

# Développement intellectuel au cours du cycle de vie : sources de variabilité et niveaux d'analyse

Ulman Lindenberger\* et Christian Chicherio  
*Center for Lifespan Psychology, Max Planck Institute  
for Human Development, Berlin, Allemagne*

## RÉSUMÉ

La variabilité a longtemps été considérée comme une conséquence du développement intellectuel au cours du cycle de vie. Nous soutenons dans cet article que la variabilité elle-même peut servir de vecteur potentiel des changements ontogénétiques dans le fonctionnement cognitif. D'abord, nous examinerons le statut conceptuel et méthodologique de la variabilité dans les approches psychométrique, expérimentale et des neurosciences du vieillissement cognitif. Nous proposerons ensuite que les modèles de neurones formels constituent des outils appropriés dans l'exploration de la variabilité en tant qu'agent du changement développemental. Selon un modèle computationnel des modifications de la neuromodulation dopaminergique durant le cycle de vie, la sénescence neuronale et cognitive peut être caractérisée par une cascade d'événements tels qu'une moindre discriminabilité du signal neuronal, une moindre distinctivité des voies de traitement et une moindre différenciation des représentations cérébrales. Dans cette cascade développementale, les interactions entre le bruit externe et l'accroissement du bruit neuronal endogène lié à la sénescence présentent un intérêt particulier. Nous insisterons sur la nécessité de promouvoir une théorisation unifiée du vieillissement comportemental aux niveaux d'analyse neuronal et cognitif.

## Intellectual development across the lifespan : Sources of variability and levels of analysis

### ABSTRACT

In the past, research on lifespan changes in intelligence has regarded variability primarily as an outcome of development. Here, we argue that it may also function as an agent of ontogenetic

---

\* Correspondance : Prof. U. Lindenberger, Center for Lifespan Psychology, Max Planck Institute for Human Development, Lentzeallee 94, D-14195 Berlin. E-mail : lindenberger@mpib-berlin.mpg.de.

Note : cet article est basé sur une conférence invitée tenue dans le cadre du symposium « Théories actuelles du développement de l'intelligence » (président : Jacques Lautrey), lors du congrès « L'intelligence de l'enfant », Paris, 6 octobre 2005. Le premier auteur tient à remercier Paul Baltes (1939-2006) et Shu-Chen Li pour les nombreuses discussions à propos des questions présentées dans cet article. Christian Chicherio bénéficie actuellement d'une bourse financée par le Fonds National pour la Recherche Scientifique, Suisse (N° BPGEI 112883).

changes in cognitive functioning. We first review the conceptual and methodological status of variability in psychometric, experimental, and neuroscience approaches to cognitive aging. We then suggest that neural network models are suitable tools for exploring the hypothesis that variability acts as an agent of developmental changes. According to a computational model of lifespan changes in dopaminergic neuromodulation, neural and cognitive senescence can be characterized by a developmental cascade of less distinct neuronal signaling, less separable processing pathways, and less differentiated cerebral representations. Of particular interest in this cascade are interactions between external input noise and senescent increments in endogenous neuronal noise. We stress the need to promote integrative theorizing about behavioral senescence across neural and cognitive levels of analysis.

## INTRODUCTION

Le vieillissement cognitif est caractérisé par une impressionnante variabilité. Des personnages tels que Johann Wolfgang von Goethe ou Sophocle illustrent parfaitement cette variabilité : leurs capacités intellectuelles exceptionnelles sont restées préservées jusqu'à un âge très avancé, alors que certains individus voient leurs capacités décliner dès leur entrée dans le troisième âge. Les différentes capacités intellectuelles peuvent être opposées de la même façon. Par exemple, des épreuves mesurant les différences individuelles dans la vitesse perceptive présentent un déclin progressif dès la fin de l'adolescence et à l'âge adulte. En revanche, les épreuves évaluant les connaissances acquises telles que le vocabulaire restent stables au cours du temps voire manifestent une certaine amélioration jusqu'à un âge très avancé (Singer, Verhaeghen, Ghisletta, Lindenberger, & Baltes, 2003). Cette observation empirique a conduit à l'élaboration d'une série de concepts présentés sous forme binaire, tels que les capacités absolues et relatives de Tetens<sup>1</sup> (1777 ; Lindenberger & Baltes, 1994), la théorie de l'intelligence fluide et cristallisée de Cattell (1971) et Horn (1989 ; Horn & Hofer, 1992), ou la distinction entre mécanique et pragmatique de la cognition introduite par Baltes (1987 ; 1997 ; voir Lindenberger, 2001, pour une discussion comparative des concepts).

Le modèle pluraliste et multidimensionnel du développement qui en a résulté met l'accent sur l'existence de trajectoires développementales multiples. Ce modèle admet que, dans de nombreuses situations, l'individu dispose de plusieurs modes de traitement pour résoudre un même problème ; ces différents modes n'étant pas aussi facilement évocables chez tous les individus et sollicités au même degré par toutes les situations. Un

<sup>1</sup> Ce philosophe de la période des Lumières est sans doute le premier psychologue s'inscrivant dans une perspective « cycle de vie » (ou lifespan).

tel modèle, dit des processus vicariants, insiste donc sur l'importance de la variabilité et des différences individuelles dans les conduites cognitives (voir Huteau & Lautrey, 1999), qu'il s'agisse de la variabilité du fonctionnement chez un même individu au travers de différentes situations (variabilité intra-individuelle) ou entre les individus en développement (variabilité inter-individuelle). Reuchlin (1964, 1978) peut être considéré comme le pionnier de cette approche, qui a ensuite été élaborée par d'autres chercheurs issus de la tradition différentialiste en psychologie dont notamment Longeot (1969), Lautrey (1990) et de Ribaupierre (1995, 2003). Cette approche est également poursuivie par Li (2003), qui tente de clarifier les relations entre les variations à court terme transitoires et les changements à long terme durables dans les interdépendances entre domaines d'aptitudes et ce, afin de mieux comprendre les mécanismes conduisant vers différentes trajectoires développementales. Les développements plus récents de cette approche visent à préciser les relations dynamiques entre la neurotransmission dopaminergique, l'activité cérébrale et la performance comportementale (Bäckman, Nyberg, Lindenberger, Li, & Farde, 2006). Dans des systèmes dynamiques comme celui qui gouverne les relations cerveau-comportement (et ses constantes régulations), les variations intra-individuelles à court terme dans le fonctionnement peuvent représenter un vecteur potentiel des changements plus durables dans le développement et conditionner la trajectoire de vie d'un individu.

Au cours de cette note théorique, nous apporterons une revue critique de l'étude de la variabilité en renversant les schémas conventionnels de causalité et suggérant que la variabilité elle-même puisse agir comme un agent du changement développemental. L'objectif de cet article sera d'examiner l'hypothèse selon laquelle la variabilité stochastique de l'activation neuronale, ou bruit neuronal, serait au cœur d'un large éventail de phénomènes associés au vieillissement comportemental (Li & Lindenberger, 1999). Cette hypothèse, envisagée de manière informelle depuis des décennies tant en neurobiologie du développement qu'en psychologie cognitive, dans le domaine du vieillissement cognitif ou dans celui du développement cognitif de l'enfant, a plus récemment été explorée à l'aide de formalisations connexionnistes. Son implémentation, en recourant à une série de simulations de réseaux de neurones, permet d'examiner la chaîne de relations entre dégradation des systèmes de neuromodulation dopaminergique, augmentation du bruit neuronal, diminution de la distinctivité corticale et d'autres phénomènes centraux du vieillissement cognitif (Li & Lindenberger, 1999 ; Li, Lindenberger, & Frensch, 2000 ; Li, Lindenberger, & Sikström, 2001). Nous montrerons en quoi l'hypothèse du bruit neuronal plaide en faveur de l'étude de la variabilité considérée

comme agent du changement ontogénétique. La distinction entre conséquence et agent est une heuristique utile nous permettant d'examiner le statut conceptuel de la variabilité dans le vieillissement comportemental. La question cruciale réside non plus dans le fait de mettre en évidence la variabilité, mais bel et bien de lui attribuer un sens (Allaire & Marsiske, 2005 ; Li, Huxhold, & Schmiedek, 2004 ; Lindenberger & von Oertzen, 2006).

Dans la première partie, nous donnerons un aperçu des différentes manières dont la question de la variabilité est habituellement traitée dans les recherches les plus pertinentes sur le vieillissement. Dans une seconde partie, nous aborderons les difficultés méthodologiques particulières auxquelles se heurtent les chercheurs qui souhaitent mesurer la variabilité, notamment intra-individuelle. Dans une troisième partie, nous présenterons une formulation computationnelle récente de l'hypothèse du bruit neuronal. Nous évaluerons dans quelle mesure cette théorie est capable de rendre compte des phénomènes clés du vieillissement cognitif, dont les diverses formes de variabilité qui accompagnent celui-ci (voir Hultsch & MacDonald, 2004, pour une description des différents types de variabilité). L'importante variabilité comportementale observée au cours du vieillissement (Nelson & Dannefer, 2002), chez un même individu au cours du temps, entre individus et entre domaines d'aptitudes, a été abordée par diverses traditions de recherche et étudiée dans le cadre d'orientations théoriques divergentes.

Actuellement, quatre grands courants de recherche qui se recouvrent en partie peuvent être distingués (Lindenberger, 2001) : la psychométrie, le domaine de l'expertise et de l'apprentissage, les sciences cognitives expérimentales et les neurosciences cognitives.

## APERÇU DES PRINCIPAUX COURANTS DE RECHERCHE SUR LA VARIABILITÉ DANS LE VIEILLISSEMENT

### La psychométrie

L'approche psychométrique tente d'identifier les origines et les corrélats des différences individuelles dans le fonctionnement cognitif. Elle offre une image quantitative et multidimensionnelle des aptitudes intellec-

tuelles en fonction de l'âge. En général, les épreuves et les individus se positionnent dans un espace d'aptitudes multidimensionnel de structure hiérarchique, dont la strate supérieure introduit une distinction binaire renvoyant aux systèmes d'influences biologiques et socioculturelles, comme le suggère la théorie de l'intelligence fluide et cristallisée (Cattell, 1971 ; Horn, 1989 ; voir aussi Carroll, 1993, pour une description du modèle consensuel des aptitudes cognitives Cattell-Horn-Carroll). Les différentes formes de variabilité, que ce soit les différences inter-individuelles, les différences inter-individuelles dans les changements intra-individuels, ou encore les variations à court terme et autres changements intra-individuels, sont projetées dans cet espace multidimensionnel et ancrées sur des marqueurs molaires des variations biologiques et socioculturelles (Baltes, Resse & Nesselroade, 1988 ; voir aussi Lindenberger & Baltes, 1997, pour un exemple empirique de cette stratégie de recherche).

Dans cette perspective, trois tendances (ou formes de dé-différenciation) caractérisent le comportement de la personne âgée ou très âgée (Baltes & Lindenberger, 1997 ; Ghisletta & de Ribaupierre, 2005 ; Ghisletta & Lindenberger, 2003 ; Lindenberger & Baltes, 1997). La première forme concerne la dé-différenciation directionnelle, à savoir que la plupart voire toutes les capacités intellectuelles – y compris celles ayant une forte composante de connaissances acquises – sont influencées négativement par l'âge ou par des facteurs corrélant avec l'âge (tels que la proximité du décès et l'incidence des démences ; Ghisletta, Nesselroade, Featherman, & Rowe, 2002). La deuxième forme se rapporte à la dé-différenciation de la covariance qui se traduit par des corrélations entre différentes capacités intellectuelles plus fortes et plus homogènes chez l'adulte âgé par rapport à l'adulte jeune et à l'adolescent. La troisième forme fait appel à une dé-différenciation de la covariance qui transcende le domaine intellectuel pour y inclure d'autres domaines comme le fonctionnement sensoriel et sensori-moteur.

Il est important de souligner que la variabilité a été abordée dans le cadre de l'hypothèse de dé-différenciation et au sein de la tradition de recherche en psychométrie du point de vue des différences inter-individuelles. Le plus souvent, la dé-différenciation a été examinée par le biais des corrélations et associée à une augmentation de celles-ci (ou à une diminution de la variabilité inter-individuelle). Ainsi, cette tendance à la dé-différenciation structurelle a été examinée sans prendre en compte l'organisation structurelle pouvant avoir lieu au niveau intra-individuel (Hofer & Sliwinski, 2001). Comme le soulignent de Ribaupierre, Borella et Delaloye (2003), lorsque l'on se demande si le vieillissement consiste en

un processus de dé-différenciation, on cherche à combiner la variabilité inter- et intra-individuelle ; la question est alors de savoir si la variabilité inter-individuelle est plus forte dans un groupe que dans l'autre ou si la variabilité intra-individuelle (inter- ou intra-situations) est la même pour tous les individus ou tous les groupes. Cependant, relativement peu de travaux ont tenté sur le plan conceptuel et empirique de relier la dé-différenciation en tant que phénomène inter-individuel relatif à la population aux changements intra-individuels avec l'âge (de Ribaupierre, Ghisletta, & Lecerf, 2006 ; Li, Aggen, Nesselroade, & Baltes, 2001 ; Li, Lindenberger, Hommel, Aschersleben, Prinz, & Baltes, 2004).

