

**La Variabilité
dans le Vieillessement Comportemental:
Conséquence et Agent
du Changement Ontogénétique**

Ulman Lindenberger

Shu-Chen Li

Yvonne Brehmer

In: J. Lautrey, B. Mazoyer, & P. van Geert (Eds.). (2002). Invariants et variabilités dans les sciences cognitives (pp.315-334). Paris, France: Éditions de la Maison des sciences de l'homme.

La variabilité
dans le vieillissement comportemental :
conséquence et agent
du changement ontogénétique

Ulman Lindenberger

Shu-Chen Li

Yvonne Brehmer

Une propriété fondamentale du vieillissement comportemental est la variabilité inter- et intra-individuelle (Lindenberger & Baltes, 1994). Certaines personnes semblent jeunes pour leur âge, d'autres paraissent âgées. Une excellente illustration de cette variabilité est donnée par des personnages tels que Johann Wolfgang von Goethe ou Sophocle, dont les capacités intellectuelles exceptionnelles sont restées préservées jusqu'à un âge très avancé alors que certains individus voient leurs capacités intellectuelles décliner dès leur entrée dans le troisième âge.

Un contraste similaire existe entre les différentes capacités intellectuelles. Par exemple, si l'on examine la vitesse perceptive, on trouvera probablement un déclin monotone dès la fin de l'adolescence et le début de la période adulte. En revanche, les compétences en matière de

Ulman Lindenberger est professeur en psychologie du développement à l'Université de Saarland, Sarrebruck, Allemagne.

Shu-Chen Li est directrice de recherche au Max Planck Institute for Human Development, Berlin, Allemagne.

Yvonne Brehmer est étudiante à l'Université de Saarland, Sarrebruck, Allemagne.

vocabulaire restent stables au cours du temps ou peuvent même présenter des évolutions positives jusqu'à un âge très avancé (Singer *et al.*, sous presse). En règle générale, les épreuves qui évaluent les différences individuelles dans la vitesse, la stabilité et la coordination des opérations élémentaires de traitement montrent un déclin plus important que celles mesurant les différences individuelles dans les connaissances acquises. Cette observation empirique a conduit à élaborer une série de concepts binaires – tels que ceux de capacité absolue et relative de Tetens (1777; Lindenberger & Baltes, 1999) –, la théorie de l'intelligence fluide et cristallisée de Cattell (1971) et de Horn (1989; Horn & Hofer, 1992), ainsi que la distinction entre mécanique et pragmatique de la cognition introduite par Paul Baltes (1987; 1997; voir Lindenberger, 2001, pour une discussion comparative de ces concepts).

Dans le passé, la variabilité observée dans le vieillissement comportemental – variabilité entre les individus ou entre les domaines d'aptitude – a généralement été considérée comme une conséquence plutôt que comme un agent du changement. Dans cette perspective, la variabilité est conçue comme le résultat de l'interaction entre des causes variées affectant à des degrés divers les individus et les domaines d'aptitudes. Par exemple, la variabilité du fonctionnement intellectuel liée à l'âge a été envisagée dans le contexte des systèmes d'influence biologiques et socioculturels (e. g., Lindenberger & Baltes, 1997).

L'objectif de ce chapitre est d'enrichir cette perspective classique et fructueuse en examinant 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 (e. g., Li, 2002; Li & Lindenberger, 1999). Cette hypothèse a été envisagée de manière informelle depuis des décennies (Allen, Weber & May, 1993; Craik, 1983; Kinsbourne & Hicks, 1978; Welford, 1981). Récemment, elle a été implémentée formellement et explorée à l'aide d'une série de modèles de réseaux neuronaux. En général, l'objectif de ces modèles est, d'une part, d'étudier la chaîne de relations entre déficits de la neuromodulation, accroissement du bruit neuronal, diminution de la différenciation des représentations et autres aspects des phénomènes de vieillissement cognitif (Li, 2002; Li & Lindenberger, 1999; Li, Lindenberger & Frensch, 2000; Li, Lindenberger & Sikström, 2001), et d'autre part, d'analyser plus spécifiquement la neuromodulation des déficits liés au vieillissement dans les mécanismes de régulation de l'attention (Braver *et al.*, 2001). Comme dans les modèles proposés en neu-

robiologie du développement (e. g., Edelman, 1987), en psychologie cognitive (e. g., Newell & Rosenbloom, 1981), dans le domaine du vieillissement cognitif (e. g., Allen, Weber & May, 1993 ; Ratcliff, Spieler & McKoon, 2000) et dans celui du développement cognitif de l'enfant (e. g., Lautrey, 1990, 2002 ; Siegler, 1989), l'hypothèse du bruit neuronal plaide en faveur de l'étude de la variabilité en tant qu'agent du changement ontogénétique.

Dans les systèmes dynamiques, comme celui qui sous-tend les relations cerveau-comportement, le renversement conceptuel (où en conséquence la variabilité devient agent du changement) est une question de degré et non de distinction qualitative. Ainsi, des formes de variabilité fonctionnant comme agents du changement peuvent aussi être associées à des changements du niveau moyen (e. g., Li & Lindenberger, 1999). Cependant, la distinction entre conséquence et agent est une heuristique utile pour évaluer le statut conceptuel de la variabilité dans le vieillissement comportemental. Dans les pages suivantes, nous donnerons d'abord un aperçu de la question de la variabilité dans les recherches classiques les plus importantes sur le vieillissement comportemental. Nous présenterons ensuite une formulation neuro-computationnelle récente de l'hypothèse du bruit neuronal (e. g., Li, Lindenberger & Sikström, 2001) et nous évaluerons sa capacité à rendre compte de phénomènes clés touchant au vieillissement comportemental, dont les diverses formes de variabilité qui accompagnent ce vieillissement.

