

Enfance

<http://www.necplus.eu/ENF>

Additional services for **Enfance**:

Email alerts: [Click here](#)

Subscriptions: [Click here](#)

Commercial reprints: [Click here](#)

Terms of use : [Click here](#)



Neuroconstructivisme : comprendre les trajectoires développementales typiques et atypiques

Michael S. C. Thomas et Frank D. Baughman

Enfance / Volume 2014 / Issue 03 / September 2014, pp 205 - 236

DOI: 10.4074/S0013754514003036, Published online: 03 November 2014

Link to this article: http://www.necplus.eu/abstract_S0013754514003036

How to cite this article:

Michael S. C. Thomas et Frank D. Baughman (2014). Neuroconstructivisme : comprendre les trajectoires développementales typiques et atypiques. *Enfance*, 2014, pp 205-236 doi:10.4074/S0013754514003036

Request Permissions : [Click here](#)



Neuroconstructivisme : comprendre les trajectoires développementales typiques et atypiques

Michael S. C. THOMAS* et Frank D. BAUGHMAN**

RÉSUMÉ

Dans cet article, nous présentons une vue d'ensemble du neuroconstructivisme en tant que théorie du développement cognitif. Le neuroconstructivisme vise à intégrer la perspective piagétienne – selon laquelle le développement constitue une élaboration progressive de la complexité des représentations mentales au travers de processus liés à l'expérience – avec les données émergentes sur la nature du développement du fonctionnement cérébral. Il est donc postulé que les théories de la cognition doivent être contraintes par les propriétés du substrat dans lequel la cognition est implémentée. Nous précisons ici l'origine des approches neuroconstructivistes et nous résumons les aspects essentiels de la théorie en ce qui concerne le développement typique et atypique. Puis nous envisageons trois aspects du neuroconstructivisme. Tout d'abord, nous développons plus en détail l'idée que les théories de la cognition doivent être contraintes par les données expérimentales sur le fonctionnement cérébral. Ensuite, nous soulignons quelques-uns des progrès méthodologiques qui permettent de mieux analyser les trajectoires développementales, tout particulièrement dans le cas des troubles du développement. Enfin, nous présentons quelques exemples de l'utilisation des approches computationnelles pour mieux comprendre les mécanismes du développement, en particulier la modélisation connexionniste et la théorie des systèmes dynamiques. L'exposé s'achève en examinant quelques-uns des défis auxquels le neuroconstructivisme se trouve confronté.

MOTS-CLÉS : NEUROCONSTRUCTIVISME, DÉVELOPPEMENT COGNITIF, DÉVELOPPEMENT ATYPIQUE, DIFFÉRENCES INDIVIDUELLES, ANALYSE DE TRAJECTOIRES, MODÈLES COMPUTATIONNELS

Traduit de l'anglais par Henri Lehalle.

*Developmental Neurocognition Lab, Centre for Brain and Cognitive Development, Department of Psychological Science, Birkbeck College, Malet Street, Bloomsbury London WC1E 7HX, UK. *Email* : m.thomas@bbk.ac.uk

**School of Psychology and Speech Pathology, Curtin University, Kent Street, Bentley, Perth Western Australia 6102. *Email* : Frank.Baughman@curtin.edu.au

ABSTRACT

In this article, we give an overview of neuroconstructivism as a theory of cognitive development. Neuroconstructivism seeks to integrate a Piagetian perspective, that development constitutes a progressive elaboration in the complexity of mental representations via experience-dependent processes, with emerging findings on the nature of functional brain development. It is therefore premised on the view that theories of cognition should be constrained by the properties of the substrate in which cognition is implemented. We identify the origins of neuroconstructivist approaches, and summarise the core tenets of the theory with respect to typical and atypical development. We then consider three aspects of neuroconstructivism. First we address in more detail the idea that theories of cognition should be constrained by evidence from brain function. Second, we consider some of the methodological advances made to improve the analysis of developmental trajectories, particularly with respect to developmental disorders. Third, we give examples of the use of computational approaches to understand mechanisms of development, including connectionist modelling and dynamical systems theory. We finish by considering some of the challenges that lie ahead for neuroconstructivism.

KEY-WORDS: NEUROCONSTRUCTIVISM, COGNITIVE DEVELOPMENT, ATYPICAL DEVELOPMENT, INDIVIDUAL DIFFERENCES, TRAJECTORY ANALYSIS, COMPUTATIONAL MODELLING

Le neuroconstructivisme est une théorie relativement récente du développement cognitif qui vise à intégrer la perspective piagétienne – selon laquelle le développement constitue une élaboration progressive de la complexité des représentations mentales au travers de processus liés à l'expérience – avec les données émergentes sur la nature du développement du fonctionnement cérébral. De ce fait, il est postulé que les théories de la cognition doivent être contraintes par les propriétés du substrat dans lequel le système cognitif est implémenté. Alors que la psychologie du développement a essentiellement caractérisé les habiletés que les bébés et les enfants manifestent aux différents âges, le neuroconstructivisme s'intéresse à la compréhension des mécanismes qui assurent la transition entre ces différents états, et à leur degré de dépendance vis-à-vis des interactions avec l'environnement. Cela conduit à intégrer les recherches issues de différents niveaux d'analyse dans le but de modéliser les dynamiques multidimensionnelles du développement, en incluant par conséquent l'étude de la cognition, la modélisation computationnelle, l'imagerie cérébrale et la biologie du développement et de l'évolution. Cette approche se focalise principalement sur les trajectoires de développement à la fois pour les repérer et les décrire empiriquement, et aussi sur la compréhension des contraintes biologiques et environnementales qui produisent la variété de ces trajectoires, telles qu'on peut les observer dans le développement typique et atypique.