## Le domaine de l'expertise et de l'apprentissage

L'approche adoptée dans le domaine de l'expertise et de l'apprentissage aide à identifier et analyser les situations de développement intellectuel où l'adulte présente un niveau élevé de fonctionnement (Ericsson & Smith, 1991). C'est ainsi que des comparaisons entre experts et novices montrent très précisément à quel point des connaissances procédurales et déclaratives acquises au cours de la vie peuvent être utilisées pour dépasser certaines limites de l'individu dans sa capacité de traitement (Gobet & Simon, 1996 ; Salthouse, 1991). Selon cette perspective, la variabilité observée au niveau de la performance, qu'elle soit inter- ou intra-individuelle, peut s'expliquer à partir de différences quantitatives et qualitatives liées à l'histoire des apprentissages personnels. Si, selon ce point de vue, la variabilité est généralement considérée comme conséquence de l'apprentissage, elle peut être aussi appréhendée en tant que cause potentielle de celui-ci, comme par exemple dans l'étude des différences de vitesse d'apprentissage (et plus précisément, la comparaison entre programmes de renforcement massés et distribués ; Dragoi & Staddon, 1999). Cependant, de telles conceptions sont rarement appliquées à l'étude du vieillissement comportemental (Balota, Duchek, & Logan, sous presse ; Green, Ivry, & Woodruff-Pak, 1999).

En outre, les individus utilisent plusieurs stratégies et les groupes d'individus se différencient sur la base du répertoire, de l'exécution et de la sélection des stratégies. Des variations stratégiques, à la fois intra- et inter-individuelles, caractérisent le développement, chez l'enfant (voir Siegler, 1996) ainsi que dans l'âge avancé. Ainsi, par exemple, des études rapportées dans le domaine du calcul mental indiquent que les adultes jeunes et les âgés se distinguent sur la base du type de stratégie qu'ils utilisent (Duverne & Lemaire, 2004, 2005), de la manière d'exécuter les stratégies disponibles et/ou de la sélection stratégique. Des résultats

comparables ont également été observés en mémoire épisodique (Dunlosky, Hertzog, & Powell-Moman, 2005 ; Rogers, Hertzog, & Fisk, 2000). Toutefois, cette dimension de la variabilité ne fait pas l'objet d'une considération suffisante dans la littérature.

## Les sciences cognitives expérimentales

Les recherches expérimentales sur le vieillissement cognitif se centrent quant à elles sur une analyse précise des modifications dans les processus cognitifs associés au vieillissement, au risque souvent de négliger les différences individuelles. Les différences d'âge dans l'attention sélective et les fonctions exécutives, ou la mémoire épisodique, sont autant d'exemples typiques de cette approche. Une des questions les plus fréquemment posées revient à se demander si différents types de processus cognitifs, tels que les processus de traitement verbal et spatial, évoluent indépendamment les uns des autres avec l'âge, à des vitesses différentes, ou les deux. Malheureusement, les interactions ordonnées entre l'âge et le traitement n'apportent aucune réponse concluante à de telles interrogations (Dunn & Kirsner, 1988). Dans ces travaux, les différentes formes de variabilité comportementale ont largement été négligées (Craik, Byrd, & Swanson, 1987 ; Hertzog, Cooper, & Fisk, 1996). Toutefois, les différences d'âge observées dans la variabilité au travers des essais et dans la distribution des performances ont suscité plus récemment un intérêt croissant parmi les expérimentalistes spécialisés dans le vieillissement (Allen, Weber, & May, 1993 ; de Jong, 2001 ; Hultsch, MacDonald, Hunter, Levy-Bencheton, & Strauss, 2000 ; Rabbitt, Osman, Moore, & Stollery, 2001 ; Salthouse & Berish, 2005). Le statut conceptuel de ces formes de variabilité est actuellement débattu par les chercheurs. Parmi eux, Li, Lindenberger, *et al.* (2004) envisagent la possibilité que les changements observés avec l'âge au niveau de certains indicateurs de variabilité, comme les temps de réaction lors d'épreuves cognitives simples, puissent être liés fonctionnellement à une augmentation du bruit neuronal (voir aussi Hultsch & MacDonald, 2004). En particulier, Lövdén, Li, Shing, et Lindenberger (2007) ont récemment montré que les changements dans la variabilité intra-individuelle des temps de réaction lors d'une tâche de vitesse perceptive d'une part sont associés aux changements du niveau moyen de performance cognitive et, d'autre part, précèdent et prédisent le déclin cognitif de la performance au cours du vieillissement. Les fluctuations transitoires à court terme de la performance pourraient ainsi constituer un signe précoce, pertinent du point de vue clinique, des

changements ultérieurs dans le fonctionnement cognitif (voir aussi MacDonald, Nyberg, & Bäckman, 2006).

Nombreux sont pourtant les chercheurs qui défendent le postulat implicite, le plus fréquent en psychologie cognitive, selon lequel ce qui est valable au niveau du groupe est également applicable aux différents individus qui le composent. Autrement dit, dans la logique statistique de l'analyse de variance, les différences inter-individuelles qui ne sont pas liées aux manipulations expérimentales sont habituellement interprétées en termes d'erreur. D'ailleurs, les théories en psychologie sont souvent définies au niveau de l'individu, alors que l'approche méthodologique prédominante demeure le recours aux techniques statistiques considérant une population homogène d'individus. Logie, Della Salla, Laiacona, Chalmers et Wynn (1996) montrent notamment que les effets de longueur de mots ou de similarité phonologique ne sont pas observés dans une proportion importante d'individus, bien que ces effets soient considérés comme robustes dans les modèles classiques de la mémoire de travail. De même, à l'aide de la technique statistique du bootstrap de Ribaupierre *et al.* (2003) montrent qu'une proportion importante d'individus ne présente pas d'effet d'amorçage négatif, alors que cet effet reste significatif au niveau du groupe.

## Les neurosciences cognitives

Les neurosciences cognitives du vieillissement ont connu ces dernières années des développements importants (voir Cabeza, Nyberg, & Park, 2004, pour une description de la discipline). Pour cette raison, il est encore prématuré de caractériser la fonction de la variabilité dans ce domaine. On peut toutefois avancer sans trop se tromper que cette discipline, malgré son histoire relativement récente, a remarquablement bien réussi à promouvoir la variabilité comme un concept clé dans la recherche sur le vieillissement.

Les travaux de neuroimagerie fonctionnelle ont démontré que les adultes âgés utilisent des aires cérébrales différentes relativement aux adultes jeunes pour réaliser les mêmes tâches cognitives (voir Cabeza, 2001, pour une revue ; voir aussi Della-Maggiore, Grady, & McIntosh, 2002 ainsi que Park & Gutchess, 2005). Par ailleurs, les mêmes régions peuvent tout aussi bien être sous-activées que sur-activées par rapport à l'activité cérébrale d'individus plus jeunes (voir Logan, Sanders, Snyder, Morris, & Buckner, 2002, pour une discussion de ces alternatives). De plus, les changements d'activité cérébrale ne s'accompagnent pas forcément d'une baisse de la performance cognitive (McIntosh, Sekuler, Penpeci, Rajah, Grady, Sekuler, & Bennett, 1999). Certaines aires du

cortex préfrontal, sollicitées par les adultes jeunes lors de la réalisation de ces tâches, sont recrutées inefficacement par les âgés alors qu'on observe l'activité additionnelle de régions frontales dans l'hémisphère controlatéral. Ces résultats ont été répliqués dans différents domaines cognitifs et décrits en terme de réduction de l'asymétrie hémisphérique (ou bilatéralisation) de l'activité préfrontale (voir Cabeza, 2002). Enfin, les aires préfrontales sont plus recrutées et ces structures présentent des associations plus fortes ou différentes avec d'autres régions corticales et sous-corticales (Cabeza, McIntosh, Tulving, Nyberg, & Grady, 1997 ; Della-Maggiore, Sekuler, Grady, Bennett, Sekuler, & McIntosh, 2000 ; Grady, McIntosh, & Craik, 2005). Plusieurs auteurs attribuent ce phénomène à une réorganisation fonctionnelle, conduisant à la mise en place de réseaux neuronaux différents pour compenser la réduction d'efficacité de ces régions. Cabeza, Anderson, Locantore et McIntosh (2002) sont parvenus à démontrer que les adultes âgés qui présentent un net déficit de mémoire ont tendance à activer les mêmes aires préfrontales latéralisées que les adultes jeunes dans une tâche de mémoire épisodique, alors que les âgés dont la performance est semblable aux adultes jeunes activent les deux hémisphères cérébraux. Ainsi, cette interprétation qui repose sur une fonction compensatoire de l'activité préfrontale bénéficie d'un large soutien dans la littérature en neuroimagerie. Elle a toutefois été opposée à l'hypothèse de dé-différenciation cognitive, cette dernière étant généralement comprise comme un défaut de spécificité des aires préfrontales affectant la performance cognitive.

Il est possible que certains changements observés avec l'âge dans les patrons d'activation cérébrale soient le reflet d'une perte de différenciation (ou dé-différenciation) des représentations mentales (Colcombe, Kramer, Erickson, & Scalf, 2006 ; Grady, 2002 ; Park, Polk, Park, Minear, Savage, & Smith, 2004 ; Persson, Nyberg, Lind, Larsson, Nilsson, Ingvar, & Buckner, 2005). À l'inverse, d'autres modifications, comme l'augmentation de la bilatéralité de l'activité préfrontale, peuvent représenter des changements adaptatifs, autrement dit compensatoires, dans les circuits cérébraux fonctionnels (voir Rajah & D'Esposito, 2005, pour une discussion de ces alternatives) ; le modèle computationnel du bruit neuronal proposé par Li et Lindenberger (1999) n'exige pas de recourir à la notion de compensation. On serait également en droit de se demander si la dé-différenciation et la compensation ne constitueraient pas deux aspects d'un même phénomène, interagissant étroitement sur différents niveaux d'organisation, ce qui les rendraient alors difficilement dissociables l'une de l'autre (Chicherio, 2006). Quelles que soient son origine et sa valeur fonctionnelle (ou adaptative), l'existence de changements liés à

l'âge dans la connectivité fonctionnelle et les patrons d'activation régionale justifie l'intérêt d'étudier la variabilité dans les processus adaptatifs et dégénératifs associés au vieillissement.

## MESURER LA VARIABILITÉ : MISES EN GARDE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE

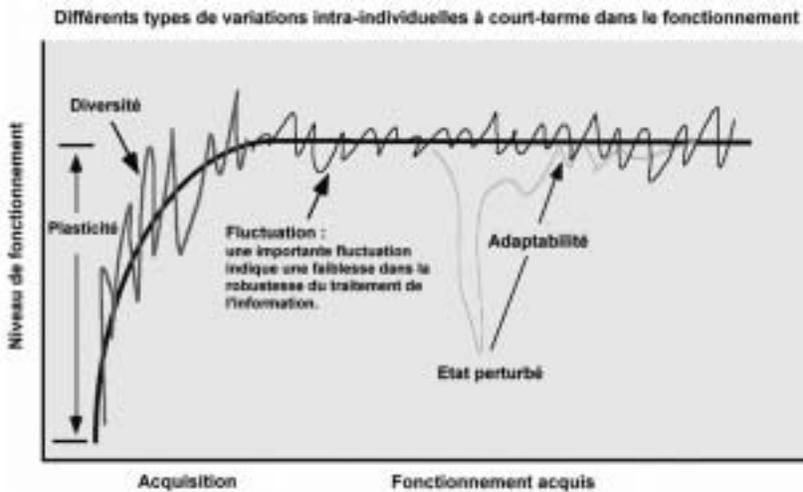
La variabilité inter-individuelle a le plus souvent été examinée au plan statistique de façon descriptive et univariée. En effet, les chercheurs disposent aujourd'hui encore de très peu d'outils pour l'étudier, au-delà de l'écart-type ou des analyses corrélationnelles. Les résultats sont d'ailleurs souvent difficiles à interpréter. Ainsi, Morse (1993) appelle à certaines précautions méthodologiques. Notamment, la plupart des études ne contrôlent pas le niveau moyen de performance, qui tend à covarier avec la variabilité dans la performance (Ghisletta, Lecerf, Atzeni, & de Ribaupierre, 2006 ; voir aussi Van Geert & Van Dijk, 2002). C'est pourquoi certains chercheurs utilisent le coefficient de variation qui correspond à l'écart-type divisé par la moyenne ; cependant, les propriétés psychométriques de cet indice ne sont pas connues. Au sujet des temps de réponse, Rabbitt *et al.* (2001) soulignent la nécessité d'utiliser des indices statistiques reflétant la distribution dans son ensemble plutôt qu'un niveau moyenné. Tandis que les différences entre individus dans les niveaux de performance ont fait l'objet de nombreuses recherches d'orientations différentes tant psychométrique qu'expérimentale, nos connaissances sont bien plus limitées en ce qui concerne la variabilité intra-individuelle.