Les recherches sur la variabilité dans le vieillissement comportemental : un tour d'horizon

L'importante variabilité observée au niveau du vieillissement comportemental – entre individus, chez un même individu au cours du temps et entre domaines d'aptitudes – a été étudiée dans le cadre de traditions de recherche et d'orientations théoriques variées. Actuellement, quatre grands courants de recherches, qui se recouvrent en partie, peuvent être distingués (Lindenberger, 2001): a) la psychométrie; b) le champ de l'expertise; c) les sciences cognitives expérimentales; et d) les neurosciences cognitives.

La psychométrie

Ce courant de recherche offre une image quantitative et multidimensionnelle des différents gradients dans les aptitudes intellectuelles en fonction de l'âge ; il cherche à identifier les origines et les corrélats des différences individuelles dans le fonctionnement cognitif. 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'influence biologiques et socio-culturels, comme dans la théorie de l'intelligence fluide et cristallisée (Cattell, 1971 ; Horn, 1989 ; Lindenberger, 2001). Diverses formes de variabilité (telles les différences interindividuelles, les fluctuations intra-individuelles à court terme et autres changements intra-individuels ou encore les différences interindividuelles dans les changements intra-individuels) sont projetées dans cet espace multidimensionnel et ancrées sur des marqueurs molaires de variations biologiques et socio-culturelles (pour un exemple empirique de cette stratégie de recherche, voir Lindenberger & Baltes, 1997 ; Baltes, Reese & Nesselrode, 1988).

Dans cette perspective, trois tendances caractérisent le comportement de la personne âgée ou très âgée (voir aussi Baltes & Lindenberger, 1997 ; Lindenberger & Baltes, 1997). La première est la dédifférenciation directionnelle, c'est-à-dire que la plupart des capacités intellectuelles – voire toutes, y compris celles ayant une forte composante de connaissances – sont affectées négativement par l'âge ; la deuxième est la dédifférenciation de la covariance qui se traduit par des inter-corrélations entre capacités intellectuelles plus fortes et plus homogènes à un âge avancé qu'à des moments antérieurs de la période adulte ; et la troisième est une dédifférenciation de la covariance qui transcende le domaine intellectuel pour inclure d'autres domaines comme le fonctionnement sensoriel et sensori-moteur. Au sein de la tradition de recherche psychométrique, cette tendance à la dédifférenciation structurelle a été étudiée du point de vue des différences interindividuelles, mais sans prendre en compte les modifications de l'organisation structurelle qui peuvent avoir lieu au niveau intra-individuel (Molenaar, dans ce volume ; Molenaar, Huizenga & Nesselrode, sous presse). Relativement peu de recherches ont tenté de relier conceptuellement et empiriquement la dédifférenciation en tant que phénomène interindividuel (relatif à la population) au niveau intra-individuel des changements liés à l'âge (e. g., Cabeza,

2002; Li *et al.*, 2001; Li & Lindenberger, 1999; Li *et al.*, 2002; Lindenberger & Baltes, 1997; Molenaar, dans ce volume; Molenaar, Huizenga & Nesselroade, sous presse).

En relation directe avec la tradition de recherche psychométrique, la génétique des comportements étudie les changements liés à l'âge en analysant les contributions relatives des différences génétiques et environnementales aux différences individuelles touchant différents aspects des conduites, comme l'intelligence (Molenaar, Boomsma, & Dolan, 1991; Plomin & Spinath, 2002). C'est ainsi que la variabilité phénotypique interindividuelle dans les capacités intellectuelles a été décomposée en composantes génétiques et environnementales (e. g., Cardon & Fulker, 1994). Ici encore, les approches se focalisent sur la variabilité interindividuelle comme conséquence de ces influences.

L'expertise et l'apprentissage

L'approche adoptée dans le domaine de l'expertise éclaire la façon dont les connaissances et la pratique enrichissent l'esprit; elle aide aussi à identifier et à analyser les exemples de développement intellectuel de l'adulte et de haut niveau de fonctionnement (Ericsson & Smith, 1991). C'est ainsi que des comparaisons très précises entre experts et novices montrent comment des connaissances procédurales et déclaratives acquises au cours de la vie peuvent être utilisées pour dépasser certaines limites dans la capacité de traitement (Gobet & Simon, 1996; Salthouse, 1991). Selon la perspective de l'expertise, la variabilité observée dans les niveaux de 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 et non comme cause de l'apprentissage, il arrive cependant qu'elle soit appréhendée en tant que cause potentielle, par exemple dans l'étude des différences de vitesse d'apprentissage (comme la comparaison entre programmes de renforcements massés et programmes de renforcements distribués; Dragoi & Staddon, 1999). De telles conceptions sont cependant rarement appliquées à l'étude du vieillissement comportemental (Green, Ivry & Woodruff-Pak, 1999).