Dans cet article, nous présenterons les origines des approches neuroconstructivistes, et les propositions centrales qui sont au cœur de la théorie. Ensuite, nous envisagerons trois aspects du neuroconstructivisme. Tout d'abord nous développerons plus en détail l'idée selon laquelle les théories de la cognition doivent être contraintes par les données empiriques sur la fonction cérébrale. Puis nous envisagerons quelques-uns des progrès méthodologiques récents qui permettent de mieux analyser les trajectoires développementales tout particulièrement dans le cas des troubles du développement. Enfin, nous présenterons quelques exemples de l'utilisation des approches computationnelles dans le but de mieux comprendre les mécanismes du développement ; il s'agira plus particulièrement ici de la modélisation connexionniste et de la théorie des systèmes dynamiques. L'exposé s'achèvera en examinant quelques-uns des défis auxquels le neuroconstructivisme se trouve maintenant confronté.

LE CONTEXTE

L'émergence du neuroconstructivisme, dans les années 1990, résulte en partie de l'invention de nouvelles méthodes. Cela inclut les progrès réalisés dans l'étude comportementale des bébés, aboutissant à une meilleure appréhension des connaissances et des habiletés chez les bébés, ainsi que de leurs limites ; cela inclut également le progrès des techniques d'imagerie cérébrale qui permettent de mieux comprendre le développement du cerveau en fonctionnement, par

exemple l'imagerie par résonance magnétique (structurale et fonctionnelle), l'électroencéphalographie, la magnétoencéphalographie, l'imagerie spectroscopique proche infrarouge ; les progrès également dans la modélisation computationnelle et la robotique qui permettent de tester des hypothèses spécifiques sur les mécanismes responsables du changement développemental. Le terme de « neuroconstructivisme » a été utilisé par plusieurs auteurs, en particulier Karmiloff-Smith (1998, 2006), et Quartz et Sejnowski (1997), avant que le cadre théorique ne soit précisé de façon plus complète par Mareschal et ses collègues (Mareschal, Johnson, Sirois, Spratling, Thomas, & Westermann, 2007 ; Mareschal, Sirois, Westermann, & Johnson, 2007 ; Sirois *et al.*, 2008 ; Westermann *et al.*, 2007 ; Thomas *et al.*, 2008 ; Thomas, 2000).

Sur un plan théorique, l'émergence du constructivisme a résulté de deux facteurs. Le premier correspondait à la volonté de réconcilier les approches nativistes et empiristes du développement, en précisant les mécanismes par lesquels les déterminants biologiques et environnementaux interagissent, ce qui implique le souci d'intégrer des données provenant de disciplines opérant à de multiples niveaux de description. Le second facteur fut de fournir des réponses à l'encontre de théories développementales fortement influencées par des patterns de spécialisation fonctionnelle ou « modularité », observés à l'âge adulte.

De telles théories inspirées de l'état adulte pourraient être caricaturées comme étant « componentielles » et « unidirectionnelles », dans la mesure où le système cognitif est considéré ici comme étant assemblé à partir de composantes indépendantes et préspecialisées. Citons par exemple l'« épigénèse déterministe » qui considère les gènes comme étant directement responsables des phénomènes cognitifs et cérébraux ; ou encore la *modularité innée* selon laquelle la fonction des composantes cognitives serait spécifiée avant la mise en œuvre des processus développementaux liés à l'expérience, le développement consistant simplement à fournir le contenu des mécanismes cognitifs.

Le neuroconstructivisme soutient au contraire l'« épigénèse probabiliste » (voir Gottlieb, 2002, 2007) qui postule l'existence d'interactions bidirectionnelles entre les gènes, les mécanismes cérébraux et l'environnement ; et aussi la « modularité émergente » qui considère les spécialisations cognitives et cérébrales observées à l'âge adulte comme étant le résultat d'une orientation computationnelle « pertinente pour un domaine », combinée avec un processus développemental « dépendant de l'expérience », et non pas comme un précurseur du développement (Karmiloff-Smith, 1992, 1998 ; Johnson, 2000, 2001). Le principe général du neuroconstructivisme est la dépendance contextuelle plutôt que l'indépendance, et cela à chaque niveau de description. L'action des gènes se déroule dans le contexte de l'expression des autres gènes, l'activité des neurones s'effectue dans le contexte de celle des autres neurones, le développement des régions du cerveau s'insère dans le contexte de celui des autres régions, le cerveau lui-même se développe dans le contexte de l'ensemble du corps, et le corps opère dans le contexte d'un environnement physique et social.

UNE BRÈVE PRÉSENTATION DES PRINCIPES DU NEUROCONSTRUCTIVISME

Mareschal *et al.* (2007) résument les principales caractéristiques du neuroconstructivisme en énonçant : un principe central, la « dépendance contextuelle », trois mécanismes généraux de « compétition », de « coopération », et de « chronotopie », deux processus développementaux de « proactivité » et de « spécialisation progressive », et un phénomène essentiel de « représentations partielles ». Par ailleurs, ils énumèrent un ensemble de contraintes développementales qui opèrent à chaque niveau de description (voir également Sirois *et al.*, 2008 ; Westermann *et al.*, 2007 ; Westermann, Thomas, & Karmiloff-Smith, 2010). Nous définirons tour à tour chacun de ces aspects.

Au cœur de la théorie se trouve l'idée que le développement correspond à l'élaboration de patterns neuronaux d'activation qui résultent de l'expérience. L'acquisition de connaissances inclut l'émergence de nouvelles représentations devenues effectives grâce au processus d'élaboration neuronale. L'émergence et le développement des représentations sont influencés par le principe de « dépendance contextuelle ». Les structures neuronales qui produisent les représentations mentales sont fortement dépendantes des contextes, au niveau de la cellule, des régions du cerveau, du cerveau lui-même, de l'ensemble du corps et de l'environnement social.