Les chercheurs qui, au contraire, tentent de mettre en évidence des variations intra-individuelles dans la performance, ou des différences individuelles dans les variations intra-individuelles, distingueront alors la variabilité au travers des épreuves cognitives (ou des situations) de la variabilité au sein d'une épreuve ou d'une situation (voir Nesselroade & Salthouse, 2004). Cette dernière, décrivant les fluctuations transitoires à court terme de la performance, serait représentative du fonctionnement dynamique du système cognitif (Hultsch *et al.*, 2000 ; Lautrey, Mazoyer, & van Geert, 2002 ; Martin & Hofer, 2004 ; Strauss, MacDonald, Hunter, Moll, & Hultsch, 2002). En effet, une certaine variabilité dans la performance revêt un caractère adaptatif pour l'individu, qui doit fournir un effort de régulation pour maintenir la stabilité de son comportement.

Une variabilité plus importante pourrait en revanche refléter des fluctuations dans le fonctionnement de mécanismes neurobiologiques ou physiologiques fragilisés ou déficitaires (Hutchinson & Balota, 2003 ; Lautrey *et al.*, 2002 ; Storms, Dirx, Saerens, & De Deyn, 2003 ; voir Allaire & Marsiske, 2005, pour une opinion divergente ; voir aussi MacDonald *et al.*, 2006, pour une revue). Au-delà de son intérêt intrinsèque, la variabilité intra-individuelle semble représenter une mesure fondamentale dans l'étude du fonctionnement cognitif, en particulier lorsque les ressources cognitives tendent à décliner, comme chez la personne âgée. Molenaar, Huizenga, & Nesselrode (2003) suggèrent qu'une analyse des trajectoires individuelles dépendantes du temps constitue l'unique approche raisonnable pour étudier la variabilité intra-individuelle, contrairement aux approches factorielles classiques. En effet, ces dernières conduisent généralement à des interprétations en termes de variabilité intra-individuelle, alors qu'elles n'abordent que la structure des variations inter-individuelles. Enfin, certains chercheurs tentent de modéliser les temps de réaction de manière plus explicite, en partitionnant notamment les distributions des réponses à l'aide d'analyses ex-gaussiennes (Spieler, Balota, & Faust, 1996, 2000) ou en adoptant des modèles stochastiques (tels que les modèles de diffusion ou plus généralement de marche aléatoire, en anglais « random walk models » ; Ratcliff, Spieler, & McKoon, 2000). Certains travaux s'intéressent enfin à la généralisabilité (ou stabilité) de la variabilité intra-individuelle au travers des situations (ou des différentes évaluations au cours du temps), au moyen de méthodes corrélationnelles ou de techniques factorielles plus sophistiquées comme la modélisation en équations structurales. Le but des chercheurs est d'identifier des dimensions sous-jacentes, que l'on interprétera en termes de processus et dont on testera la généralité et/ou stabilité (Ghisletta, Lecerf, & de Ribaupierre, 2003 ; Lecerf & Ghisletta, 2006).

Le concept de variabilité intra-individuelle a généralement été défini comme relatif à des changements à court-terme, réversibles et représentant un état stable chez un individu. Pour distinguer ce type de variabilité des autres variations intra-individuelles, Li, Huxhold, *et al.* (2004) ont proposé récemment le terme générique de « dynamiques intra-individuelles ». Les auteurs définissent les variations et transformations au cours du temps dans les processus ou la performance d'un individu, produites par des facteurs endogènes (processus neurobiologiques ou cognitifs) et leurs interactions avec des influences contextuelles ou expérientielles. Différents types de variations intra-individuelles sont décrits dans ce cadre conceptuel, adaptatives ou non, se manifestant à des degrés divers de réversibilité et sur différentes échelles de temps. D'une part, il est particulièrement important

de différencier les variations à court-terme réversibles dans le fonctionnement et les changements développementaux relativement permanents au cours du cycle de vie, et d'étudier leurs relations. D'autre part, ce concept ne doit pas se limiter aux variations se produisant au sein d'une fonction spécifique, mais il doit au contraire s'appliquer également aux transformations dans l'organisation de diverses fonctions en interaction. Par ailleurs, le recours aux notions de plasticité, diversité, adaptabilité, fluctuation et couplage temporel aide à préciser les variations intra-individuelles à court-terme dans le fonctionnement (voir la Figure 1 ci-dessous).



**Figure 1.** Distinction entre différents types de variations à court-terme dans le fonctionnement (tiré de Li, Huxhold, & Schmiedek, 2004).

**Figure 1.** Differentiating between subtypes of short-term intraindividual variations in functioning (from Li, Huxhold, & Schmiedek, 2004).

Relativement peu d'études ont abordé les différences d'âge dans la variabilité intra- et inter-individuelle simultanément. On peut mentionner les travaux issus de la « Genevan Life Span Study » examinant la variabilité inter- et intra-individuelle chez les mêmes individus dans des épreuves de vitesse de traitement, d'inhibition et de mémoire de travail (de Ribaupierre *et al.*, 2006). En outre, les chercheurs ont généralement interprété de façon erronée le postulat implicite dans la littérature sur les habiletés intellectuelles selon lequel les structures de covariances fondées sur les différentes individuelles puissent se généraliser aux structures intra-individuelles. Molenaar (sous presse) suggère les structures de varia-

tion intra- et inter-individuelle ne sont équivalentes que si les processus psychologiques sont dit « ergodiques », à savoir que chaque sujet dans la population obéit à une même loi dynamique et que cette loi est indépendante du temps. Les processus développementaux représentent un exemple prototypique de processus non ergodiques, qui violent ces deux lois (voir aussi Molenaar, 2002, 2004). Cela a pour conséquence que la dé-différenciation des habiletés intellectuelles observée au niveau des différences inter-individuelles n'indique pas forcément une dé-différenciation au sein des individus qui composent l'échantillon investigué.

Enfin, l'analyse corrélationalle des données transversales, utilisée classiquement sur différentes habiletés intellectuelles, est affectée par des problèmes méthodologiques qui s'opposent à une évaluation approfondie des changements liés à l'âge. C'est pourquoi d'autres travaux recourent à des plans longitudinaux, en employant soit une même cohorte (dans l'étude BASE) ou diverses cohortes d'âge différents (dans l'étude BETULA ; voir de Frias *et al.*, sous presse) sur de multiples occasions. Ces travaux utilisent des méthodes statistiques analytiques telles que les modèles à multi-niveaux ou des courbes de croissance latente qui permettent d'étudier la trajectoire ou la courbe du changement (ainsi que la covariance des taux de changement de différentes variables). Ghisletta et Lindenberger (2004) ainsi que Lövdén et Lindenberger (2005) distinguent ainsi une forme de dé-différenciation dite statique d'une forme dynamique ; cette dernière représentant un ensemble de sources communes qui dominent de manière croissante le développement des habiletés intellectuelles. La distinction entre ces deux orientations permet de renseigner les théories du vieillissement cognitif sur la généralisabilité des mécanismes biologiques expliquant les changements intra-individuels dans le fonctionnement cognitif à l'âge adulte et au cours du vieillissement.

D'autres perspectives de recherche prometteuses, s'inscrivant dans la discipline des neurosciences développementales, abordent ces questions en intégrant des données empiriques de domaines de fonctionnement différents, notamment comportemental et neuronal, et de divers niveaux d'analyse (voir Lindenberger, Li, Lövdén, & Schmiedek, 2007, pour une description de l'agenda conceptuel établi par le Center for Lifespan Psychology au Max Planck Institute for Human Development à Berlin). Dans une recherche empirique récente (« The 100-Days Study »), Lindenberger et ses collaborateurs examinent les changements dans la performance cognitive des adultes jeunes et âgés, au cours de 100 jours d'entraînement sur de multiples épreuves notamment de vitesse perceptive, mémoire de travail et mémoire épisodique. En analysant les trajectoires individuelles des participants, les chercheurs pourront confronter de manière plus directe les

structures de variation intra- et inter-individuelle. Cette recherche permettra pour la première fois d'examiner systématiquement les différences et similarités entre les structures de covariance mesurées à travers les individus à un moment donné ou à travers les occasions au sein d'un individu. Elle combine en outre des techniques de neuroimagerie structurale et fonctionnelle (IRMf, EEG) à l'analyse des données comportementales. Cette étude fournit en outre la possibilité d'investiguer l'hypothèse de dé-différenciation à différents niveaux d'analyse et devrait permettre de dissocier plus finement les conceptions de compensation et dé-différenciation.

## LA VARIABILITÉ EN TANT QU'AGENT DU CHANGEMENT ONTOGENIQUE

Cet aperçu de la question de la variabilité ne permet de dresser qu'un tableau mixte et hétérogène. Dans la plupart des courants de recherche, la variabilité a typiquement été considérée comme la conséquence d'autres facteurs d'influence. Mais récemment, elle a été de plus en plus reconnue comme un agent potentiel des changements observés à l'âge adulte et au cours du vieillissement dans les capacités intellectuelles. En outre, des efforts ont été fournis pour en restituer une image plus intégrée dépassant les clivages traditionnels : variabilité intra- et inter-individuelle (de Ribaupierre, 1995 ; Lautrey, 1990 ; Li & Lindenberger, 2002 ; Reuchlin, 1978), comportementale et neurophysiologique (Cabeza, 2001), psychométrique et expérimentale (Cronbach, 1957 ; Li, Lindenberger, *et al.*, 2004), ou encore psychométrique et développementale (de Ribaupierre, 1996 ; Lautrey & Caroff, 1992 ; Longeot, 1969 ; Reuchlin, 1978). Le modèle computationnel du bruit neuronal qui va être décrit constitue un effort explicite parmi d'autres dans cette direction.

### Théorie du bruit neuronal et conceptions associées dans le vieillissement comportemental

Quarante ans auparavant, Welford (1965, 1981) a émis l'hypothèse selon laquelle le cerveau vieillissant serait caractérisé par une augmentation du bruit neuronal<sup>2</sup> ; cette dernière serait engendrée par une réduction de la

<sup>2</sup> Dans le système nerveux central, l'information est codée par des changements biochimiques entraînant des variations de l'activité électrique des cellules nerveuses. Une activité neuronale spontanée, par définition aléatoire, non liée à la tâche en cours d'exécution, est cependant présente à tout moment dans le cerveau et caractérise le « bruit » cortical.

force des signaux corticaux provenant des organes perceptifs et des différentes régions cérébrales, et en conséquence par une moindre séparation entre ces signaux portant l'information pertinente et l'activité neuronale spontanée. Les effets de ce bruit au niveau des processus de traitement n'ont toutefois pas été précisés. Indépendamment d'une hypothèse en termes de bruit neuronal et en se focalisant plus particulièrement sur les processus de traitement, Craik (1983) a remarqué que les adultes âgés encodent les informations de manière moins différenciée que les adultes jeunes, engendrant ainsi une moindre discriminabilité des représentations mentales. Un tel résultat a été expliqué par l'auteur en termes de diminution des ressources attentionnelles avec l'âge. Allant dans le même sens, Kinsbourne et Hicks (1978 ; voir aussi Kinsbourne, 1981) ont proposé le principe d'espace cérébral fonctionnel<sup>3</sup> pour comprendre la régulation de l'attention en fonction des contraintes cognitives liées à la tâche à accomplir. Cela signifie que les individus ayant des ressources attentionnelles limitées, comme les adultes âgés, disposeraient d'un espace cérébral fonctionnel restreint.

Dans ces trois formulations, le vieillissement comportemental est associé à certaines formes de dé-différenciation représentationnelle (ou à une moindre distinctivité des états cérébraux). Cependant, les mécanismes probables de cette dé-différenciation représentationnelle ont rarement été spécifiés ; il en va de même des relations entre ces différentes conceptions théoriques.