L'approche cognitive expérimentale

Les recherches expérimentales sur le vieillissement cognitif ont pour objectif une analyse précise des modifications des processus cognitifs associés au vieillissement, souvent au risque de négliger les différences individuelles. L'étude des différences en fonction de l'âge dans l'attention sélective, la mémoire épisodique ou les fonctions exécutives en est un exemple typique. Une des questions les plus fréquemment posées dans ce courant de recherches est celle de savoir si différents types de processus cognitifs, tels les processus de traitement spatial *versus* verbal, évoluent indépendamment les uns des autres avec l'âge, à des vitesses différentes, ou les deux. Malheureusement, les interactions ordonnées âge-traitement n'apportent aucune réponse concluante à de telles interrogations (Dunn & Kirsner, 1988). Depuis longtemps, les différentes formes de variabilité ont été largement négligées dans les recherches expérimentales sur le vieillissement (mais voir Craik, Byrd & Swanson, 1987 ; Hertzog, Cooper & Fisk, 1996). Ainsi, dans la logique de l'analyse de la variance, les différences interindividuelles non liées aux conditions de traitement sont le plus souvent interprétées en termes d'erreur. Récemment, toutefois, les différences liées à l'âge, observées dans la variabilité entre les essais et dans la distribution des performances, ont suscité un intérêt croissant parmi les expérimentalistes spécialisés dans le vieillissement (Allen, Weber & May, 1993 ; de Jong, 2001 ; Hulstsch *et al.*, 2000 ; Li *et al.*, 2002 ; Rabbitt *et al.*, 2001 ; Ratcliff, Spieler & McKoon, 2000). Le statut conceptuel de ces formes de variabilité est actuellement en débat (e. g., Ratcliff, Spieler & McKoon, 2000 ; Salthouse, 1993). Parfois, on envisage que les changements observés avec l'âge au plan de certains indicateurs de variabilité comportementale (par exemple la variabilité des temps de réaction lors d'épreuves cognitives simples) puissent être fonctionnellement liés à une augmentation du « bruit neuronal » (Li *et al.*, 2002 ; voir Tableau 1 et ci-dessous).

Les neurosciences comportementales

Les neurosciences du vieillissement comportemental avancent à grands pas (Cabeza, 2001). Pour cette raison, il est prématuré de faire des généralisations sur les différentes fonctions de la variabilité dans ce domaine. Néanmoins, malgré l'histoire relativement courte de cette discipline, on peut dire sans trop se tromper que les neurosciences du

Vieillesse neuronale

Augmentation de la variabilité stochastique
(diminution de la fidélité du traitement) de l'activation neuronale en sortie
Représentations internes moins différenciées
(c'est-à-dire, dédifférenciation des patterns d'activation des réseaux neuronaux au niveau global)
Voies de traitement moins différenciées
(c'est-à-dire, dédifférenciation des réseaux neuronaux au niveau des modules de traitement)¹.

Vieillesse comportementale

Diminution des niveaux moyens de performance
(par exemple dans l'apprentissage de listes et la discrimination catégorielle)
Augmentation des différences interindividuelles dans les performances
Augmentation de la covariation interindividuelle entre épreuves
(c'est-à-dire, dédifférenciation au niveau interindividuel de l'analyse)
Augmentation des déficits liés à l'âge avec la difficulté des épreuves
(par exemple, interactions ordonnées entre âge et difficulté de l'épreuve, comme dans l'apprentissage de listes de 5 ou 8 items)
Interférence proactive plus importante
(comme par exemple dans l'apprentissage de listes A-B, A-C)
Abaissement des niveaux de performance maximum
(par exemple, atteinte d'un plan asymptotique de performances, différent dans l'apprentissage de listes selon l'âge).

Tableau 1 – Liste des phénomènes simulés aux plans comportemental et neuronal: liaisons observées entre neuromodulation et vieillissement cognitif en réduisant la moyenne de la distribution du paramètre de gain (G) du réseau neuronal. Les réductions du paramètre de gain G dans les réseaux neuronaux aplatissent la forme sigmoïde de la fonction d'activation des unités, ce qui entraîne à la fois des diminutions quantitatives et des augmentations de la composante stochastique de l'activation en sortie (voir l'encadré supérieur de la fig. 1). À moins que cela ne soit précisé, cette liste est basée sur les simulations rapportées par Li, 2002; Li et Lindenberger, 1999; Li, Lindenberger & Frensch, 2000; et Li, Lindenberger & Sikström, 2001.

1. D'après Li & Sikström, 2002.

vieillesse comportementale ont remarquablement réussi à promouvoir la variabilité comme un concept clef dans la recherche sur le vieillissement. En règle générale, les interconnexions fonctionnelles sont typiquement plus faibles chez les adultes âgés que chez les adultes plus jeunes (e. g., Schreurs *et al.*, 2001). Les aires cérébrales activées peuvent aussi bien être sous- que suractivées par rapport à celles des sujets plus jeunes. Il est possible que certains changements observés avec l'âge au niveau des *patterns* d'activation reflètent une perte de différenciation (ou dédifférenciation) des représentations mentales (voir ci-dessous). Inversement, d'autres modifications, comme l'augmentation de la bilatéralité de l'activation préfrontale, peuvent représenter des changements adaptatifs (compensatoires) au niveau des circuits fonctionnels (voir Cabeza, 2002, pour une discussion détaillée de ces possibilités). Quelles que soient son origine précise et sa valeur adaptative, l'existence de changements liés à l'âge, dans la connectivité fonctionnelle et les *patterns* d'activation, montre l'intérêt d'étudier la variabilité des processus adaptatifs et dégénératifs associés au vieillissement.