Les mécanismes qui produisent le développement comportent des aspects de « compétition », de « coopération » et de « chronotopie ». La complexité représentationnelle est le résultat de ces processus, de sorte que les régions cérébrales et les réseaux de neurones deviennent progressivement plus finement réglés jusqu'à ressembler au fonctionnement adulte. La compétition entraîne la spécialisation des composantes d'un système. Sa finalité est de permettre la constitution de représentations minimales stables. La coopération est un mécanisme impliqué dans l'intégration de plusieurs contributeurs pour la réalisation d'une fonction d'ensemble. Son but est de permettre une efficacité globale par la coordination de fonctions spécifiques mais reliées entre elles. Compétition et coordination construisent un système suffisant qui comporte cependant un certain degré de redondance qui le rend résistant lors de lésions. La chronotypie réfère à l'aspect temporel du développement : des événements se produisent à un moment donné et dans un contexte temporalisé ; c'est le cas des séquences de l'expression des gènes, ou de la plasticité adaptative qui se manifeste à différentes périodes et dans différentes parties du système en développement.

Le développement est soutenu par deux processus. La « proactivité » saisit l'idée d'un enfant actif dans son environnement. L'émergence de représentations plus complexes dépend des interactions de l'enfant dans son environnement. Plutôt que d'être un récepteur passif, l'enfant sélectionne l'information disponible. La « spécialisation progressive » rend compte de l'idée selon laquelle les événements vécus par l'enfant déterminent la manière dont il va s'y adapter, et

cela détermine également la manière dont il s'adaptera aux événements futurs (Piaget, 1954). Au niveau cérébral, les systèmes neuronaux deviennent plus spécialisés avec le développement ; ils ajustent leur fonctionnement aux domaines particuliers selon l'expérience qu'ils en ont. Par exemple, en ce qui concerne la vision, les systèmes responsables de la reconnaissance des visages ou de la reconnaissance des mots écrits constituent des spécialisations qui dépendent de l'expérience et qui se forment à partir d'un système initialement plus général de reconnaissance des objets. Lorsque des circuits neuronaux se sont installés, il peut être difficile de les modifier ; cette difficulté peut être due à une réduction intrinsèque de la plasticité ou à la stabilisation du système dans le cadre du processus d'apprentissage (Thomas & Johnson, 2008).

Ces mécanismes et processus produisent une trajectoire développementale qui, à chaque moment de son déroulement, est déterminée par les exigences immédiates de l'environnement et non pas par la nécessité de converger vers un état adulte à atteindre. Cette adaptation locale peut souvent être obtenue au moyen de petites transformations des représentations mentales déjà existantes, aboutissant à des « représentations partielles » (par ex. pour des objets) qui sont fragmentées et distribuées dans toute une gamme des régions du cerveau. Un comportement donné, en référence à un objet ou à une situation, ne requiert pas automatiquement l'activation de tous les aspects de la représentation correspondante, mais seulement de ceux qui sont pertinents pour la tâche ou la situation. Par conséquent, le neuroconstructivisme postule que les représentations mentales de concepts ne sont pas nécessairement, ni même souvent, des représentations « complètes » (d'autant plus qu'une connaissance complète d'un objet quelconque ou d'un événement est rarement possible). Au contraire, les représentations sont distribuées et partielles. Ainsi, l'élaboration neuronale induit l'émergence de représentations partielles plus complexes.

Le neuroconstructivisme considère le développement comme une adaptation à de nombreuses contraintes en interaction, et les différences individuelles comme le résultat de la variabilité des contraintes telles qu'elles se présentent pour un enfant donné. De telles influences peuvent stimuler et enrichir le développement, ou au contraire le restreindre. Ces « contraintes développementales » sont appréhendées en termes de gènes et d'interactions cellulaires (*encellment*), cérébrales (*embrainment*), corporelles (*embodiment*), et sociales (*ensocialment*).

Au niveau des *gènes*, l'activité génétique est considérée comme exerçant une forte influence sur le développement. Mais ce n'est pas en adoptant la conception traditionnelle qui, sur le modèle d'une causalité directe « une cause, un effet », postule que l'action des gènes a directement des conséquences développementales. Au contraire, dans le contexte de l'activité qui se manifeste au niveau génétique, le neuroconstructivisme envisage le développement comme dépendant d'interactions bidirectionnelles multiples entre les gènes, le comportement et l'environnement. Ainsi, le neuroconstructivisme valorise l'épigenèse probabiliste (Gottlieb, 2007) : la probabilité et l'intensité avec laquelle

des gènes sont actifs dans l'expression de la libération de protéines dépendent de signaux aussi bien internes qu'externes.

L'idée d'« interaction cellulaire » (*encellment*) exprime le fait que, au niveau neuronal, le développement des cellules est influencé par leurs interactions avec d'autres cellules dans leur environnement. Les cellules se développent pour former des réseaux tout en se spécialisant progressivement, en raison à la fois de l'activité neuronale spontanée, générée de façon interne, et aussi du feedback provenant du comportement externe. Au niveau cellulaire, l'activité neuronale induit un changement qui se manifeste par l'élaboration des réseaux neuronaux sous-jacents ; l'élaboration de ces réseaux offre la possibilité de soutenir l'émergence de représentations mentales progressivement plus complexes. Dans ce contexte, l'expérience modifie les réseaux neuronaux qui en retour soutiennent les représentations de l'expérience.

Parler d'« interaction cérébrale » (*embrainment*) signifie que le développement du cerveau est déterminé par le développement des régions du cerveau. À l'opposé des conceptions modulaires du développement, le neuroconstructivisme souligne la nature interactive des relations entre les régions du cerveau pendant le développement. Les régions du cerveau deviennent progressivement mieux ajustées à leurs fonctions, et cet ajustement résulte de processus qui dépendent de l'expérience. Différentes régions cérébrales deviennent plus fortement connectées les unes aux autres, en raison de leur propre histoire qui est d'avoir été coactivées pour fournir des comportements fréquents et importants pour l'enfant.

