structure and neural mechanisms. *Psychological Review*, 100, 163-182.
- Poucet, B., & Benhamou, S. (1997). The neuropsychology of spatial cognition in the rat. *critical reviews in neurobiology*, 11(2-3), 101-120.
- Ribordy, F., Jabès, A., Banta Lavenex, P., & Lavenex, P. (2013). Development of allocentric spatial memory abilities in children from 18 months to 5 years of age. *Cognitive psychology*, 66(1), 1-29. doi:10.1016/j.cogpsych.2012.08.001
- Ribordy Lambert, F., Lavenex, P., & Banta Lavenex, P. (2015). Improvement of allocentric spatial memory resolution in children from 2 to 4 years of age. *International Journal of Behavioral Development*, 39(4), 318-331.
doi:10.1177/0165025415584808
- Ribordy Lambert, F., Lavenex, P., & Banta Lavenex, P. (2016). The “when” and the “where” of single - trial allocentric spatial memory performance in young children: Insights into the development of episodic memory. *Developmental psychobiology*, 59(2), 185-196.
- Salz, D. M., Tiganj, Z., Khasnabish, S., Kohley, A., Sheehan, D., Howard, M. W., & Eichenbaum, H. (2016). Time cells in hippocampal area CA3. *J Neurosci*, 36(28), 7476-7484. doi:10.1523/JNEUROSCI.0087-16.2016
- Schwartz, B. L., Colon, M. R., Sanchez, I. C., Rodriguez, I. A., & Evans, S. (2002). Single-trial learning of "what" and "who" information in a gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*): implications for episodic memory. *Animal Cognition*, 5(2), 85-90.
doi:10.1007/s10071-002-0132-0
- Weniger, G., & Irle, E. (2006). Posterior parahippocampal gyrus lesions in the human impair egocentric learning in a virtual environment. *Eur J Neurosci*, 24(8), 2406-2414.
- Weniger, G., Ruhleder, M., Wolf, S., Lange, C., & Irle, E. (2009). Egocentric memory impaired and allocentric memory intact as assessed by virtual reality in subjects with unilateral parietal cortex lesions. *Neuropsychologia*, 47(1), 59-69.

10. Légendes des figures

Figure 1. Arène en champ-ouvert - 18 emplacements. A) Représentation schématique de la salle de test et de l'arène (4 m X 4 m), incluant une table, des chaises, des posters muraux/fenêtres obscurcies/portes (rectangles gris). Les emplacements récompensés sont signalés par des gobelets gris dans cette illustration. B) Image d'une participante dans l'arène dans la condition avec indices locaux. C) Représentation schématique de la condition avec indices locaux ; les gobelets rouges sont indiqués en gris sur ce schéma. D) Image d'une participante dans l'arène dans la condition spatiale allocentrée. E) Représentation schématique de la condition spatiale allocentrée.

Figure 2. Arène en champ-ouvert utilisée lors de la deuxième expérience (A) et la troisième expérience avec quatre phases successives (A-D). Les emplacements récompensés sont signalés dans cette illustration par des gobelets gris. A. Représentation schématique du dispositif dans l'expérience 2 et lors de la phase 1 de l'expérience 3, avec un emplacement récompensé (soit 2 ou 4) parmi quatre emplacements potentiels (1-4) sur l'ensemble externe. B. Représentation schématique du dispositif lors de la phase 2, avec un emplacement récompensé (soit 6 ou 8) parmi quatre emplacements potentiels (5-8) sur l'ensemble interne. C. Représentation schématique du dispositif lors de la phase 3, avec deux emplacements récompensés parmi huit emplacements potentiels : emplacement 7 sur l'ensemble interne, et emplacement 9 sur l'ensemble intermédiaire. D. Représentation schématique du dispositif lors de la phase 4, avec trois emplacements récompensés parmi douze emplacements potentiels : emplacement 5 sur l'ensemble interne, emplacement 12 sur l'ensemble intermédiaire, et emplacement 2 sur l'ensemble externe.

Figure 3: Nombre d'emplacements visités avant de faire une erreur, une mesure pour estimer la capacité de mémoire. Les lignes horizontales représentent le nombre maximum de choix corrects pour chaque expérience ayant des charges mnésiques différentes. A noter que les adultes n'ont pas été testés avec deux emplacements. Les enfants testés ont été répartis en deux groupes selon l'âge médian de notre population (5.3 ans), avec donc le même nombre d'enfants dans chaque groupe.

Figure 4: Position finale des enfants au cours des essais avec un trajet nouveau dans la tâche de carte cognitive. Les carrés en gris représentent les points de départ. A. Du banc (B) vers le fauteuil (F) : 16/28 enfants ont terminé dans le quadrant de la salle où se trouvait l'objet cible (point noir : dans le quadrant correct; point gris : dans un quadrant incorrect). B. du fauteuil vers la table (T) : 20/28 dans le quadrant correct. C. de la table vers l'étagère (E) : 22/28 dans le quadrant correct. D. de l'étagère vers la table : 23/28 dans le quadrant correct. E. de la table vers le fauteuil : 24/28 dans le quadrant correct. F. du fauteuil vers le banc : 22/28 dans le quadrant correct.