En résumé

Ce tour d'horizon conduit à un tableau mixte. Dans la plupart des traditions de recherches, 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 de changements ontogénétiques. De plus, des efforts ont été faits pour en fournir une image intégrée au-delà des clivages traditionnels: variabilité intra- et interindividuelle (e. g., Lautrey, 1990, 2002; Li & Lindenberger, 1999; Molenaar, dans cet ouvrage; Reuchlin, 1978; de Ribaupierre, 1995), comportementale et neurophysiologique (e. g., Cabeza, 2001; 2002), psychométrique et expérimentale (e. g., Li & Lindenberger, 1999; Li *et al.*, 2002; Cronbach, 1957), ou encore psychométrique et développementale (Lautrey, 1990; 2002; Longeot, 1969; Reuchlin, 1978). La théorie neuro-computationnelle qui va être présentée dans la prochaine section représente un effort explicite dans cette direction.

**Le bruit neuronal et le vieillissement du cerveau :
une théorie neuro-computationnelle**

*La théorie du bruit neuronal et les conceptions associées
dans la recherche sur le vieillissement comportemental*

Il y a environ 40 ans, Welford (1965; 1981) a émis l'hypothèse selon laquelle les cerveaux sénescents sont caractérisés par une augmentation du bruit neuronal, les effets de ce bruit au niveau des processus de traitement n'ayant pas été détaillés. Indépendamment de cette hypothèse du bruit neuronal et en se focalisant plus particulièrement sur les processus, Craik (1983) a remarqué que les adultes âgés encodent les événements d'une manière moins différenciée que les jeunes adultes et ce, à cause d'une diminution des ressources attentionnelles. Allant dans le même sens, Kinsbourne et Hicks (1978) et Kinsbourne (1981) ont proposé la notion d'espace cérébral fonctionnel pour comprendre la régulation de l'attention en fonction des contraintes cognitives des tâches à accomplir. Dans la perspective de l'atténuation des ressources, cela signifie que chez les individus ayant des ressources attentionnelles limitées (comme les adultes âgés), l'espace cérébral fonctionnel serait restreint. Dans ces trois propositions, le vieillissement comportemental est lié à certaines formes de dédifférenciation représentationnelle ou à une diminution de la distinction entre états cérébraux. Cependant, les mécanismes possibles de cette dédifférenciation représentationnelle et les relations possibles entre ces différentes conceptions théoriques sont restés largement non spécifiés.

*Les différences liées à l'âge
dans la neuro-modulation chez l'adulte*

D'une manière assez indépendante par rapport à ces suggestions théoriques anciennes, les recherches récentes associent le vieillissement comportemental à des changements continus, avec l'âge, du fonctionnement neurochimique. Dans ce contexte, les modifications fonctionnelles du système dopaminergique ont été identifiées comme un corrélat neurochimique prometteur du vieillissement comportemental (pour un résumé plus détaillé, voir Li *et al.*, 2001). Premièrement, il existe un *pattern* quasi universel et très consistant de déclin avec l'âge de la concentration et des mécanismes de capture de la dopamine dans différentes régions du cerveau au cours du vieillissement normal.

Deuxièmement, le vieillissement comportemental est en grande partie attribué au dysfonctionnement du cortex préfrontal (Raz, 2000); or, les voies dopaminergiques de cette zone corticale servent à activer et à maintenir les représentations en l'absence d'indices environnementaux ainsi qu'à diriger l'attention vers les stimuli et les actions (et les conséquences de ces actions) pertinents par rapport au but poursuivi (Arnsten, 1998; Durstewitz, Kelc & Güntürkün, 1999; Miller & Cohen, 2001). Troisièmement, des données plus directement expérimentales fondées sur des modèles animaux ont mis en évidence la signification fonctionnelle de la densité des récepteurs dopaminergiques. Pris ensemble, ces résultats suggèrent que les différences dans la neuro-modulation dopaminergique sont associées aux évolutions comportementales négatives liées à l'âge, mais le détail de ces relations demande à être clarifié.

Traduction des légendes de la Figure 1 :

Fig. 1a:

La fonction logistique en forme de S est définie par :

Les G des « jeunes » réseaux sont échantillonnés à partir d'une étendue [0.6 – 1.0] ; G moyen = 0.8.

Les G des réseaux « âgés » sont échantillonnés à partir d'une étendue [0.1 – 0.5] ; G moyen = 0.3.

(« i » indique l'unité et « t » indique l'étape du processus)

« Activation » veut dire « Activation » ; « Input » veut dire « Input » et dans la formule, « bias » veut dire « biais ».