Le neuroconstructivisme considère le corps comme une contrainte importante (parfois un filtre) pour le cerveau en développement. En effet, c'est au travers du corps que l'enfant est proactif en explorant son environnement. On peut donc parler des contraintes de l'« interaction corporelle » (*embodiment*). Ainsi, nos organes sensoriels déterminent fortement les représentations possibles (par ex. les humains n'ont pas les moyens de voir la totalité du spectre de la lumière). Certaines contraintes persistent, d'autres changent au cours du développement. Par exemple, pendant les premiers mois de la vie humaine, l'acuité visuelle et le contrôle moteur sont particulièrement limités chez les bébés. Cette contrainte du développement précoce restreint les expériences possibles pour le bébé, limitant de ce fait les changements de complexité représentationnelle. Lorsque les jeunes enfants acquièrent une plus grande mobilité, l'étendue des expériences dont ils sont capables s'accroît. En retour, l'accroissement des interactions de l'enfant avec son environnement induit une élaboration progressive du niveau neuronal et finalement permet d'augmenter la complexité de ses représentations du monde environnant.

La contrainte des « interactions sociales » (*ensocialment*) indique que les expériences sociales jouent un rôle important en modelant le développement de l'esprit incarné. Le type d'expérience que l'enfant éprouve, et sa nature, de même que l'information qu'il extrait de l'environnement social, vont contraindre

l'émergence de l'élaboration neuronale. Ces expériences se déroulent d'abord avec les personnes proches qui s'occupent de lui, mais au fur et à mesure que l'enfant grandit, les interactions avec les pairs constituent une contrainte sociale de plus en plus importante.

Enfin, le neuroconstructivisme souligne que les phénomènes développementaux qui se déroulent dans le cerveau doivent être analysés dans le cadre plus large de la biologie développementale évolutionniste. Une préoccupation adaptative sous-tend et informe les fonctions qui s'établissent au cours du développement cérébral. Qu'est-ce que l'évolution a prévu que le système fasse ? Quelles sont les contraintes neuronales implémentées dans la structure du cerveau qui permettent à l'individu d'atteindre des objectifs quand l'enfant est élevé dans un environnement normal ? Et, en ce qui concerne l'important domaine de l'éducation, comment de telles contraintes peuvent-elles répondre à des environnements nouveaux sur un plan évolutionniste, avec des inventions culturelles comme l'écriture ou l'usage des nombres ?

Ce bref exposé des concepts au cœur du neuroconstructivisme s'est situé à un niveau de discours relativement abstrait, mais à l'origine leur présentation s'appuyait sur des exemples concrets de phénomènes développementaux (Mareschal *et al.*, 2007 ; Sirois *et al.*, 2008 ; Westermann *et al.*, 2007). Le lecteur intéressé peut retrouver ces arguments tels qu'ils apparaissent dans ces exemples concrets repris de nombreux domaines comme la perception visuelle précoce, l'habituation chez les bébés, la reconnaissance des objets, le développement phonologique ou le rôle de la reconnaissance des visages dans la cognition sociale.

LA COHÉRENCE LOGIQUE DES NIVEAUX DE DESCRIPTION ET SON IMPACT SUR LES THÉORIES DE LA COGNITION

Un aspect central de l'approche neuroconstructiviste est de soutenir que les théories de la cognition doivent être en accord avec les théories du fonctionnement cérébral et, de même, que les théories du développement cognitif doivent être en accord avec celles du développement du fonctionnement cérébral. Le cadre d'analyse n'en devient pas pour autant réductionniste, et il est donc important de préciser pourquoi. À nouveau, de ce point de vue, l'approche neuroconstructiviste peut être perçue comme une réponse aux théories dominantes dans les années 1980 et 1990. Les théories traditionnelles de la cognition ont été développées en se fondant sur des études comportementales et sur l'analyse de tâches, indépendamment de la prise en compte de la manière dont la cognition pourrait être implémentée dans le cerveau. Cela peut être dû, en partie, au fait qu'à cette époque on ne connaissait que peu de chose sur la manière dont le cerveau traite les informations. Mais cela peut être dû aussi au fait que la psychologie cognitive était influencée par la métaphore computationnelle de l'esprit. Cette métaphore pose que l'esprit pourrait être décrit sur le modèle d'un ordinateur de bureau (c'est-à-dire un ordinateur selon

la conception de von Neumann), pour lequel une distinction peut être faite entre le software qui correspond au fonctionnement et le hardware sur lequel le software est implémenté. Le software peut être implémenté sur de nombreux types différents de hardware (pourvu qu'ils soient « Turing-équivalents »), d'où l'idée que le *software* pourrait être envisagé indépendamment du *hardware*. Selon la métaphore traditionnelle de l'ordinateur, le travail du psychologue est d'analyser le software du fonctionnement du cerveau, tandis que les chercheurs qui travaillent directement sur le cerveau doivent analyser comment ce software est implémenté dans le substrat que constitue le cerveau.

Cette conception est devenue plus explicite avec David Marr, spécialiste de la vision (1982), qui distinguait trois niveaux de description relatifs à la computation. Le « niveau computationnel » caractérise le problème auquel le système cognitif est confronté dans un domaine donné, mais sans indiquer comment le problème doit être résolu. Le « niveau algorithmique » indique la manière de résoudre le problème. Le « niveau de l'implémentation » précise le substrat physique ou le mécanisme qui permettra de procéder à la computation. Chaque niveau est considéré comme une réalisation du niveau précédent. Les théories de la cognition se préoccupent du niveau algorithmique. Marr argumente en faveur de l'idée selon laquelle un processus peut être décrit et analysé indépendamment à chacun de ces trois niveaux. En d'autres termes, la cognition peut être analysée indépendamment de son implémentation dans le cerveau.