## Neuromodulation et vieillissement comportemental

Sans se référer directement aux anciennes propositions théoriques, les recherches plus récentes associent le vieillissement comportemental à des changements continus dans le fonctionnement neurochimique. De ce point de vue, les modifications dans les fonctions catécholinergiques (par ex. la réduction de la densité des récepteurs dopaminergiques) ont été identifiées comme un corrélât neurochimique prometteur du vieillissement comportemental (voir Li, Lindenberger, *et al.*, 2001, pour une revue). Premièrement, il existe avec l'avance en âge un patron universel et cohérent d'altération des mécanismes de production, synthèse et capture

---

<sup>3</sup> Selon cette métaphore, le cerveau est représenté par un espace fonctionnel multidimensionnel d'étendue limitée. La taille de cet espace correspond à la somme (ou répertoire total) des états d'activation, distinguables et pertinents du point de vue comportemental, qu'un cerveau peut supporter de manière fiable ; ainsi, cet espace diffère à travers les individus et se modifie avec l'avance en âge. Les similitudes entre tâches cognitives peuvent être redéfinies en termes du degré de superposition des états d'activation dans cet espace fonctionnel cérébral. Lorsque deux tâches sont réalisées simultanément, l'interférence entre activités sera d'autant plus forte que les aires cérébrales et réseaux fonctionnels associés responsables de leur traitement sont proches les uns des autres.

de la dopamine dans diverses régions du cerveau. Deuxièmement, les différences d'âge dans le comportement sont en grande partie attribuées à un dysfonctionnement du cortex préfrontal (Raz, 2000). Or, les voies dopaminergiques liées à cette région corticale servent d'une part à activer et maintenir des représentations mentales en l'absence d'indices environnementaux, d'autre part à diriger l'attention vers les stimuli et les actions pertinentes par rapport au but poursuivi ainsi sur les conséquences de ces actions (Arnsten, 1998 ; Durstewitz, Kelc, & Güntürkün, 1999 ; Miller & Cohen, 2001). Troisièmement, des données expérimentales reposant sur des modèles animaux ont mis en évidence de façon plus directe la signification fonctionnelle de la densité des récepteurs dopaminergiques. Notamment, diverses études ont obtenu des corrélations élevées entre des indices de performance cognitive et la densité des récepteurs dopaminergiques chez l'humain (Erixon-Lindroth, Farde, Wahlin, Sovago, Halldin, & Bäckman, 2005 ; Inoue, Suhara, Sudo, Okubo, Yasuno, Kishimoto, Yoshikawa, & Tanada, 2001 ; Kaasinen, Vilkmán, Hietala, Nagren, Helenius, Olsson, Farde, & Rinne, 2000). Pris dans leur ensemble, ces résultats suggèrent que la dégradation des systèmes de neuromodulation est associée au plan comportemental à la diminution des performances cognitives avec l'âge ; ces relations devant toutefois être clarifiées.

## Bruit neuronal et vieillissement cérébral : Une théorie computationnelle de la neuromodulation dopaminergique

Ces travaux empiriques ont été complétés par une approche plus conceptuelle, à savoir la formalisation connexionniste, utilisée depuis quelques années par Li et Lindenberger (1999) pour simuler les effets des changements liés à l'âge dans la neuromodulation dopaminergique sur le comportement. Les auteurs s'étaient fixés comme objectif initial de démontrer, à l'aide d'une série de simulations, qu'une grande partie des phénomènes centraux du vieillissement cognitif (voir Lemaire & Bherer, 2005, pour une description de ces phénomènes) peuvent être simulés en modifiant un seul paramètre dans les réseaux de neurones formels. Les chercheurs poursuivaient également l'objectif de donner une signification biologique au paramètre en question qu'ils modifiaient. De cette façon, ils pourraient combiner les propositions plus anciennes sur la dé-différenciation représentationnelle avec des données neurochimiques récentes relatives aux modifications des systèmes de neuromodulation chez

l'adulte. C'est ainsi qu'ils ont suggéré que ce paramètre critique, à savoir le paramètre de gain des réseaux (ou  $G$ ), correspond à la modulation de la transmission de l'information par les neurotransmetteurs dopaminergiques. Plus précisément, les variations du paramètre  $G$  ont été utilisées pour étudier les effets de la dégradation des systèmes dopaminergiques sur le traitement du signal et le comportement des réseaux. Comme le montrent les résultats des simulations qui seront décrites dans cet article, les réseaux de neurones reproduisent fidèlement les données comportementales rapportées dans la littérature (Li & Lindenberger, 1999 ; Li, Lindenberger, *et al.*, 2001 ; Li *et al.*, 2000).

Le principe général de ces simulations consiste à implémenter plusieurs réseaux constitués de cellules élémentaires (ou neurones formels) disposées en couches interconnectées qui « travaillent » à une tâche donnée. L'information qui circule au sein d'un réseau d'une couche à l'autre est codée sous la forme de patrons d'activation. L'activation d'une cellule (ou neurone) de ce réseau dépend de sa capacité à réagir à une stimulation ; autrement dit, de l'intensité avec laquelle la cellule est stimulée et de son niveau d'activation de base (ou biais de réponse). Ces deux paramètres sont modulés par un troisième paramètre  $G$  qui règle le gain de la fonction d'activation, à savoir la valeur du signal qui vient modifier l'activation de la cellule. Ce paramètre est censé capturer le rôle modulateur des neurotransmetteurs. Dans toutes les simulations computationnelles utilisées pour implémenter la théorie de la neuromodulation, la seule différence entre les réseaux de neurones représentant des groupes d'âge différents porte sur la valeur moyenne du gain<sup>4</sup> ; l'architecture des réseaux et tous les autres paramètres (notamment, l'intensité de la stimulation et le biais de réponse) étant identiques par ailleurs. À la différence des travaux précédents qui recouraient à un gain fixe (voir Servan-Schreiber, Printz, & Cohen, 1990), les données empiriques sur les fluctuations naturelles de la disponibilité des neurotransmetteurs ont été simulées en échantillonnant de manière aléatoire le gain selon une distribution uniforme à chaque étape de traitement. Comme conséquence la plus immédiate et la plus fondamentale des différences de valeur du gain sur le comportement des réseaux « jeunes » et « âgés », la diminution du paramètre  $G$  aplatit la forme sigmoïde de la fonction d'activation, ce qui entraîne à la fois des diminutions quantitatives de la valeur totale de l'activation et de l'augmentation relative de la part de la composante stochastique. En d'autres termes, des valeurs  $G$  plus basses (s'échantillonnant

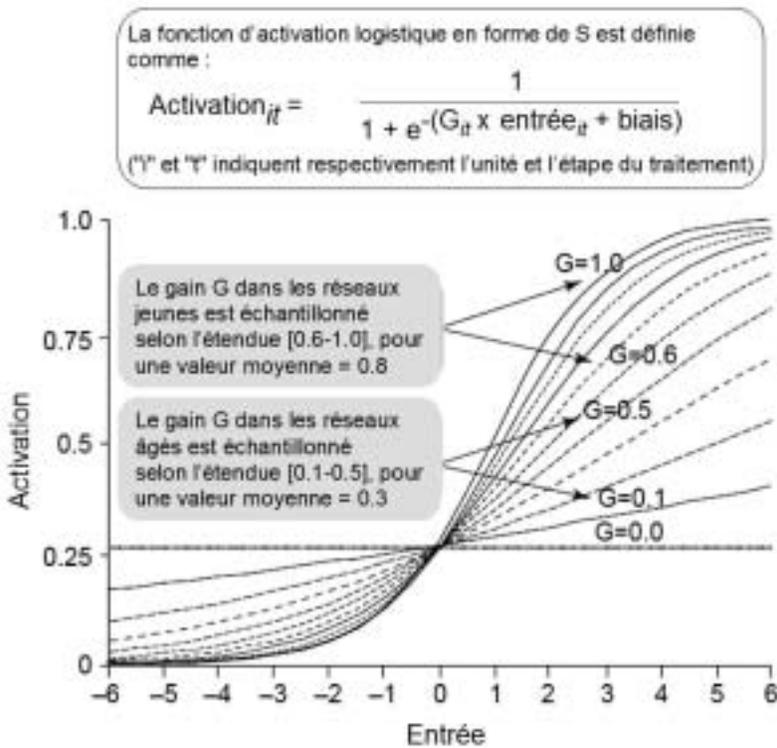
---

<sup>4</sup> Dans ce cadre, une valeur élevée de  $G$  est censée représenter un système « jeune » au sein duquel la transmission dopaminergique est efficiente, alors qu'une valeur faible évoque un système « âgé » produisant moins de dopamine et ayant perdu bon nombre de ses récepteurs à la dopamine.

de 0.1 à 0.5 pour un réseau « âgé ») produisent une distribution plus plate de la fonction d'activation que des valeurs élevées (s'étendant de 0.6 à 1.0 pour un réseau « jeune »), de telle façon que les unités du réseau répondent de moins en moins. Cette évolution de l'activation montre que les réseaux « âgés » sont moins sensibles aux variations de la stimulation et du paramètre  $G$ . Au contraire, la courbe d'activation dans les réseaux « jeunes » augmente plus vite en fonction de la stimulation et atteint le maximum (asymptotique) d'activation avant les réseaux « âgés ». Pourtant l'étendue et la distribution des paramètres de gain ainsi que toutes les autres caractéristiques des réseaux sont identiques. En outre, la diminution du gain accroît la variabilité de la réponse d'une même unité au cours du temps pour un signal d'entrée identique. Cette augmentation de variabilité stochastique au niveau des unités du réseau altère drastiquement l'espace des états possibles de ce dernier. Cela a pour conséquence que le réseau devient alors moins capable de faire correspondre les différents niveaux du signal d'entrée avec des patrons d'activations (ou états du réseau) distincts. Les représentations internes sont bien moins discriminables dans les réseaux « âgés ».

### Les conséquences de la diminution du gain stochastique : Simulation des phénomènes du vieillissement comportemental

En partant de ce constat, un grand nombre de tâches cognitives ont été simulées. Les comportements des réseaux de neurones associés à chaque groupe d'âge ont ensuite été confrontés aux données empiriques correspondantes pour chacune des épreuves. Ainsi, les comparaisons effectuées entre des réseaux dont le gain est élevé (simulant des réseaux « jeunes ») et ceux dont le gain est faible (simulant des réseaux « âgés ») révèlent des similarités frappantes avec les comparaisons effectuées entre groupes d'individus jeunes et plus âgés sur le plan comportemental. D'une part, les performances des réseaux « âgés » en mémoire épisodique (taux de rappel de listes de paires de mots) sont inférieures à celles des réseaux « jeunes » et ce, à toutes les étapes de l'apprentissage. Les réseaux « jeunes » atteignent leurs performances maximales (ou asymptotiques) avant les réseaux « âgés », ce qui suggère qu'ils apprennent non seulement plus d'informations, mais que celles-ci sont plus vite apprises. D'autre part, les réseaux « âgés » présentent un plus grand nombre d'interférences proactives (c'est-à-dire un effet interférent plus important des listes de paires de mots précédemment apprises sur l'apprentissage de nouvelles



**Figure 2.** Fonction d'activation sigmoïde (ou logistique en forme de S) associant l'intensité de la stimulation à l'entrée de la cellule à son état d'activation de sortie pour différentes valeurs de gain G (adapté de Li, Lindenberger, & Frensch, 2000).

**Figure 2.** The S-shaped logistic activation function relating the strength of an input signal to a neuron's firing rate at different values of the gain parameter (adapted from Li, Lindenberger, & Frensch, 2000).

listes). En effet, le nombre d'essais nécessaires à l'apprentissage de paires de mots est plus élevé pour les réseaux « âgés ». Cette différence entre réseaux « jeunes » et « âgés » est d'autant plus importante que les listes de paires de mots sont dites de forte interférence ; les listes de faible ou forte interférence étant distinguées sur la base de la durée de l'apprentissage initial. Enfin, après entraînement des réseaux à l'apprentissage de listes de

paires de mots de tailles différentes, les différences d'âge se révèlent être plus importantes pour la liste la plus complexe, à savoir la plus longue. Ce résultat correspond à une interaction ordonnée entre la complexité de l'épreuve et l'âge, une donnée fréquemment observée dans le vieillissement cognitif. Les simulations conduites par les chercheurs ont également mis évidence des différences intra-individuelles (ou intra-réseaux) et inter-individuelles (ou inter-réseaux au sein d'un groupe) plus importantes dans les réseaux « âgés », ainsi que des inter-corrélations entre épreuves plus élevées (voir Li *et al.*, 2000).

La modification du seul paramètre G dans les réseaux neuronaux induit une augmentation de la variabilité stochastique (ou du bruit neuronal) et une diminution de la discriminabilité des patrons d'activation (ou de la distinctivité corticale). La réduction de G permet de reproduire de manière fidèle trois aspects centraux du vieillissement cognitif : des diminutions du niveau moyen de performance ainsi que des augmentations de la variance et de la covariance entre les performances. Cette chaîne d'événements correspond bel et bien aux données empiriques transversales obtenues dans la « Berlin Aging Study » (Baltes & Lindenberger, 1997 ; Lindenberger & Baltes, 1997). Qui plus est, ces simulations, en accord avec les données empiriques, soutiennent l'idée selon laquelle l'accroissement de la variabilité intra- et inter-individuelle est un fait fondamental du vieillissement.

## Les extensions récentes de la théorie de la neuromodulation et sa validation

Plus récemment, la théorie de la neuromodulation a été étendue à la simulation de quatre autres phénomènes du vieillissement neuronal et comportemental. Il s'agit au plan neuronal de la différenciation des représentations internes et des voies de traitement. Au plan comportemental, il s'agit d'une part du déclin disproportionné avec l'âge du processus de binding (ou liage perceptif) associatif et d'autre part de l'efficacité réduite de la résonance stochastique<sup>5</sup>, lorsque celle-ci est associée à un besoin accru de bruit externe. Le Tableau I ci-dessous résume les phénomènes du vieillissement qui ont été simulés jusqu'à présent par les auteurs et inclut les principales extensions plus récentes.