Fig. 1b:

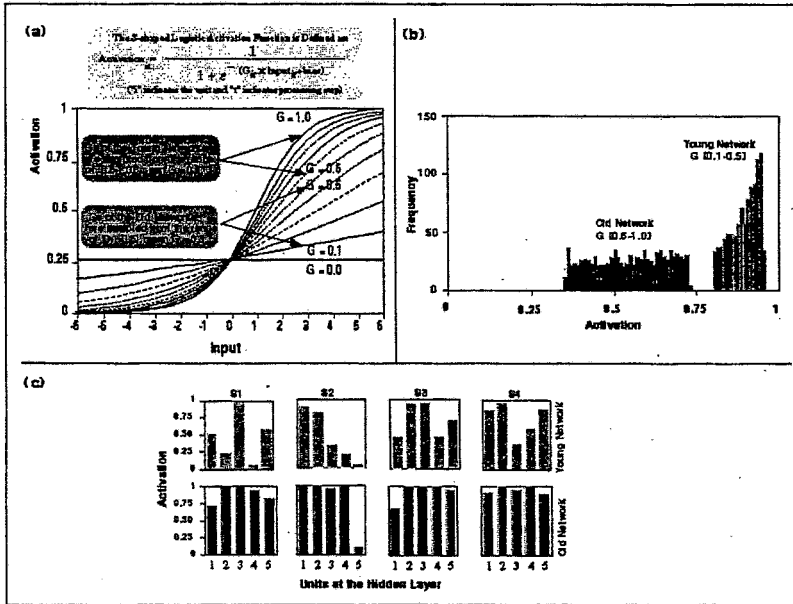
Réseau « jeune » G [0.6-1]; Réseau âgé [0.1-0.5].

« Frequency » veut dire « Fréquences ».

Fig. 1c:

Réseau « jeune », Réseau « âgé »

« Units at the hidden layer » veut dire « Unités de la couche cachée ».



Pour une version en couleur, veuillez vous reporter à la page 398.

Figure 1 –

a) Fonction d'activation logistique en forme de S pour différentes valeurs de G . Les données physiologiques suggèrent que la fonction logistique avec un biais négatif capture la fonction associant la force du signal d'entrée au taux de décharge d'un neurone, sa pente la plus forte se trouvant aux alentours du niveau de décharge de base. La réduction de G moyen aplatit la fonction d'activation de telle sorte que les unités répondent de moins en moins. Le déclin de la modulation dopaminergique lié au vieillissement peut être simulé en échantillonnant des valeurs de G à partir d'une distribution ayant une moyenne plus basse.

b) G et la variabilité de l'activation au cours des différentes étapes du processus. Réduire le G moyen (respectivement 0.8 et 0.3 pour les réseaux « jeunes » et « âgés ») augmente la variabilité de la réponse d'une même unité au cours du temps pour un signal d'entrée identique (régulé à 4.0 pour 1000 essais).

c) Patterns d'activation interne de cinq unités cachées d'un réseau « jeune » et d'un réseau « âgé » en réponse à quatre stimuli différents (S1 à S4). Les représentations internes des quatre stimuli sont bien moins différenciées dans le réseau « âgé » que dans le réseau « jeune ». Les encadrés a) à c) sont adaptés de Li et al., 2000, avec la permission d'Elsevier Science, copyright 2000.

*Les différences liées à l'âge dans le bruit neuronal :
une synthèse computationnelle*

La théorie de la dédifférenciation représentationnelle proposée par Li et ses collègues permet de simuler les effets des changements de la neuro-modulation liés à l'âge sur le comportement à travers une série de modélisations neuro-computationnelles (Li, 2002; Li & Lindenberger, 1999; Li, Lindenberger & Frensch, 2000; Li, Lindenberger & Sikström, 2001). Elle combine les propositions théoriques plus anciennes sur la dédifférenciation représentationnelle avec des données neurochimiques récentes relatives aux modifications de la neuro-modulation chez l'adulte. Plus précisément, les variations du paramètre de gain (G) des modèles connexionnistes sont utilisées pour simuler les effets des différences de neuromodulation liées à l'âge sur le traitement du signal et le comportement des réseaux neuronaux. Comme on peut le voir dans l'encadré supérieur de la figure 1a, les diminutions de G aplatissent la non-linéarité de la fonction d'activation sigmoïde qui associe l'entrée et la sortie dans les unités des réseaux neuronaux, réduisant ainsi la capacité de ces unités à discriminer entre les différents niveaux des signaux d'entrée.

Dans toutes les simulations neuro-computationnelles utilisées pour implémenter cette théorie, la seule différence entre les réseaux « jeunes » et « âgés » concerne les niveaux moyens de G , les deux groupes de réseaux étant par ailleurs totalement identiques. Contrairement aux travaux antérieurs (Servan-Schreiber, Printz & Cohen, 1990), les données empiriques sur les fluctuations naturelles de disponibilité des neuro-transmetteurs sont simulées en échantillonnant aléatoirement G dans une distribution uniforme à chaque étape de traitement. Par conséquent, la différence entre réseaux « jeunes » et « âgés » concerne la moyenne de l'étendue au sein de laquelle G est échantillonné; par exemple, les limites d'échantillonnage des G s vont de 0.6 à 1.0 pour les réseaux « jeunes » et de 0.1 à 0.5 pour les réseaux « âgés » (voir Fig. 1a, la formule dans l'encadré supérieur). Pour récapituler, l'étendue et la distribution des paramètres de gain ainsi que toutes les autres caractéristiques des réseaux ne diffèrent pas entre réseaux « jeunes » et « âgés »; l'unique différence concerne, par construction, le niveau moyen autour duquel on fait varier le paramètre de gain.