Il y a deux failles dans cette argumentation. Tout d'abord, au cours du temps, la structure du cerveau est influencée par son activité. C'est-à-dire que le cerveau en développement contraint les possibilités de représentations mentales (les patterns d'activation neuronale) ; mais simultanément, en raison du mécanisme qui rend le cerveau en développement dépendant des expériences, l'activité neuronale elle-même modifie les structures sous-jacentes du cerveau. Ainsi, loin d'être indépendant, le *software* de l'esprit change le *hardware* du cerveau. Ensuite, bien que des arguments mathématiques permettent de montrer que le même *software* peut être implémenté sur différents *hardwares* (pourvu que le *software* implique des fonctions calculables et que le hardware soit Turing-équivalent), en pratique les propriétés du *hardware* peuvent rendre plus ou moins facile le fonctionnement en temps réel de certains *softwares*. Étant donné que la nature de la cognition est d'être obligatoirement adaptative (c'est-à-dire qu'elle doit produire des comportements de façon suffisamment rapide pour assurer la survie de l'individu et lui permettre d'atteindre ses buts), il y a de fortes chances pour que le *software* de l'esprit soit facile et rapide à implémenter sur le substrat du cerveau. Cela conduit à penser que la théorie cognitive, dans la mesure où elle reste influencée par la métaphore computationnelle de l'esprit (celle de l'ordinateur), doit être révisée pour être en accord avec le type de computation facile à implémenter au niveau cérébral (Thomas & McClelland, 2008). Cette révision se met en place progressivement et se trouve au cœur des préoccupations du neuroconstructivisme en tant que théorie du développement cognitif.

Pour éclairer ce que cette reformulation pourrait entraîner, il nous faut d'abord rappeler rapidement les contraintes d'implémentation dans le cas d'un ordinateur de bureau. Quel type de computation se trouve être facile pour un ordinateur de bureau ? Un ordinateur est capable de traiter, avec la même structure abstraite et de façon équivalente, n'importe quel contenu (ce qui est donc idéal pour faire de la logique !). Avec ces systèmes, l'abstraction est aisée. En effet, la computation se base sur des mécanismes de traitement généraux, indépendants des domaines (le processeur central, ou CPU, effectue les calculs pour tout type de contenu). La circulation de l'information est rapide et facile entre la mémoire à long terme (le disque dur), la mémoire de travail (la mémoire vive ou mémoire RAM) et le processeur (CPU). Ainsi, la puissance de l'ordinateur est déterminée par la vitesse du processeur, la vitesse du transfert de l'information, la taille de la mémoire de travail et celle du disque dur. L'intelligence du système dépend du *software*, pourvu que la contrainte de temps ne soit pas importante (c'est-à-dire qu'un nouveau *software* pourra tourner sur un vieil ordinateur, mais très lentement !).

À quoi ressemblent les contraintes d'implémentation dans le cas du cerveau ? Nous n'avons pas encore de réponses définitives à cette question, mais quelques réflexions émergent. Fondamentalement, les connaissances font partie de la structure du système : elles sont encodées dans la force des connexions entre les neurones. De ce fait, les connaissances ne peuvent pas être facilement déplacées autour du système, si bien que le système ne peut pas facilement produire de l'abstraction. Au contraire, les circuits computationnels ont un contenu spécifique et, en effet, le cerveau préfère enregistrer l'information selon des codes sensori-moteurs. Le traitement lui-même est sensible au contexte, basé sur les ressemblances, sensible à la familiarité et anticipateur. Il n'y a pas de mécanismes de traitement généraux indépendants des domaines ; les mécanismes de traitement sont au contraire spécifiques aux domaines. Le traitement de l'information est intrinsèquement local, et le contrôle global des processus doit être implémenté au travers de systèmes spécifiques adaptés (par exemple, des systèmes intégrés avec une très importante connectivité, ou des systèmes de neurotransmetteurs ayant une influence par diffusion spatialisée). La plasticité est modulée par les finalités actuelles de l'organisme (émotions), et les ressources pour la plasticité diminuent avec l'âge. Toutes ces contraintes d'implémentation s'opposent à celles que l'on décrit pour les ordinateurs de bureau. (Voir O'Reilly, Hazy, & Herd, sous presse ; O'Reilly, Herd, & Pauli, 2010, pour d'autres conceptions récentes de l'architecture cognitive du cerveau ; Price & Friston, 2005, pour des arguments montrant que les constructions cognitives doivent être révisées pour être en accord avec les contraintes des mécanismes cérébraux).

Examinons plus en détail l'une de ces contraintes d'implémentation (Thomas & McClelland, 2008). Si nous partons du principe que les connaissances sont très difficiles à déplacer dans notre système de traitement de l'information, parce qu'elles sont construites dans la structure du cerveau, à quelle sorte d'architecture cognitive sommes-nous conduits ? Quatre aspects principaux sont à considérer.

Tout d'abord, il nous faut distinguer deux manières de coder les connaissances : les représentations latentes et actives (Munakata & McClelland, 2003). Les connaissances latentes correspondent aux informations stockées dans les forces des connexions à partir de l'accumulation des expériences. De leur côté, les connaissances actives correspondent aux informations contenues dans les éléments du système actuellement activés. Clairement, les deux sortes de représentation sont reliées puisque les activations dépendent des forces de connexion. Mais, tout particulièrement dans le cas des réseaux récurrents avec une activation cyclique, il peut y avoir des différences subtiles. Les activations contiennent une trace des événements récents (c'est-à-dire savoir comment sont les choses au moment présent), tandis que les connaissances latentes représentent un historique de l'expérience (c'est-à-dire savoir comment les choses ont tendance à être). Des différences dans la capacité de maintenir les activations présentes (par ex. des différences dans la force des circuits récurrents) peuvent produire des erreurs au niveau des comportements quand le système dévie vers des manières de se comporter plus typiques (Munakata, 1998 ; Morton & Munakata, 2002).

En second lieu, si l'information doit être déplacée autour du système, par exemple en partant d'un système (épisodique) fondé sur des exemples pour aller vers un système plus général (sémantique), cela requiert des structures spéciales et des processus spéciaux (potentiellement coûteux en temps). Ainsi, McClelland, McNaughton et O'Reilly (1995) proposent l'existence d'un dialogue entre des registres séparés, situés dans l'hippocampe et dans le néocortex, de manière à transférer progressivement les connaissances en jeu depuis la mémoire épisodique jusqu'à la mémoire sémantique.

Ensuite, l'information est traitée dans le même substrat que celui où elle est enregistrée. Par conséquent, les souvenirs à long terme sont des structures actives qui effectuent des calculs sur les contenus. Un système de contrôle stratégique externe joue le rôle d'activer spécifiquement, dans le système à long terme, les connaissances pertinentes pour le contexte actuel en fonction des buts recherchés. Sur un plan anatomique, cette distinction correspond grossièrement au cortex frontal/antérieur (contrôle stratégique) et postérieur (long terme). Sur un plan computationnel, le système de contrôle a des propriétés spécifiques pour jouer ce rôle.