*Diminution de la différenciation des représentations internes.* Cette première extension du modèle sert d'évaluation supplémentaire de la viabilité de la théorie de la neuromodulation. Elle se réfère à la notion

<sup>5</sup> Ce phénomène traduit l'amélioration de la réponse à des signaux de faible intensité ou de médiocre qualité par le biais du bruit.

**Tableau I.** Liste des phénomènes simulés mettant en relation la neuromodulation au vieillissement cognitif (tiré de Li, Lindenberger, & Sikström, 2001).

**Table I.** List of simulated phenomena relating neuromodulation to cognitive aging (adapted from Li, Lindenberger, & Sikström, 2001).

<b>Vieillesse neuronale</b>
<p><b>Augmentation de la variabilité stochastique</b> (diminution de la fidélité du traitement de l'activation neuronale en sortie)</p> <p><i>Diminution de la différenciation des représentations internes</i> (dé-différenciation des patrons d'activation des réseaux neuronaux au niveau global)</p> <p><i>Diminution de la différenciation des voies de traitement</i> (dé-différenciation des réseaux neuronaux au niveau des modules de traitement)</p>
<b>Vieillesse comportementale</b>
<p><b>Augmentation des fluctuations dans la performance</b></p> <p><b>Diminution des niveaux moyens de performance</b> (par ex. apprentissage de listes de mots et discrimination catégorielle)</p> <p><b>Augmentation des différences inter-individuelles dans la performance</b></p> <p><b>Augmentation de la covariance entre épreuves au travers des individus</b> (dé-différenciation au niveau inter-individuel de l'analyse)</p> <p><b>Accroissement des déficits liés à l'âge dans les épreuves plus complexes</b> (par ex. interactions ordonnées entre l'âge et la complexité des épreuves lors de l'apprentissage de listes de 5 ou 8 mots)</p> <p><b>Accroissement de l'interférence proactive</b> (par ex. apprentissage de listes de mots dans le paradigme de type A-B, A-C)</p> <p><b>Abaissement du niveau maximal de performance</b> (par ex. atteinte d'un plan asymptotique de performances différent selon l'âge lors de l'apprentissage de liste de mots)</p> <p><i>Déclin disproportionné lié à l'âge dans l'apprentissage associatif</i></p> <p><i>Baisse d'efficacité de la résonance stochastique et besoin accru de bruit externe</i></p>

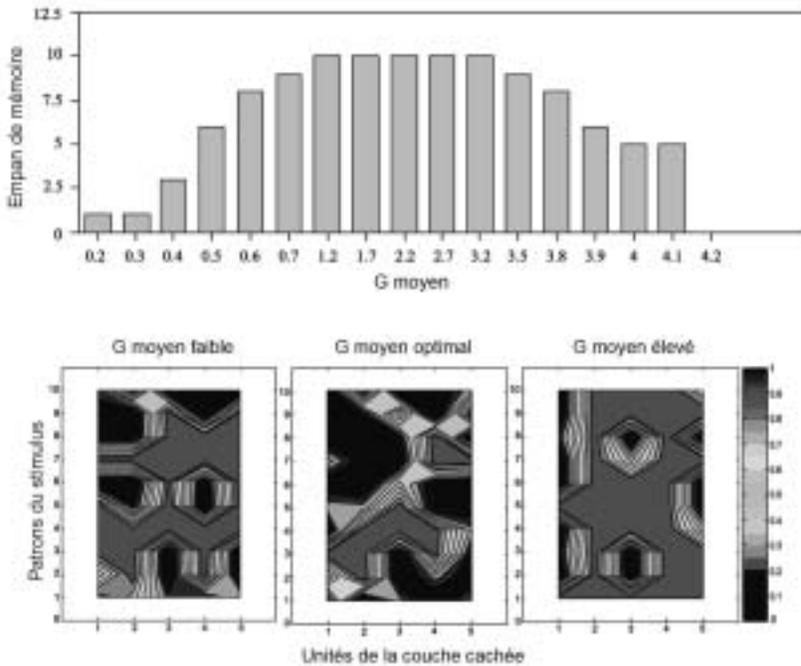
Note : Les phénomènes mentionnés en italique se réfèrent aux extensions plus récentes du modèle, qui sont décrites plus en détails dans l'article.

d'excès d'activité dopaminergique. La plupart des chercheurs se sont centrés sur les effets délétères d'une atténuation de l'activité neuromodulatrice. Toutefois, les découvertes empiriques récentes indiquent qu'un niveau élevé, à l'excès, de stimulation du récepteur dopaminergique D1 est également nocif pour le fonctionnement de la mémoire de travail et des fonctions exécutives associées (voir Mattay, Goldberg, Fera, Hariri, Tessitore, Egan, Kolachana, Callicott, & Weinberger, 2003). La transmission dopaminergique peut ainsi être caractérisée par une courbe en forme d'un U inversé représentant la dose en fonction de la performance, et traduisant le fait que la mémoire de travail est négativement affectée par trop ou trop peu d'activité dopaminergique. Il s'agissait par conséquent pour Li et collaborateurs de déterminer si la théorie de la neuromodulation est capable de rendre compte de cette relation en forme de U inversé. Dans une série de simulations connexionnistes, Li et Sikström (2002) ont exploré les effets de la variation du degré de neuromodulation sur la discriminabilité des représentations internes et sur la capacité de mémoire de travail. Pour simuler une grande diversité des degrés de modulation dopaminergique, les chercheurs ont manipulé le gain moyen au sein d'une large étendue de valeurs possibles. C'est ainsi qu'ils ont pu démontrer que l'empan de mémoire des réseaux suit bel et bien la courbe en U inversé prédite (voir Figure 3a). Cela signifie que l'empan de mémoire des réseaux est réduit lorsque la valeur du gain moyen est faible, mais qu'il est également réduit lorsque le gain moyen est très élevé, simulant de cette façon une modulation dopaminergique excessive. Les auteurs ont également observé qu'un empan de mémoire réduit est associé à des représentations internes moins bien discriminées (voir Figure 3b). Lorsque le gain moyen est très faible ou très élevé, plus d'unités sont simultanément activées dans le codage de stimuli différents. Cette observation est en accord avec les études récentes portant sur des interventions pharmacologiques chez l'humain.

*Diminution de la différenciation des voies de traitement.* Le second exemple aborde la notion de dé-différenciation associée à l'âge avancé. La question cruciale porte sur la manière dont un déficit de modulation dopaminergique affecte les interactions entre des multiples modules de traitement. Li et Sikström (2002) ont recouru à une structure similaire au modèle connexionniste élaboré par Cohen, Servan-Schreiber et McClelland (1992). En appliquant des voies de traitement distinctes pour la mémoire de travail verbale et spatiale, les chercheurs ont pu montrer qu'une réduction du gain moyen, en dessous d'un seuil optimal, provoque une superposition de l'activation entre modules. Ainsi, dans un réseau « jeune » présentant un gain moyen optimal, les patrons de stimu-

lation représentant les items verbaux activent uniquement les unités cachées associées au module de traitement verbal, alors que les patrons spatiaux activent uniquement les unités associées au traitement spatial. Au contraire, dans un réseau « âgé », la plupart des unités du module verbal autant que celui spatial sont actives lors du traitement des items verbaux ou spatiaux. Les processus destinés à des modules différents sont donc activés simultanément lorsque le gain est réduit. Ce résultat indique la possibilité que des patrons d'activité cérébrale plus diffus et moins spécifiques à la tâche conduisent à une dé-différenciation fonctionnelle comme processus inhérent au vieillissement, plutôt qu'à une compensation fonctionnelle. Sur le plan neuronal, la manipulation du gain dans les simulations rend compte de la « contraction de l'espace cérébral fonctionnel » imaginé par Kinsbourne (1981). Bien évidemment, la modélisation de l'architecture précise et de la neurochimie de ces changements va au-delà de l'objectif du cadre neurocomputationnel actuel (voir Durstewitz *et al.*, 1999).

*Déficit lié à l'âge du processus de binding (ou liage perceptif) associatif.* Le troisième exemple traite des effets probables d'un déficit de modulation dopaminergique sur la mémoire associative de l'adulte âgé. Par rapport aux adultes jeunes, les personnes âgées sont particulièrement défavorisées dans des tâches de mémoire épisodique qui requièrent la mise ensemble de composants distincts en épisodes intégrés. Il s'agit notamment de tâches cognitives exigeant un liage perceptif (ou binding) de l'item à son contexte ainsi qu'entre deux ou plusieurs items. Ce déficit de binding dit associatif a été attribué à des changements dégénératifs dans les circuits fronto-hippocampiques, sans jamais avoir été formellement associé à une altération de la neuromodulation impliquant ce circuit. Li, Naveh-Benjamin et Lindenberger (2005) ont tenté de simuler ce déficit de binding associatif en reprenant une expérience réalisée auparavant par un des auteurs. Dans le paradigme utilisé par Naveh-Benjamin (2000), des paires de mots non reliés entre eux sont présentées aux participants qui doivent étudier, durant la phase d'apprentissage, chaque paire, soit comme deux mots distincts soit en tant que paire de mots. Des tests de reconnaissance sont ensuite administrés : le test associatif implique une distinction entre les paires de mots cibles étudiées et des paires formées par la recombinaison de mots issus des paires étudiées (mémoire associative) ; le test portant sur les mots implique la distinction entre des mots cibles étudiés et des mots non étudiés (mémoire de l'item). Les résultats montrent que les adultes âgés obtiennent une performance inférieure à celle des adultes jeunes sur chacun des tests. Cependant, la diminution observée chez les âgés est plus marquée pour le



**Figure 3.** Simulation de la neuromodulation optimale. (a) Relation entre la performance du réseau et le paramètre de gain ; (b) degrés de discriminabilité des représentations internes des unités (tiré de Li & Sikström, 2002). À noter que la modulation dopaminergique excessive est implémentée par une valeur moyenne de gain  $G$  de 4.0, échantillonné selon une étendue comparable au gain  $G$  de 0.4 qui correspond à une neuromodulation déficiente utilisée dans les simulations précédentes.

**Figure 3.** Simulation of optimal neuromodulation. (a) Relationship between network's performance and the gain parameter ; (b) levels of distinctiveness in the units' internal representations (adapted from de Li & Sikström, 2002). Note that the excessive dopaminergic modulation has been implemented by a mean  $G$  value of 4.0, sampled from a comparable range as for a mean  $G$  value of 0.4 which corresponds to the deficient neuromodulation in previous simulations.

test associatif que pour le test concernant l'item, et lorsque les associations entre les paires de mots ont été mémorisées intentionnellement. Pour simuler le déficit lié à l'âge du processus de binding associatif, Li et collaborateurs ont donc élaboré un réseau de neurones possédant des voies parallèles de traitement des traits de chaque item d'une paire et des

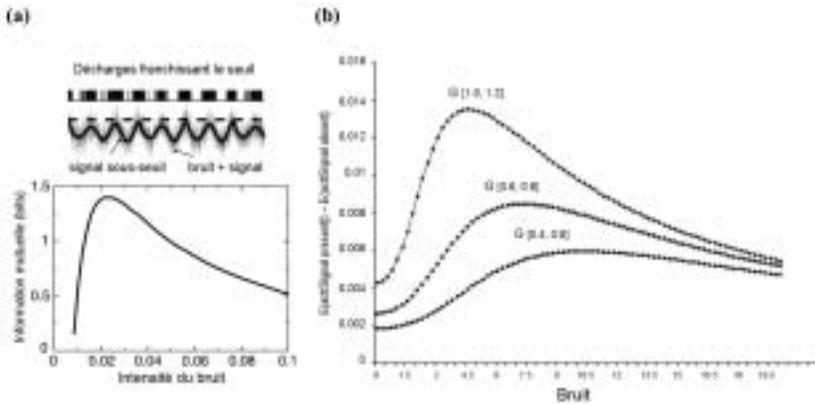
associations entre ces items. Les résultats de ces simulations reproduisent avec succès le patron qualitatif observé par Naveh-Benjamin (2000). Ainsi, sans d'autres hypothèses et sans d'autres différences entre réseaux « jeunes » et « âgés », l'information de nature associative est plus fortement influencée par la neuromodulation déficitaire que l'information spécifique à l'item.