L'encadré du milieu de la figure 1a (la courbe) met en évidence la conséquence la plus immédiate et la plus fondamentale de la différence de gain stochastique entre réseaux « âgés » et « jeunes ». Cette figure

montre l'activation en sortie de deux unités avec des gains élevés *versus* faibles en réponse à un signal gaussien intégré dans le bruit de fond. Dans l'unité avec le gain moyen le plus bas, l'activation en sortie est plus faible et plus variable. Cette augmentation de variabilité stochastique au niveau des unités des réseaux altère fondamentalement l'espace des états du réseau. Comme cela est illustré par la figure 1c, les réseaux ayant une plus grande proportion de variations stochastiques sont moins capables de faire correspondre les différents événements avec des *patterns* d'activations, ou états du réseau, discriminables. L'encadré montre les *patterns* d'activation de cinq unités de la couche cachée pour quatre stimuli différents dans une épreuve de mémoire épisodique. Il est clair que les *patterns* d'activation, ou représentations internes, des quatre stimuli, sont nettement moins discriminables dans le réseau « âgé » que dans le réseau « jeune ».

Les conséquences de la réduction du gain

Les réductions en gain stochastique ont été utilisées pour simuler les phénomènes de vieillissement aux niveaux à la fois neuronal et comportemental de l'analyse. Dans le tableau 1, on trouvera une liste des phénomènes qui ont été simulés jusqu'à présent. Comme cela a déjà été mentionné, des réductions en gain conduisent à des augmentations de variabilité stochastique et à des diminutions de la discriminabilité des *patterns* d'activation. Par ailleurs, des simulations récentes suggèrent que les diminutions de gain peuvent aussi rendre compte d'une moindre différenciation des voies de traitement (Li & Sikström, 2002). Ainsi, au niveau de la simulation neuronale, la manipulation du gain rend compte avec succès de la « contraction de l'espace cérébral fonctionnel » imaginé par Kinsbourne (1981 ; Kinsbourne & Hicks, 1978). Bien évidemment, la modélisation de l'architecture précise et de la neurochimie de ces changements va au-delà de l'objectif du cadre neuro-computationnel actuel (voir cependant Durstewitz, Kelc & Güntürkün, 1999).

Au plan comportemental, les comparaisons effectuées entre les réseaux à gain élevé (réseaux « jeunes ») et ceux à gain bas (réseaux « âgés ») révèlent des similarités frappantes avec les comparaisons effectuées entre groupes d'individus jeunes et âgés. Premièrement, le niveau moyen de performance est plus bas dans les réseaux « âgés » que dans les réseaux « jeunes ». Deuxièmement, les différences interindividuelles sont plus importantes dans les réseaux âgés que dans les réseaux jeunes.

Troisièmement, les intercorrélations entre épreuves sont plus élevées dans les réseaux « âgés » que dans les « jeunes ». Ainsi, l'augmentation de la variabilité stochastique, induite par des gains plus bas, est associée à des diminutions du niveau moyen, ainsi qu'à des augmentations de la variance et de la covariance dans les populations âgées. Il est intéressant de constater qu'il n'est pas nécessaire de faire d'hypothèses supplémentaires en termes de différences d'histoire ou de situations personnelles antérieures. Au contraire, tous les phénomènes observés au plan de la population sont produits en augmentant la variabilité stochastique au niveau intra-individuel, c'est-à-dire intra-réseau (Li & Lindenberger, 1999).

De plus, après entraînement des réseaux dans deux tâches d'apprentissage de listes, les différences liées à l'âge se révèlent plus importantes pour la liste la plus difficile, à savoir la plus longue. Ce résultat correspond à une interaction ordonnée entre la difficulté de l'épreuve et l'âge, une donnée très habituelle dans les recherches sur le vieillissement cognitif. Dans l'apprentissage de listes, les réseaux âgés présentent également un plus grand nombre d'interférences proactives dans un paradigme A-B, A-C, ainsi qu'une asymptote des performances plus basse que les réseaux jeunes.

La polyvalence de la variabilité comme moteur du changement

Dans cet article, nous avons discuté du statut conceptuel de la variabilité dans la recherche sur le vieillissement comportemental. Nous avons noté l'émergence d'un intérêt grandissant pour la variabilité en tant qu'agent de changements ontogénétiques. Dans ce contexte, les théories neuro-computationnelles, telles que celles décrites dans la seconde partie de ce chapitre, permettent de faire la liaison entre des données provenant des différents courants de recherches. Par exemple, certains phénomènes du vieillissement comportemental, listés dans le tableau 1, ont été étudiés en psychométrie et d'autres en psychologie cognitive-expérimentale.

Plus important encore, de telles théories intègrent des informations provenant de niveaux d'analyses différents (Li, 2002). Dans la théorie présentée ici, les données sur le déclin de la densité des récepteurs dopaminergiques, lié au vieillissement, sont issues de l'analyse neurobiologique, alors que la plupart des phénomènes simulés se situent au plan compor-

tement. Une fois établis, les liens que l'on voit émerger entre les niveaux neurobiologique et comportemental pourraient fonctionner dans les deux directions. Par exemple, des données récentes suggèrent que des adultes âgés, capables de performances élevées, présentent parfois une activation bilatérale des aires corticales préfrontales plus importante que les adultes âgés moins performants (Cabeza, 2002). Dans ce cas, cette augmentation de la bilatéralité pourrait ne pas refléter une dédifférenciation du réseau neuronal liée à la variabilité stochastique, mais un recrutement compensatoire de voies de traitement supplémentaires.