Cette conception signifie, d'une manière quelque peu contre-intuitive, que le système de contrôle n'a pas de contenu. Il est en fait plus exact de dire que le système de contrôle contient des emplacements qui servent à activer différentes régions du système à long terme. Le système de contrôle peut contenir des plans (des séquences d'emplacements) et il peut être impliqué dans l'apprentissage de concepts abstraits (en utilisant un emplacement pour co-activer temporairement des portions de connaissances à long terme antérieurement non reliées, alors que l'apprentissage selon Hebb construit une association entre elles) ; mais il ne contient pas du contenu à la manière d'une mémoire de travail générale du point de vue des domaines. L'étude des systèmes frontaux revient ainsi à

explorer les dynamiques d'activation de ces emplacements et leur implication dans l'apprentissage (voir par exemple le travail de Davelaar & Usher, 2002 ; et aussi Usher & McClelland, 2001).

Enfin, la prise en compte des contraintes de l'implémentation cérébrale change la manière dont nous devrions concevoir, dans les systèmes de traitement, le concept même de généralité interdomaines. Il est peu probable qu'il existe dans le cerveau un système de traitement général qui serait « bon à tout faire », c'est-à-dire qui pourrait alternativement représenter le contenu de nombreux domaines. Cependant, il peut y avoir des systèmes généraux impliqués dans la gestion de nombreux processus disparates sans pour autant prendre en charge le contenu de ces systèmes, des systèmes généraux qui pourraient « fourrer leur nez partout ». En attendant, la mémoire à court terme, ou la mémoire de travail (par exemple telle que réalisée par les représentations actives contenues dans la boucle récurrente d'un réseau) est susceptible de constituer tout un éventail de systèmes indépendants de prise en charge, chacun ayant sa propre boucle de contenu spécifique.

En résumé, bien qu'il se focalise sur le cerveau, le neuroconstructivisme n'est pas réductionniste. Cela dit, son intention est bien d'infléchir la théorie cognitive. La théorie cognitive doit en effet dépasser sa centration sur les mécanismes généraux (comme la mémoire de travail) pour valoriser les mécanismes spécifiques à chaque domaine et privilégier les codes sensori-moteurs (et non plus l'abstraction) comme forme de représentation. Un aspect essentiel de la manière dont la cognition opère, en fonction du contexte et des buts poursuivis, est l'activation (*vs* inhibition) de structures spécifiques aux domaines et pertinentes (*vs* non pertinentes) pour la tâche. La théorie développementale, de son côté, devra caractériser l'émergence de ces systèmes spécifiques aux domaines, repérer l'ajustement des dynamiques de contrôle et les changements sur le plan de l'influence du contexte et des buts poursuivis.

LES DÉVELOPPEMENTS TYPIQUES ET ATYPIQUES

Comme on l'a vu, le neuroconstructivisme s'intéresse aux contraintes qui opèrent à de nombreux niveaux pour déterminer les trajectoires de développement. La variabilité de ces contraintes peut conduire à modifier les trajectoires, expliquant ainsi les différences individuelles et les développements atypiques. Pour le neuroconstructiviste, les troubles du développement (en particulier) peuvent servir à illustrer la manière dont les contraintes opèrent au niveau de description génétique, neuronale, physique et sociale, pour façonner le développement cognitif. Par conséquent, l'étude de tels troubles est déterminante pour mettre en lumière la nature de ces contraintes. Les cas les plus informatifs sont probablement ceux dont le profil cognitif est irrégulier, avec des patterns particuliers de force et de faiblesse. Quand les aptitudes verbales et non verbales se développent de façon décalée, ou qu'il y a apparemment un retard différentiel dans le développement d'habiletés, comme la lecture ou la reconnaissance des

visages, malgré les sollicitations d'un environnement normal, des contraintes atypiques doivent être impliquées, d'une manière ou d'une autre, dans tout ou partie des processus cognitifs qui sous-tendent ces habiletés.

L'idée que le développement atypique puisse, comme le développement typique, être caractérisé comme une adaptation à de nombreuses contraintes en interaction qui façonnent la trajectoire, s'oppose aux théories qui présument que les troubles résultent de défaillances isolées localisées dans des modules fonctionnels spécifiques de développement. Le point de vue modulaire sur les troubles du développement illustre le type de théories componentielles et unidirectionnelles qui ont provoqué, à l'origine, l'émergence du neuroconstructivisme (Karmiloff-Smith, 1998, 2009 ; Thomas & Karmiloff-Smith, 2002 ; Thomas, Purser, & Richardson, 2013). Les explications modulaires étaient caractéristiques des premières études menées sur plusieurs troubles. Par exemple, l'autisme a d'abord été considéré comme résultant de la défaillance d'un module de développement inné et destiné à l'expression de la théorie de l'esprit (Frith, Morton, & Leslie, 1991) ; de même, les troubles spécifiques du langage (SLI : *Specific Language Impairment*) étaient supposés relever d'une défaillance sélective située dans un module génétiquement préspecifié pour la syntaxe (van der Lely, 2005).

Cependant, il y a de bonnes raisons de penser que le développement est la clé de l'émergence des profils cognitifs atypiques, parce que, précisément, ces profils ne se conservent pas nécessairement sous la même forme au cours du développement. Par exemple, Paterson, Brown, Gsödl, Johnson et Karmiloff-Smith (1999) ont étudié les aptitudes langagières et numériques de jeunes enfants porteurs de troubles génétiques liés soit au syndrome de Down soit au syndrome de Williams. Ces deux syndromes présentent des patterns cognitifs caractéristiques en termes de réussites et de déficits, tout en étant associés à des difficultés d'apprentissage. Or, Paterson *et al.* ont observé chez ces jeunes enfants un pattern cognitif de réussite et de déficit assez différent de celui qui est observé chez les adultes porteurs des mêmes troubles. Ainsi, le profil chez les jeunes enfants n'est pas une version en miniature de celui des adultes, ce qui implique de considérer le processus de développement comme un facteur déterminant. Cela revient à dire que les caractéristiques d'un profil cognitif hétérogène dépendent de l'âge auquel il est évalué.