*Résonance stochastique.* Le quatrième et dernier exemple d'extension de la théorie de la neuromodulation se rapporte au phénomène de résonance stochastique. Celui-ci traduit l'amélioration de la réponse à des signaux de faible intensité ou de médiocre qualité par le biais du bruit. Le cas le plus simple de résonance stochastique décrit un système qui est représenté par un seuil, désigné par une ligne droite, un signal sinusoïdal inférieur au seuil et un bruit gaussien surajouté (voir la Figure 4a). Sans ce bruit, le signal ne franchit pas le seuil, mais avec une certaine quantité de bruit, le système devient alors capable de détecter le signal de manière optimale. Avec trop peu de bruit, le seuil ne serait jamais atteint, indépendamment de la présence ou non du signal. En revanche, la discrimination est à nouveau rendue impossible avec trop de bruit, parce que le seuil est dépassé en l'absence même du signal. Ce phénomène a été étudié dans une large variété de domaines et opère dans de nombreux systèmes biologiques et physiques (Collins, Chow, & Imhoff, 1995 ; voir aussi Wiesenfeld & Moss, 1995, pour une synthèse). Par exemple, dans des systèmes de traitement de l'information sensorielle, la résonance stochastique augmente la réponse en phase, favorisant la synchronisation de l'activité neuronale. Chez les humains, un niveau optimal de bruit ajouté de manière externe à des signaux affaiblis peut améliorer la détection sensorielle tactile, le contrôle de l'équilibre et la perception visuelle (voir Moss, War, & Sannita, 2004, pour une revue). Diverses études récentes apportent les premières évidences empiriques de l'existence de la résonance stochastique induite par du bruit externe dans des systèmes neurocognitifs vieillissants, en particulier dans le domaine de la sensibilité tactile et de contrôle de l'équilibre (Gravelle, Laughton, Dhruv, Katdare, Niemi, Lipsitz, & Collins, 2002 ; Liu, Lipsitz, Montero-Odasso, Bean, Kerrigan, & Collins, 2002 ; Priplata, Niemi, Harry, Lipsitz, & Collins, 2003). Outre le bruit externe, le bruit stochastique est présent de manière inhérente aux divers composants des neurones, telles que les synapses qui sont centrales pour la neurotransmission. Les processus cognitifs, moteurs et sensoriels entraînent des échanges constants entre l'activité neuronale et les stimulations externes. Par conséquent, des interactions entre bruit interne et externe sont inévitables. Nos connaissances actuelles restent toutefois limitées en ce qui concerne la manière dont le bruit

externe et l'augmentation avec l'âge du bruit neuronal endogène interagissent pour moduler l'effet général de résonance stochastique.

Li, von Oertzen et Lindenberger (2006) ont abordé la question de l'influence de la dégradation de la modulation dopaminergique sur la résonance stochastique. Les auteurs ont imaginé un modèle de réglage du paramètre de gain stochastique dans la fonction d'activation des réseaux de neurones. Ce modèle vise à capturer les interactions entre l'augmentation du bruit neuronal endogène liée à l'âge (attribuée à la dégradation des processus intrinsèques de neuromodulation) et la résonance stochastique (induite par le bruit externe faisant partie des stimulations environnementales). Dans ce cadre, la manipulation du gain stochastique, en recourant à un gain soit plus élevé soit plus faible, permet de simuler les différences d'efficacité du mécanisme de contrôle endogène du gain entre des réseaux « jeunes » et « âgés ». Les auteurs ont recouru à un réseau de neurones à plusieurs couches pour simuler la détection sensorielle dans des paradigmes analogues aux expériences empiriques précédentes.

Les résultats des simulations montrent que le phénomène de résonance stochastique dépend de l'interaction entre le réglage du bruit externe et le niveau de régulation interne du gain. Premièrement, les réseaux dont le gain endogène est atténué, comparés aux réseaux possédant un réglage optimal du gain, manifestent également un effet général de résonance stochastique. Deuxièmement, l'amplitude de cet effet est plus faible dans les réseaux à gain réduit, et le pic d'amplitude est décalé vers des degrés plus élevés de bruit externe (voir la Figure 4b). Ces découvertes indiquent que l'augmentation du bruit interne dans les réseaux, à gain réduit, diminue la capacité du bruit externe à produire la résonance stochastique. En d'autres termes, les adultes âgés, qui présentent un système neurocognitif plus « bruité », ont besoin de plus de bruit externe pour que la transmission de l'information puisse profiter de la résonance stochastique. Une telle prédiction, contre-intuitive d'une certaine façon, a été confirmée récemment et indépendamment dans une étude empirique sur le vieillissement et la sensibilité vibrotactile (Wells, Ward, Chua, & Timothy Inglis, 2006).



**Figure 4.** Résonance stochastique. (a) Augmentation du bruit dans l'information au sein d'un système à seuil (tiré de Moss, Ward, & Sannita, 2004) ; (b) simulation de la précision de la détection du signal en fonction du bruit externe pour différentes valeurs du gain  $G$  (tiré de Li, von Oertzen, & Lindenberger, 2006).

**Figure 4.** Stochastic resonance. (a) Noise-enhanced information in a threshold system ; (b) simulation of the detection accuracy as a function of external noise for different levels of  $G$  (from Li, von Oertzen, & Lindenberger, 2006).

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Dans cet article, nous avons présenté une revue critique de la variabilité comportementale dans la recherche sur le vieillissement, en discutant son statut conceptuel, les limites méthodologiques de son étude ainsi que les développements futurs. Nous avons souligné l'émergence d'un intérêt grandissant pour considérer la variabilité en tant qu'agent du changement ontogénétique à l'âge adulte et au cours du vieillissement. Dans ce cadre, les modèles computationnels, comme la théorie de la neuromodulation qui a été décrite, permettent d'établir des relations entre des données provenant de courants de recherches distincts. Certains des phénomènes ont été étudiés en psychométrie, d'autres ont été investigués en psychologie cognitive expérimentale ou dans le domaine de l'expertise et de l'apprentissage et d'autres, enfin, ont été abordés en neurosciences cognitives. Nous avons mis l'accent sur le caractère polyvalent de la variabilité. L'atténuation du paramètre de gain stochastique dans les réseaux de

neurones, qui est censé capturer la dégradation de la modulation dopaminergique, entraîne une cascade d'événements des niveaux neurochimiques aux niveaux les plus intégrés cognitif et comportemental : augmentation du bruit neuronal, diminution de la distinctivité corticale, diminution de la transmission neuronale, réduction des capacités de traitement de l'information et diminution des performances cognitives. Le modèle computationnel du bruit neuronal intègre donc des informations provenant de différents niveaux d'analyse. Ces diverses sources de variabilité seraient en outre inhérentes aux processus à l'œuvre dans tout système naturel dynamique auto-organisé, tel que celui qui gouverne les relations cerveau-comportement. Dans ce contexte, les liens émergeant des niveaux neurobiologique et comportemental devraient être envisagés à travers des mécanismes continus et bidirectionnels de régulation se structurant de manière récursive. Nous souhaitons insister sur le fait que le rôle de la variabilité en tant qu'agent du changement n'est pas toujours délétère et peut revêtir un caractère adaptatif pour l'individu. La variabilité agit souvent sur le plan comportemental comme un moteur du développement des habiletés au cours de la maturation et des apprentissages spécifiques. Différentes fonctions des variations intra-individuelles dans la performance ont été distinguées, certaines adaptatives d'autres pas. Ainsi, la fonction, la valence et la signification de la variabilité varient d'un contexte à l'autre et deviennent elles-mêmes des variables à part entière (voir Lövdén *et al.*, 2007).

Les modèles formels aident à définir ces contextes avec plus de précision. Ils fournissent un cadre conceptuel qui favorise une approche unifiée du développement. Ils permettent de formuler des questions théoriques, de développer des outils méthodologiques ainsi que de guider de nouvelles recherches empiriques. Cette démarche prometteuse peut être aisément illustrée par les récents travaux empiriques menés par Lindenberger *et al.* (2007) au Center for Lifespan Psychology à Berlin qui, d'une part, abordent directement le principe de non ergodicité des processus psychologiques (« The 100-Days Study », étude décrite dans cet article) et, d'autre part, examinent les relations entre dopamine, vieillissement et cognition dans l'étude (voir aussi l'étude « The Neuromodulation of Neurocognitive Dynamics Study »). Ces études fournissent la possibilité d'investiguer l'hypothèse de dé-différenciation à différents niveaux d'analyse et devraient permettre de dissocier plus finement les notions de compensation et dé-différenciation. En outre, les extensions récentes du modèle du bruit neuronal apportent un cadre intégratif permettant de relier le déclin neurobiologique associé à l'âge avec le phénomène de résonance stochastique, qui est considéré comme un mécanisme fondamental

observé naturellement dans les systèmes dynamiques auto-organisés. Depuis plusieurs années, des travaux tant théoriques qu'expérimentaux s'accordent pour considérer que ce phénomène capture bien les mécanismes récurifs de régulation entre cerveau et comportement. D'une part, les simulations présentées dans cet article ont montré que la détermination de la proportion optimale du bruit neuronal externe induisant l'effet de résonance stochastique résulte des propriétés du réglage du gain stochastique interne au système. D'autre part, des travaux suggèrent que l'activité électro-encéphalographique spontanée puisse refléter les interactions neuronales et les changements dans les états cérébraux fonctionnels, et des niveaux intermédiaires d'activité faciliteraient la transmission de l'information corticale à travers la résonance stochastique. Les oscillations spontanées produites par le cerveau peuvent être caractérisées par des séries temporelles à long terme qui suivent la loi  $1/f$  et conduiraient celui-ci naturellement vers un état critique stable. La résonance stochastique fournirait un état oscillatoire optimal au cerveau lui permettant de générer, maintenir et manipuler une représentation mentale unifiée et cohérente. Grâce aux concepts de résonance stochastique et de criticalité auto-organisée, il devient dès lors possible d'examiner les changements avec l'âge au cours du vieillissement dans les interactions dynamiques au sein des données électro-encéphalographiques et à différents niveaux d'organisation fonctionnelle. De tels travaux permettraient de désambiguïser le rôle fonctionnel de la réorganisation cérébrale discutée dans la littérature et d'apporter une compréhension plus dynamique des bases neuronales de la dé-différenciation. Outre le fait de favoriser une théorisation unifiée du vieillissement, ces développements récents concernant la résonance stochastique sont associés à des applications cliniques pour les personnes âgées (en permettant notamment à ceux-ci d'améliorer leur équilibre et sensibilité). Dans ce cadre conceptuel, les chercheurs envisagent la manière dont l'individu âgé peut exploiter les mécanismes de compensation et rester autonome le plus longtemps possible.

Plus que jamais, l'individu en développement retrouve sa place au centre de l'étude du vieillissement ; il représente ainsi le système d'analyse et d'explication privilégié (voir Molenaar, 2004, pour un manifeste de cette approche). Cela nécessite cependant une réorientation conceptuelle et méthodologique qui constitue un important défi pour tous les chercheurs spécialisés dans le vieillissement.

## BIBLIOGRAPHIE

- Allaire, J.-C., & Marsiske, M. (2005). Intraindividual variability may not always indicate vulnerability in elders' cognitive performance. *Psychology and Aging, 20*, 390-401.
- Allen, P.A., Weber, T.A., & May, N. (1993). Age differences in letter and color matching: Selective attention or internal noise? *Journal of Gerontology: Psychological Sciences, 48*, 69-77.
- Arnsten, A.F.T. (1998). Catecholamine modulation of prefrontal cortical cognitive function. *Trends in Cognitive Sciences, 2*, 437-447.
- Bäckman, L., Nyberg, L., Lindenberger, U., Li, S.C., & Farde, L. (2006). The correlative triad among aging, dopamine, and cognition: Current status and future prospects. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 30*, 791-807.
- Balota, D.A., Duchek, J.-M., & Logan, J.-M. (sous presse). Is expanded retrieval practice a superior form of spaced retrieval? A critical review of the extent literature. In J.-S. Nairne (Ed.), *The foundations of remembering: Essays in honor of Henry L. Roediger III* (pp. 83-105). New York: Psychology Press.
- Baltes, P.B. (1987). Theoretical propositions of life-span developmental psychology: On the dynamics between growth and decline. *Developmental Psychology, 23*, 611-626.
- Baltes, P.B. (1997). On the incomplete architecture of human ontogeny: Selection, optimization, and compensation as foundation of developmental theory. *American Psychologist, 52*, 366-380.
- Baltes, P.B., & Lindenberger, U. (1997). Emergence of a powerful connection between sensory and cognitive functions across the adult life span: A new window to the study of cognitive aging? *Psychology and Aging, 12*, 12-21.
- Baltes, P.B., Reese, H.W., & Nesselroade, J.R. (1988). *Life-span developmental psychology: Introduction to research methods*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Cabeza, R. (2001). Functional neuroimaging of cognitive aging. In R. Cabeza & A. Kingstone (Eds.), *Handbook of functional neuroimaging of cognition* (pp. 331-377). Cambridge: MIT Press.
- Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry reduction in old adults: The HAROLD model. *Psychology and Aging, 17*, 85-100.
- Cabeza, R., Anderson, N.D., Locantore, J.K., & McIntosh, A.R. (2002). Aging gracefully: Compensatory brain activity in high-performing older adults. *Neuroimage, 17*, 1394-1402.
- Cabeza, R., McIntosh, A.R., Tulving, E., Nyberg, L., & Grady, C.L. (1997). Age-related differences in effective neural connectivity during encoding and recall. *Neuroreport, 8*, 3479-3483.
- Cabeza, R., Nyberg, L., & Park, D.C. (2004). Cognitive neuroscience of aging: The birth of a new discipline. In R. Cabeza, L. Nyberg, & D.C. Park (Eds.), *Cognitive Neuroscience of Aging: Linking Cognitive and Cerebral Aging* (pp. 3-18). New York: Oxford University Press.
- Carroll, J.-B. (1993). *Human Cognitive Abilities: A Survey of Factor Analytic Studies*. New York: Cambridge University Press.
- Cattell, R.B. (1971). *Abilities: Their structure, growth, and action*. Boston, MA: Houghton Mifflin.
- Chicherio, C. (2006). *Contrôle exécutif et réseaux neurofonctionnels au cours du vieillissement normal: Un test de l'hypothèse de dé-différenciation cognitive*. Manuscrit de thèse de doctorat. Faculté de Psychologie et des Sciences de l'Éducation: Université de Genève.