Ce dernier exemple rappelle que le rôle de la variabilité comme agent du changement n'est pas toujours délétère. En fait, comme le soulignent les principales théories neurobiologiques et psychologiques, la variabilité agit souvent comme un moteur du développement des compétences comportementales au cours de la maturation et de l'apprentissage (Lautrey, 1990, 2002; Siegler, 1989). La notion de vicariance entre processus permet ainsi de caractériser à la fois la diversité et la flexibilité des différences interindividuelles dans l'utilisation des stratégies (Lautrey, 1990, 2002). La fonction, la valence et la signification de la variabilité varient d'un contexte à l'autre. Les modèles formels aident à spécifier ces contextes avec plus de précision.

Références bibliographiques

Allen, P. A., T. A. Weber & N. May. 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.

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. & U. Lindenberger. 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., H. W. Reese & J. R. Nesselroade. [1977] 1988. *Life-span developmental psychology: Introduction to research methods*. Hillsdale NJ, Erlbaum.

Braver, T. S., D. M. Barch, B. A. Keys, C. S. Carter, J. D. Cohen, J. A. Kaye, J. S. Janowsky, S. F. Yesavage, M. S. Mumenthaler, W. J. Jagust & B. R. Reed. 2001. « Context processing in older adults: Evidence for a theory relating cognitive control to neurobiology in healthy aging ». *Journal of Experimental Psychology: General*, 130: 746-763.

Cabeza, R. 2001. « Functional neuroimaging of cognitive aging ». In R. Cabeza & A. Kingstone (eds). *Handbook of functional neuroimaging of cognition*. Cambridge MA, MIT Press: 331-377.

Cabeza, R. 2002. « Hemispheric asymmetry reduction in old adults: The HAROLD Model ». *Psychology and Aging*, 17: 85-100.

Cardon, L. R. & D. W. Fulker. 1994. « A model of developmental change in hierarchical phenotypes with application to specific cognitive abilities ». *Behavior Genetics*, 24: 1-16.

Cattell, R. B. 1971. « Abilities: Their structure, growth, and action ». Boston MA: Houghton Mifflin.

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., M. Byrd & J. M. Swanson. 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 Jong, R. 2001. « Adult age differences in goal activation and goal maintenance ». *European Journal of Cognitive Psychology*, 13: 71-89.

Dragoi, V. & J. E. R. Staddon. 1999. « The dynamics of operant conditioning ». *Psychological Review*, 106: 20-61.

Dunn, J. C. & K. Kirsner. 1988. « Discovering functionally independent mental processes: The principle of reversed association ». *Psychological Review*, 95: 91-101.

Durstewitz, D., M. Kelc & O. Güntürkün. 1999. « A neurocomputational theory of the dopaminergic modulation of working memory functions ». *The Journal of Neuroscience*, 19-7: 2807-2822.

Edelman, G. M. 1987. « Neural Darwinism. The theory of neuronal group selection ». New York NY, Basic Books.

Ericsson, K. A. & J. Smith (eds). 1991. *Towards a general theory of expertise: Prospects and limits*. New York, Cambridge University Press.

Gobet, F. & H. A. Simon. 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.

Green, J. T., R. B. Ivry & D. S. Woodruff-Pak. 1999. « Timing in eye-blink classical conditioning and timed-interval tapping ». *Psychological Science*, 10 : 19-23.

Hertzog, C., B. P. Cooper & A. D. Fisk. 1996. « Aging and individual differences in the development of skilled memory search performance ». *Psychology and Aging*, 11 : 497-520.

Horn, J. L. 1989. « Models of intelligence ». In R. L. Linn (ed.). *Intelligence: Measurement, theory, and public policy*. Urbana IL, University of Illinois Press: 29-73.

Horn, J. L. & S. M. Hofer. 1992. « Major abilities and development in the adult period ». In R. J. Sternberg & C. A. Berg (eds). *Intellectual development*. New York, Cambridge University Press : 44-49.

Hultsch, D. F., S. W. S. MacDonald, M. A. Hunter, J. Levy-Bencheton & E. Strauss. 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.

Kinsbourne, M. 1981. « Single-channel theory ». In D. Holding (eds). *Human skills*. New York NY, John Wiley & Sons Ltd : 65-89.

Kinsbourne, M. & R. E. Hicks. 1978. « Functional cerebral space: A model for overflow, transfer and interference effects in human performance: A tutorial review ». In J. Requin (ed.). *Attention and Performance VII*. Hillsdale NJ, Lawrence Erlbaum Associates.

Lautrey, J. 1990. « Esquisse d'un modèle pluraliste du développement cognitif ». In M. Reuchlin, J. Lautrey, C. Marendaz & T. Ohlmann (eds). *Cognition: L'individuel et l'universel*. Paris, PUF : 185-213.

Lautrey, J. 2002. « A pluralistic approach to cognitive differentiation and development ». In R. J. Sternberg, J. Lautrey & T. Lubart (eds). *Models of Intelligence: International Perspectives*. Washington DC, American Psychological Association.

Li, S.-C. 2002. « Connecting the many levels and facets of cognitive aging ». *Current Directions in Psychological Science*, 11 : 38-43.

Li, S.-C., S. Aggen, J. R. Nesselroade & P. B. Baltes. 2001. « Short-term fluctuations in elderly people's sensorimotor functioning predict text and spatial memory performance ». *Gerontology*, 47 : 100-116.