L'étude du développement atypique a permis de souligner certaines idées essentielles du neuroconstructivisme (Westermann, Thomas, & Karmiloff-Smith, 2010). Par exemple, dans certains cas, la localisation et la spécialisation des aires corticales apparaissent atypiques. Ainsi, les adultes porteurs du syndrome de Williams manifestent une aptitude à la reconnaissance des visages qui se situe dans les limites de la normalité, mais les études électrophysiologiques, qui examinent les potentiels évoqués, révèlent une activité neuronale différente de celle d'un groupe contrôle typique (Grice *et al.*, 2001). Par ailleurs, les données de l'imagerie cérébrale suggèrent des différences sur le plan des contraintes de chronotopie : au cours du temps, on observe des changements de la connectivité

et de la plasticité associée dans des troubles comme l'autisme ou le syndrome de Down (par ex. Becker *et al.*, 1986 ; Chugani *et al.*, 1999). On a suggéré également que des différences dans le codage de l'input pouvaient avoir des effets en cascade sur la manière dont d'autres habiletés cognitives sont acquises, par exemple dans le cas de l'autisme, des troubles spécifiques du langage (SLI) et de la dyslexie. Dans le cas de ces troubles, il est possible qu'une même structure atypique au niveau de la représentation de l'input entraîne un déficit de traitement à des niveaux beaucoup plus élevés dans la hiérarchie des systèmes de représentation. Des différences dans les contraintes corporelles (*embodiment*) peuvent également avoir un impact sur la trajectoire de développement. Par exemple, Sieratzki et Woll (1998) ont suggéré que, chez les enfants qui souffrent d'une atrophie musculaire spinale – un trouble qui réduit la mobilité précoce –, le développement du langage pourrait être accéléré en tant que moyen compensatoire utilisé par le jeune enfant pour contrôler son environnement. Enfin, un enfant atypique co-détermine un environnement social atypique, par exemple au travers des attentes et des réactions des parents et des pairs, ce que l'on a décrit comme influençant le développement de ces enfants (par ex. Cardoso-Martins, Mervis, & Mervis, 1985).

Évidemment, quand on souligne que le développement est une trajectoire et que le développement atypique est une trajectoire qui résulte de contraintes atypiques, il est d'autant plus important, d'une part, de disposer d'un vocabulaire suffisamment riche pour décrire la diversité des trajectoires, et d'autre part d'être capable de formuler et de tester des hypothèses précises sur les différences de contraintes et de mécanismes de changement pour tel ou tel trouble. Cela nous conduit aux progrès réalisés respectivement sur le plan des techniques méthodologiques et sur celui de la modélisation computationnelle du développement.

LES MÉTHODES D'ANALYSE DES TRAJECTOIRES DÉVELOPPEMENTALES

La centration sur les changements au cours du temps a suscité de nouvelles méthodes permettant de décrire, d'analyser et de comparer les trajectoires développementales suivies par différents systèmes cognitifs. C'est tout particulièrement le cas quand nous voulons étudier la variabilité des trajectoires chez les enfants au développement typique et atypique. Le profil cognitif associé à n'importe quel trouble du développement n'est pas d'emblée achevé à la naissance ; il se développe graduellement et parfois sous des formes différentes selon l'âge. Cela ne peut être étudié qu'en suivant l'évolution des profils atypiques au cours du temps. De nouvelles méthodes ont précisément été inventées dans ce but (par ex. Knowland & Thomas, 2011 ; Thomas *et al.*, 2009 ; Westermann, Thomas, & Karmiloff-Smith, 2010).

L'utilisation des trajectoires pour étudier la variabilité cognitive contraste avec les méthodes qui évaluent les différences en comparant des instantanés

statiques à certains moments du développement (par ex. Hodapp, Burack, & Zigler, 1990 ; Leonard, 1998). Par exemple, quand il s'agit d'étudier des déficits comportementaux chez des individus porteurs d'un trouble du développement, une méthode courante consiste à procéder par appariement. La question posée est alors de savoir si le groupe porteur du trouble présente un comportement en adéquation avec son âge moyen. Pour répondre à cette question, le groupe porteur du trouble est apparié avec des enfants typiques de deux groupes contrôle différents, l'un basé sur l'âge chronologique, l'autre sur l'âge mental (ce dernier étant constitué à partir d'un test standardisé pertinent pour le domaine cognitif). Si le groupe porteur du trouble présente une déficience en comparaison du groupe apparié selon l'âge chronologique mais n'en présente pas en comparaison du groupe apparié selon l'âge mental, les individus porteurs du trouble sont considérés comme présentant un « retard développemental » pour l'habileté en question. Par ailleurs, si le groupe porteur du trouble présente une déficience en comparaison des deux groupes contrôle, alors le groupe porteur du trouble est considéré comme présentant un développement « déviant » ou « atypique ».

En définitive, cette approche par appariement envisage l'âge comme un facteur explicite dans le cadre de la planification adoptée. Obligatoirement, cela restreint son aptitude à décrire les changements sur la durée du développement. Une méthodologie analytique alternative est basée sur l'idée de trajectoires et donc sur des modèles de croissance (Annaz *et al.*, 2009 ; Jarrold & Brock, 2004 ; Rice, 2004 ; Singer Harris, Bellugi, Bates, Jones, & Rossen, 1997 ; Thomas *et al.*, 2001, 2006 ; Thomas, Purser, & van Herwegen, 2011). Avec cette approche alternative, l'objectif est d'abord de construire une fonction reliant la performance et l'âge pour une tâche expérimentale spécifique, et ensuite d'évaluer si cette fonction diffère en comparant le groupe au développement typique et le groupe porteur du trouble. L'utilisation de trajectoires pour l'étude du développement tire son origine de la modélisation en courbes de croissance (voir par exemple : Chapman, Hesketh, & Kistler, 2002 ; Rice, 2004 ; Rice *et al.*, 2005 ; Singer Harris *et al.*, 1997 ; Thelen & Smith, 1994 ; van Geert, 1991) et plus largement de la prise en compte de la forme du changement au cours du développement (Elman *et al.*, 1996 ; Karmiloff-Smith, 1998).