- Cohen, J.-D., Servan-Schreiber, D., & McClelland, J.-L. (1992). A parallel distributed processing approach to automaticity. *American Journal of Psychology*, 105, 239-269.
- Colcombe, S.J., Kramer, A.F., Erickson, K.I., & Scalf, P. (2006). The implications of cortical recruitment and brain morphology for individual differences in inhibitory function in aging humans. *Psychology and Aging*, 20, 363-375.
- Collins, J.-J., Chow, C.C., & Inhoff, T.T. (1995). Stochastic resonance without tuning. *Nature*, 376 (6537), 236-238.
- Craik, F.I.M. (1983). On the transfer of information from temporary to permanent memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B302, 341-359.
- Craik, F.I.M., Byrd, M., & Swanson, J.-M. (1987). Patterns of memory loss in three elderly samples. *Psychology and Aging*, 2, 79-86.
- Cronbach, L.J. (1957). The two disciplines of scientific psychology. *American Psychologist*, 12, 671-684.
- de Frias, C., Lövdén, M., Lindenberger, U., & Nilsson, L.G. (sous presse). Revisiting the dedifferentiation hypothesis with longitudinal multi-cohort data. *Intelligence*.
- de Jong, R. (2001). Adult age differences in goal activation and goal maintenance. *European Journal of Cognitive Psychology*, 13, 71-89.
- Della-Maggiore, V., Grady, C.L., & McIntosh, A.R. (2002). Dissecting the effect of aging on the neural substrates of memory: Deterioration, preservation or functional reorganization? *Reviews in the Neurosciences*, 13, 167-181.
- Della-Maggiore, V., Sekuler, A.B., Grady, C.L., Bennett, P.J., Sekuler, R., & McIntosh, A.R. (2000). Corticolimbic interactions associated with performance on a short-term memory task are modified by age. *Journal of Neuroscience*, 20, 8410-8416.
- de Ribaupierre, A. (1995). Variabilité inter- et intra-individuelle dans le fonctionnement de la mémoire de travail. In J. Lautrey (Ed.), *Universel et différentiel en psychologie* (pp.159-189). Paris : PUF.
- de Ribaupierre, A. (1996). Variability and cognitive development – Commentary. *Polish Quarterly of Developmental Psychology*, 2, 97-104.
- de Ribaupierre, A. (2003). De la spécificité de la psychologie différentielle et de la difficulté d'articuler différences individuelles et différences développementales. In A. vom Hofe, H. Charvin, J.-L. Bernaud, & D. Guédon (Eds.), *Psychologie différentielle : Recherches et réflexions* (pp. 29-43). Rennes : Presses Universitaires de Rennes.
- de Ribaupierre, A., Borella, E., & Delaloye, C. (2003). Inhibition et variabilité individuelle : Généralité ou spécificité des processus inhibiteurs. In S. Moutier (Ed.), *Traité des sciences cognitives : Inhibition neurale et cognitive* (pp. 103-124). Paris : Hermès-Lavoisier.
- de Ribaupierre, A., Ghisletta, P., & Lecerf, T. (2006). Étude de la variabilité inter- et intra-individuelle au cours du cycle de vie. In C. Houssemand, R. Martin, & P. Dickes (Eds.), *Perspectives de psychologie différentielle* (pp. 169-193). Rennes : Presse Universitaires de Rennes.
- Dragoi, V., & Staddon, E.R. (1999). The dynamics of operant conditioning. *Psychological Review*, 106, 20-61.
- Dunlosky, J., C. Hertzog, et al. (2005). The contribution of mediator-based deficiencies to age differences in associative learning. *Developmental Psychology*, 41, 389-400.
- Dunn, J.-C., & Kirsner, K. (1988). Discovering functionally independent mental processes : The principle of reversed association. *Psychological Review*, 95, 91-101.
- Durstewitz, D., Kelc, M., & Güntürkün, O. (1999). A neurocomputational theory of the dopaminergic modulation of working memory functions. *The Journal of Neuroscience*, 19, 2807-2822.
- Duverne, S., & Lemaire, P. (2004). Age-Related Differences in Arithmetic Problem-Verification Strategies. *Journals of Gerontology : Series B : Psychological Sciences & Social Sciences*, 59B, 135-142.

- Duverne, S., & Lemaire, P. (2005). Arithmetic split effects reflect strategy selection : An adult age comparative study in addition comparison and verification tasks. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, *59*, 262-278.
- Ericsson, K.A., & Smith, J. (1991). *Towards a general theory of expertise : Prospects and limits*. New York : Cambridge University Press.
- Erixon-Lindroth, N., Farde, L., Wahlin, T.B., Sovago, J., Halldin, C., & Bäckman, L. (2005). The role of the striatal dopamine transporter in cognitive aging. *Psychiatry Research*, *138* (1), 1-12.
- Ghisletta, P., & Lindenberger, U. (2003). Age-based structural dynamics between perceptual speed and knowledge in the Berlin Aging Study : Direct evidence for ability dedifferentiation in old age. *Psychology and Aging*, *18*, 696-713.
- Ghisletta, P., & Lindenberger, U. (2004). Static and dynamic longitudinal structural analyses of cognitive changes in old age. *Gerontology*, *50*, 12-16.
- Ghisletta, P., & de Ribaupierre, A. (2005). A dynamic investigation of cognitive dedifferentiation with control for retest : Evidence from the Swiss Interdisciplinary Longitudinal Study on the Oldest Old. *Psychology and Aging*, *20*, 671-682.
- Ghisletta, P., Lecerf, T., Atzeni, T., & de Ribaupierre, A. (2006). Étude de la variabilité inter-individuelle dans deux versions de Stroop couleur. In C. Houssemand, R. Martin, & P. Dickes (Eds.), *Perspectives de psychologie différentielle* (pp. 193-197). Rennes : Presse Universitaires de Rennes.
- Ghisletta, P., Lecerf, T., & de Ribaupierre, A. (2003). Étude de la variabilité inter- et intra-individuelle dans des épreuves d'inhibition, de mémoire de travail et de vitesse de traitement. In A. vom Hofe, H. Charvin, J.-L. Bernaud, & D. Guédon (Eds.), *Psychologie différentielle : Recherches et réflexions* (pp. 217-221). Rennes : Presses Universitaires de Rennes.
- Ghisletta, P., Nesselrode, J.-R., Featherman, D.L., & Rowe, J.W. (2002). The structure, validity, and predictive power of weekly intraindividual variability in health and activity measures. *Swiss Journal of Psychology*, *61*, 73-83.
- Gobet, F., & Simon, H.A. (1996). The roles of recognition processes and look-ahead search in time-constrained expert problem solving : Evidence from grand-master-level chess. *Psychological Science*, *7*, 52-55.
- Grady, C.L. (2002). Age-related differences in face processing : a meta-analysis of three functional neuroimaging experiments. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, *56*, 208-220.
- Grady, C.L., McIntosh, A.R., & Craik, F.I.M. (2005). Task-related activity in prefrontal cortex and its relation to recognition memory performance in young and old adults. *Neuropsychologia*, *43*, 1466-1481.
- Gravelle, D.C., Laughton, C.A., Dhruv, N.T., Katdare, K.D., Niemi, J.-B., Lipsitz, L.A., & Collins, J.-J. (2002). Noise-enhanced balance control in older adults. *Neuroreport*, *13*, 1853-1856.
- Green, J.T., Ivry, R.B., & Woodruff-Pak, D.S. (1999). Timing in eye-blink classical conditioning and timed-interval tapping. *Psychological Science*, *10*, 19-23.
- Hertzog, C., Cooper, B.P., & Fisk, A.D. (1996). Aging and intellectual differences in the development of skilled memory search performance. *Psychology and Aging*, *11*, 497-520.
- Hofer, S.M., & Sliwinski, M.J. (2001). Understanding Ageing. An evaluation of research designs for assessing the interdependence of ageing-related changes. *Gerontology*, *47*, 341-352.
- Horn, J.-L. (1989). Models of intelligence. In R.L. Linn (Ed.), *Intelligence : Measurement, theory, and public policy* (pp. 29-73). Urbana, IL : University of Illinois Press.
- Horn, J.-L., & Hofer, S.M. (1992). Major abilities and development in the adult period. In R.J. Sternberg & C.A. Berg (Eds.),

- Intellectual development* (pp. 44-99). New York, NY : Cambridge University Press.
- Hultsch, D.F., & MacDonald, S.W.S. (2004). Intraindividual variability in performance as a theoretical window onto cognitive aging. In A. Dixon, L. Bäckman, & L.G. Nilsson (Eds.), *New frontiers in cognitive aging* (pp. 65-88). New York : Oxford University Press.
- Hultsch, D.F., MacDonald, S.W.S., Hunter, M.A., Levy-Bencheton, J., & Strauss, E. (2000). Intraindividual variability in cognitive performance in older adults : Comparison of adults with mild dementia, adults with arthritis, and healthy adults. *Neuropsychology, 14*, 588-598.
- Hutchinson, K.A., & Balota, D.A. (2003). Structure versus processing deficits in Alzheimer's disease, a matter of degree : A comment on Storms et al. (2003). *Neuropsychology, 7*, 306-309.
- Huteau, M., & Lautrey, J. (1999). *Approches différentielles en psychologie*. Rennes : Presses Universitaires de Rennes.
- Inoue, M., Suhara, T., Sudo, Y., Okubo, Y., Yasuno, F., Kishimoto, T., Yoshikawa, K., & Tanada, S. (2001). Age-related reduction of extrastriatal dopamine D2 receptor measured by PET. *Life science, 69*, 1079-1084.
- Kaasinen, V., Vilkinen, H., Hietala, J., Nagren, K., Helenius, H., Olsson, H., Farde, L., & Rinne, J. (2000). Age-related dopamine D2/D3 receptor loss in extrastriatal regions of the human brain. *Neurobiology of Aging, 21*, 683-688.
- Kinsbourne, M. (1981). Single-channel theory. In D. Holding (Ed.), *Human skills* (pp. 65-89). New York, NY : John Wiley & Sons.
- Kinsbourne, M., & Hicks, R.E. (1978). Functional cerebral space : A model for overflow, transfer, and interference effects in human performances. In M. Kinsbourne (Ed.), *Asymmetrical function of the brain* (pp. 345-362). Cambridge, UK : Cambridge University Press.
- Lautrey, J. (1990). Esquisse d'un modèle pluraliste du développement cognitif. In M. Reuclin, J. Lautrey, C. Marendaz, & T. Lubart (Eds.), *Cognition : L'individuel et l'universel* (pp. 185-216). Paris : PUF.
- Lautrey, J. (2003). A pluralistic approach to cognitive differentiation and development. In R.J. Sternberg, J. Lautrey, & T. Lubart (Eds.), *Models of Intelligence : International perspectives* (pp.117-131). Washington DC : American Psychological Association.
- Lautrey, J., & Caroff, X. (1996). Variability and cognitive development. *Polish Quarterly of Developmental Psychology, 2*, 71-89.
- Lautrey, J., Mazoyer, B.M., & Van Geert, P. (2002). *Invariants et variabilités dans les sciences cognitives*. Paris : Éditions de la maison des sciences de l'homme.
- Lecerf, T., & Ghisletta, P. (2006). Variabilité intra-individuelle et mémoire de travail : invariance configurale ou invariance métrique ? In C. Houssemand, R. Martin, & P. Dicks (Eds.), *Perspectives de psychologie différentielle* (pp. 169-193). Rennes : Presse Universitaires de Rennes.
- Lemaire, P., & Bherer, L. (2005). *Psychologie du vieillissement : Une perspective cognitive*. Bruxelles : De Boeck Université.
- Li, S.C. (2002). Connecting the many levels and facets of cognitive aging. *Current Directions in Psychological Science, 11*, 38-43.
- Li, S.C. (2003). Biocultural orchestration of developmental plasticity across levels : The interplay of biology and culture in shaping the mind and behavior across the lifespan. *Psychological Bulletin, 129*, 171-194.
- Li, S.C., & Lindenberger, U. (1999). Cross-level unification : A computational exploration of the link between deterioration of neurotransmitter systems and dedifferentiation of cognitive abilities in old age. In L.G. Nilsson & H.J. Markowitsch (Eds.), *Cognitive neuroscience of memory* (pp. 103-146). Kirkland, WA : Hogrefe & Huber Publishers.
- Li, S.C., & Lindenberger, U. (2002). Co-constructed functionality instead of functional normality. *Behavioral and Brain Sciences, 25*, 761-762.