Li, S.-C., L. Lindenberger & S. Sikström. 2001. « Aging cognition: From neuromodulation to representation ». *Trends in Cognitive Science*, 5: 479-486.

Li, S.-C. & U. Lindenberger. 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. Markowitsch (eds). *Cognitive neuroscience of memory*. Toronto, Hogrefe & Huber: 104-146.

Li, S.-C., U. Lindenberger & P. A. Frensch. 2000. « Unifying cognitive aging: From neuromodulation to representation to cognition ». *Neurocomputing*, 32-33: 879-890.

Li, S.-C., U. Lindenberger, B. Hommel, G. Aschersleben, W. Prinz & P. B. Baltes. 2002. *From differentiation to dedifferentiation: Lifespan ontogeny of the mental manifold*. Manuscript submitted for publication.

Li, S.-C. & S. Sikström. 2002. *Neurocomputational Frameworks Exploring Relations between Aging Neuromodulation, Cognitive and Sensorimotor Functions*. Manuscript submitted for publication.

Lindenberger, U. 2001. « Lifespan theories of cognitive development ». In N. J. Smelser & P. B. Baltes (eds). *International encyclopedia of the social and behavioral sciences*. Amsterdam, Elsevier Science: 8848-8854.

Lindenberger, U. & P. B. Baltes. 1994. « Aging and Intelligence ». In R. J. Sternberg (ed.). *Encyclopedia of human intelligence*. Vol. I. New York, Macmillan: 52-66.

Lindenberger, U. & P. B. Baltes. 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. & P. B. Baltes. 1999. « Die Entwicklungspsychologie der Lebensspanne (Lifespan-Psychologie): Johann Nicolaus Tetens zu Ehren (1736-1807) ». *Zeitschrift für Psychologie*, 207: 299-323.

Longeot, F. 1969. *Psychologie différentielle et théorie opératoire de l'intelligence*. Paris, Dunod.

Miller, E. K. & J. D. Cohen. 2001. « An integrative theory of prefrontal cortex function ». *Annual Review of Neuroscience*, 24: 167-202.

Molenaar, P. C. M., D. I. Boomsma & C. V. Dolan. 1991. « Genetic and environmental factors in a developmental perspective ». In D. Magnusson, L. A. Bergman, G. Rudinger & B. Törestad (eds). *Problems and methods in longitudinal research: Stability and change*. Cambridge UK, Cambridge University Press: 250-273.

Molenaar, P. C. M., H. M. Huizenga & J. R. Nesselroade. (Sous presse). « The relationship between the structure of inter-individual and intra-individual variability: A theoretical and empirical vindication of developmental systems theory ». In U. M. Staudinger & U. Lindenberger (eds). *Understanding human development. Lifespan psychology in exchange with other disciplines*. Dordrecht NL, Kluwer Academic Publishers.

Newell, A. & P. S. Rosenbloom. 1981. « Mechanisms of skill acquisition and the law of practice ». In J. R. Anderson (ed.). *Cognitive skills and their acquisition*. Hillsdale NJ, Lawrence Erlbaum Associates: 1-56.

Plomin, R. & F. M. Spinath. 2002. « Genetics and general cognitive intelligence (g) ». *Trends in Cognitive Sciences*, 6: 169-176.

Rabbitt, P., P. Osman, B. Moore & B. Stollery. 2001. « There are stable individual differences in performance variability, both from moment to moment and from day to day ». *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 54A: 981-1003.

Ratcliff, R., D. H. Spieler & G. McKoon. 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* (second edition). Mahwah NJ, Lawrence Erlbaum Associates: 1-90.

Reuchlin, M. 1978. « Processus vicariants et différences individuelles ». *Journal de Psychologie*, 2: 133-145.

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*. Paris, PUF: 159-189.

Salthouse, T. A. 1991. « Expertise as the circumvention of human processing limitations ». In K. A. Ericsson & J. Smith (eds). *Towards a general theory of expertise: Prospects and limits*. New York, Cambridge University Press: 286-300.

Salthouse, T. A. 1993. « Attentional blocks are not responsible for age-related slowing ». *Journal of Gerontology, Psychological Sciences*, 48: 263-270.

Schreurs, B. G., M. Bahro, S. E. Molchan, T. Sunderland & A. R. McIntosh. 2001. « Interactions of prefrontal cortex during exeblink conditioning as a function of age ». *Neurobiology of Aging*, 22-2: 237-246.

Servan-Schreiber, D., H. Printz & J. D. Cohen. 1990. « A network model of catecholamine effects: Gain, signal-to-noise ratio, and behavior ». *Science*, 249: 892-894.

Siegler, R. S. 1989. « Mechanisms of cognitive development ». *Annual Review of Psychology*, 40: 353-379.

Singer, T., P. Verhaeghen, P. Ghisletta, U. Lindenberger & P. B. Baltes. Sous presse. « The fate of cognition in very old age: Six-year longitudinal findings from the Berlin Aging Study (BASE) ». *Psychology and Aging*.

Tetens, J. N. 1777. « Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwicklung ». Leipzig, Weidmanns Erben und Reich.

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*. Springfield IL, Thomas: 3-20.

Welford, A. T. 1981. « Signal, noise, performance and age ». *Human Factors*, 23: 97-109.