- Li, S.C., & Sikström, S. (2002). Integrative neurocomputational perspectives on cognitive aging, neuromodulation, and representation. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26, 795-808.
- Li, S.C., Aggen, S., Nesselroade, J.-R., & Baltes, P.B. (2001). Short-term fluctuations in elderly people's sensorimotor functioning predict text and spatial memory performance: The MacArthur Successful Aging Studies. *Gerontology*, 47, 100-116.
- Li, S.C., Huxhold, O., & Schmiedek, F. (2004). Aging and attenuated processing robustness: Evidence from cognitive and sensorimotor functioning. *Gerontology*, 50, 28-34.
- Li, S.C., Lindenberger, U., & Frensch, P. A. (2000). Unifying cognitive aging: From neuromodulation to representation to cognition. *Neurocomputing*, 32-33, 879-890.
- Li, S.C., Lindenberger, U., Hommel, B., Aschersleben, G., Prinz, W., & Baltes, P.B. (2004). Transformations in the couplings among intellectual abilities and constituent cognitive processes across the life span. *Psychological Science*, 15, 155-163.
- Li, S.C., Lindenberger, U., & Sikström, S. (2001). Aging cognition: From neuromodulation to representation. *Trends in Cognitive Science*, 5, 479-486.
- Li, S.C., Naveh-Benjamin, M., & Lindenberger, U. (2005). Aging neuromodulation impairs associative binding: A neurocomputational account. *Psychological Science*, 16, 445-50.
- Li, S.C., von Oertzen, T., & Lindenberger, U. (2006). A neurocomputational model of stochastic resonance and aging. *Neurocomputing*, 69, 1553-1560.
- Lindenberger, U. (2001). Lifespan theories of cognitive development. In N.J. Smelser & P.B. Baltes (Eds.), *International Encyclopedia of the Social and Behavioral Sciences* (Vol. 13, pp. 8848-8854). Amsterdam: Elsevier.
- Lindenberger, U., & Baltes, P.B. (1994). Sensory functioning and intelligence in old age: A strong connection. *Psychology and Aging*, 9, 339-355.
- Lindenberger, U., & Baltes, P.B. (1997). Intellectual functioning in old and very old age: Cross-sectional results from the Berlin Aging Study. *Psychology and Aging*, 12, 410-432.
- Lindenberger, U., & von Oertzen, T. (2006). Variability in cognitive aging: From taxonomy to theory. In F.I.M. Craik & E. Bialystok (Eds.), *Lifespan cognition: Mechanisms of change* (pp. 297-314). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Lindenberger, U., Li, S.C., & Bäckman, L. (2006). Delineating brain-behavior mappings across the lifespan: Substantive and methodological advances in developmental neuroscience. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 30, 713-717.
- Lindenberger, U., Li, S.C., Lövdén, M., & Schmiedek, F. (2007). The Center for Lifespan Psychology at the Max Planck Institute for Human Development: Overview of conceptual agenda and illustration of research activities. *International Journal of Psychology*, 42, 229-242.
- Liu, W., Lipsitz, L.A., Montero-Odasso, M., Bean, J., Kerrigan, D.C., & Collins, J.-J. (2002). Noise-enhanced vibrotactile sensitivity in older adults, patients with stroke, and patients with diabetic neuropathy. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 83, 171-176.
- Logan, J.-M., Sanders, A.L., Snyder, A.Z., Morris, J.-C., & Buckner, R.L. (2002). Under-recruitment and non-selective recruitment: Dissociable neural mechanisms associated with aging. *Neuron*, 33, 827-840.
- Logie, R.H., Della Salla, S., Laiacona, M., Chalmers, P., & Wynn, V. (1996). Group aggregates and individual variability: The case of verbal short-term memory. *Memory and Cognition*, 24, 305-321.
- Longeot, F. (1969). *Psychologie différentielle et théorie opératoire de l'intelligence*. Paris: Dunod.
- Lövdén, M., & Lindenberger, U. (2005). Development of intellectual abilities in old age: From age gradients to indivi-

- duals. In O. Wilhelm & R. W. Engle (Eds.), *Handbook of understanding and measuring intelligence* (pp. 203-221). Thousand Oaks, CA : Sage.
- Lövdén, M., Li, S.C., Shing, Y.L., & Lindenberger, U. (2007). Within-person trial-to-trial variability precedes and predicts cognitive decline in old and very old age : Longitudinal data from the Berlin Aging Study. *Neuropsychologia*, 45, 2827-2838.
- MacDonald, S.W.S., Nyberg, L., & Bäckman, L. (2006). Intra-individual variability in behavior : Link to brain structure, neurotransmission and neuronal activity. *Trends in Neurosciences*, 29, 474-480.
- Martin, M., & Hofer, S.M. (2004). Intraindividual variability, change, and aging : Conceptual and analytical issues. *Gerontology*, 50, 7-11.
- Mattay, V.S., Goldberg, T.E., Fera, F., Hariri, A.R., Tessitore, A., Egan, M.F., Kolachana, B., Callicott, J.H., & Weinberger, D.R. (2003). Catechol O-methyltransferase val158-met genotype and individual variation in the brain response to amphetamine. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 6186-6191.
- McIntosh, A.R., Sekuler, A.B., Penpeci, C., Rajah, M. N., Grady, C.L., Sekuler, R., & Bennett, P.J. (1999). Recruitment of unique neural systems to support visual memory in normal aging. *Current Biology*, 9, 1275-1280.
- Miller, E.K., & Cohen, J.-D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 167-202.
- Molenaar, P.C.M. (2002). Variabilité inter-individuelle et intra-individuelle dans le développement cognitif. In J. Lautrey, B.M. Mazoyer & P. Van Geert (Eds.), *Invariants et variabilité dans les sciences cognitives* (pp. 355-369). Paris : Éditions de la maison des sciences de l'homme.
- Molenaar, P.C.M. (2004). A manifesto on psychology as idiographic science : Bringing the person back into scientific psychology, this time forever. *Measurement*, 2, 201-218.
- Molenaar, P.C.M. (sous presse). The nonequivalence of structures of inter- and intraindividual variation associated with ergodic psychological processes. *Current Directions in Psychological Science*.
- Molenaar, P.C.M., & Huizenga, H.M., & Nesselroade, J.R. (2003). The relationship between the structure of interindividual and intraindividual variability : A theoretical and empirical vindication of developmental systems theory. In U.M. Staudinger & U. Lindenberger (Eds.), *Understanding human development : Dialogues with lifespan psychology* (pp. 339-360). Boston, MA : Kluwer Academic Publishers.
- Morse, C.K. (1993). Does variability increase with age ? An archival study of cognitive measures. *Psychology and Aging*, 8, 156-164.
- Moss, F., War, L.M., & Sannita, W.G. (2004). Stochastic resonance and sensory information processing : A tutorial and review of application. *Clinical Neurophysiology*, 115, 267-281.
- Naveh-Benjamin, M. (2000). Adult age differences in memory performance : tests of an associative deficit hypothesis. *Journal of Experimental Psychology : Memory, Learning and Cognition*, 26, 1170-1187.
- Nelson, E.A., & Dannefer, D. (2002). Aged heterogeneity : Fact or fiction ? The fate of diversity in gerontological research. *Gerontologist*, 32, 17-23.
- Nesselroade, J.-R., & Salthouse, T.A. (2004). Methodological and theoretical implications of intraindividual variability in perceptual-motor performance. *Journal of Gerontology : Psychological Sciences*, 59, 54-55.
- Park, D.C., & Gutchess, A.H. (2005). Long-term memory and aging : A cognitive neuroscience perspective. In R. Cabeza, L. Nyberg & D.C. Park (Eds.), *Cognitive Neuroscience of Aging : Linking Cognitive and Cerebral Aging* (pp. 218-245). London : Oxford University Press.
- Park, D.C., Polk, T.A., Park, R., Minear, M., Savage, A., & Smith, M.R. (2004).

- Aging reduces neural specialization in ventral visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 12091-13095.
- Persson, J., Nyberg, L., Lind, J., Larsson, A., Nilsson, L.G., Ingvar, M., & Buckner, R.L. (2005). Structure-function correlates of cognitive decline in aging. *Cerebral Cortex*, 16, 907-915.
- Priplata, A.A., Niemi, J.-B., Harry, J.-D., Lipsitz, L.A., & Collins, J.-J. (2003). Vibrating insole and balance control in elderly people. *Lancet*, 362, 1123-1124.
- Rabbitt, P.M.A., Osman, P., Moore, B., & Stollery, B.T. (2001). There are stable individual differences in performance variability, both from moment to moment and from day to day. *Quarterly Journal of Experimental Psychology: Human Experimental Psychology*, 54A, 981-1003.
- Rajah, M.N., & D'Esposito, M. (2005). Region-specific changes in prefrontal function with age: A review of PET and fMRI studies on working and episodic memory. *Brain*, 128, 1964-1983.
- Ratcliff, G., Spiegel, D., & McKoon, G. (2000). Explicitly modeling the effects of aging on response time. *Psychonomic Bulletin and Review*, 7, 1-25.
- Raz, N. (2000). Aging of the brain and its impact on cognitive performance: Integration of structural and functional findings. In F.I.M. Craik & T.A. Salthouse (Eds.), *The Handbook of aging and cognition* (2nd Ed., pp. 1-90). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Reuchlin, M. (1964). L'intelligence: Conception génétique opératoire et conception factorielle. *Revue Suisse de Psychologie Pure et Appliquée*, 23, 113-124.
- Reuchlin, M. (1978). Processus vicariants et différences individuelles. *Journal de Psychologie*, 2, 133-145.
- Rogers, W.A., Hertzog, C., & Powell-Moman, A. (2000). An individual differences analysis of ability and strategy influences age-related differences in associative learning. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 26, 359-394.
- Salthouse, T.A. (1991). Expertise as the circumvention of human processing limitations. In K.A. Ericsson & J. Smith (Eds.), *Toward a general theory of expertise: Prospects and limits* (pp. 263-270). New York: Cambridge University Press.
- Salthouse, T.A., & Berish, D.E. (2005). Correlates of within-person (across-occasion) variability in reaction time. *Neuropsychology*, 19, 77-87.
- Servan-Schreiber, D., Printz, H., & Cohen, J.-D. (1990). A network model of catecholamine effects: Gain, signal-to-noise ratio, and behavior. *Science*, 249, 892-894.
- Siegler, R. S. (1996). *Emerging minds: The process of change in children's thinking*. New York: Oxford University Press.
- Singer, T., Verhaeghen, P., Ghisletta, P., Lindenberger, U., & Baltes, P.B. (2003). The fate of cognition in very old age: Six-year longitudinal findings from the Berlin Aging Study (BASE). *Psychology and Aging*, 18, 318-331.
- Spieler, D.H., Balota, D.A., & Faust, M.E. (1996). Stroop performance in healthy younger and older adults and in individuals with dementia of the Alzheimer's type. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 22, 461-479.
- Spieler, D.H., Balota, D.A., & Faust, M.E. (2000). Levels of selective attention revealed through analyses of response time distributions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 26, 506-526.
- Strauss, E., MacDonald, S.W., Hunter, M., Moll, M., & Hultsch, D.F. (2002). Intraindividual variability in cognitive performance in three groups of older: Cross-domain links to physical status and self-perceived affect and beliefs. *Journal of International Neuropsychological Society*, 8, 893-906.
- Storms, G., Dirks, T., Scaerens, J.S.V., & De Deyn, P.P. (2003). On the use of scaling and clustering in the study of semantic deficits. *Neuropsychology*, 17, 289-301.

- Tetens, J.N. (1777). *Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwicklung*. Leipzig : Weidmanns Erben und Reich.
- Van Geert, P., & van Dijk, M. (2002). Focus on variability : New tools to study intraindividual variability in developmental data. *Infant Behavior and Development*, 25, 340-374.
- Welford, A.T. (1965). Performance, biological mechanisms and age : A theoretical sketch. In A.T. Welford & J.E. Birren (Eds.), *Behavior, aging, and the nervous system* (pp. 3-20). Springfield, IL : Thomas.
- Welford, A.T. (1981). Signal, noise, performance and aging. *Human Factors*, 23, 97-109.
- Wells, C., Ward, L.M., Chua, R.T., & Timothy Inglis, J. (2005). Touch noise increases vibrotactile sensitivity in old and young. *Psychological Sciences*, 16, 313-320.
- Wiesenfeld, K., & Moss, F. (1995). Stochastic resonance and the benefits of noise : From ice ages to crayfish and SQUIDS. *Nature*, 373, 33-36.