Le but de l'approche basée sur les trajectoires pour l'étude du développement atypique est double. Tout d'abord, comme on l'a vu, il s'agit de chercher à construire une fonction reliant la performance et l'âge pour une tâche expérimentale spécifique. Des fonctions sont construites séparément pour le groupe typique et pour le groupe porteur du trouble, et ces fonctions sont alors comparées. Ensuite, l'objectif est d'éclairer les interactions causales entre les composantes cognitives au cours du développement. Pour cela, on détermine les relations développementales entre différentes tâches expérimentales en évaluant dans quelle mesure la performance dans une tâche prédit, au cours du temps, la performance dans une autre tâche. À nouveau, les relations développementales trouvées pour le groupe porteur d'un trouble peuvent être comparées à celles observées pour un groupe au développement typique. Les trajectoires peuvent

être construites de trois manières : 1. elles peuvent être construites à partir de données recueillies à une seule période de temps, auprès d'un échantillon d'individus différant, transversalement, selon l'âge et/ou l'habileté ; 2. elles peuvent être construites à partir de données recueillies sur plusieurs périodes de temps, en repérant les changements longitudinaux pour des individus habituellement de même âge ; 3. on peut aussi combiner les deux méthodes, avec des individus de différents âges suivis sur deux ou plus de deux périodes de temps. Dans la plupart des cas, les analyses utilisent des méthodes de régression linéaire ou non linéaire, en comparant par exemple, pour les deux groupes, la « valeur au départ » (*intercept*) et la pente des droites de régression qui s'ajustent le mieux (Thomas *et al.*, 2009).

La méthode des trajectoires n'est pas sans avoir ses propres inconvénients. Elle impose plusieurs exigences sur le plan des mesures comportementales. Ainsi, elle repose sur l'utilisation de tâches expérimentales qui doivent rester sensibles avec l'âge et pour toute l'étendue des habiletés des enfants étudiés. Ces tâches doivent permettre d'éviter les effets plancher et plafond quand c'est possible. Elles doivent enfin assurer une cohérence conceptuelle avec le domaine étudié. La cohérence conceptuelle signifie que le comportement doit cerner les mêmes processus cognitifs sous-jacents, aux différents âges et niveaux d'habileté. Il faut souligner que le premier de ces critères, la sensibilité de la tâche pour une large étendue d'âge, est probablement le plus difficile à respecter. C'est particulièrement le cas dans les domaines qui caractérisent le développement précoce, où des mesures peuvent présenter des effets plafond à un moment où d'autres domaines manifestent encore des changements comportementaux importants avec le temps. Dans le domaine du langage, par exemple, l'expression orale atteint des niveaux plafond d'exactitude bien avant le vocabulaire et la syntaxe. Ceci peut compromettre notre aptitude à évaluer des relations développementales entre des habiletés qui atteignent un plateau à des âges différents.

Actuellement, un défi essentiel pour l'étude du développement cognitif consiste à calibrer les systèmes de mesure pour garantir la sensibilité des tâches à chaque niveau d'âge tout en assurant également la cohérence conceptuelle sur de larges périodes de temps. Il y a peu d'indices comportementaux qui soient pertinents sur un plan théorique tout en balisant le développement sur une très large étendue d'âge. Parfois les chercheurs sont tentés de s'appuyer sur certains sous-ensembles des batteries de tests standardisés (tests de QI), puisqu'elles sont souvent construites en considérant une large étendue d'âge, mais, bien qu'ils constituent des mesures psychométriques valables, les tests standardisés sont fréquemment des évaluations très grossières du développement de processus cognitifs particuliers et ils ne garantissent pas la cohérence conceptuelle.

Une alternative est de faire appel à des variables dépendantes plus sensibles comme les temps de réaction. La mesure des temps de réaction peut être bruitée, mais elle continue de révéler des changements développementaux alors que l'exactitude des réponses est à un niveau plafond. Une seconde alternative

consiste à utiliser des mesures de performance implicites plutôt qu'explicites pour évaluer les processus cognitifs sous-jacents. Les mesures implicites sont des évaluations, en temps réel et sensibles à l'expérience, de comportements pour lesquels les participants ignorent habituellement la nature des variables expérimentales en jeu, comme la grammaticalité des phrases dans une tâche de détection rapide d'un mot cible (Karmiloff-Smith *et al.*, 1998).

Que le neuroconstructivisme soit ou non le cadre d'analyse approprié pour conceptualiser la variabilité cognitive, l'utilisation des trajectoires comme base empirique constitue une approche descriptive puissante, puisqu'elle permet de distinguer de multiples chemins de différenciation du développement. Par exemple, les trajectoires peuvent différer à leur début, ou selon leur vitesse, leur forme, leur degré de monotonie – dans quelle mesure elles croissent régulièrement avec le temps ou alternent en progressions et régressions –, et aussi selon le moment et le niveau auxquels les performances deviennent asymptotiques. La figure 1 montre comment le vocabulaire disponible s'enrichit en précisant la notion de « retard développemental » quand on adopte une approche fondée sur les trajectoires. De plus, le fait de caractériser de façon adéquate et détaillée les patterns empiriques de changement constitue un prérequis nécessaire pour formuler des considérations de nature causale sur les variabilités développementales.

LA MODÉLISATION COMPUTATIONNELLE COMME OUTIL MÉTHODOLOGIQUE AU SERVICE DU NEUROCONSTRUCTIVISME

Nous avons vu comment le neuroconstructivisme fait évoluer les points de vue depuis la centration sur des listes d'habiletés attestées aux différents âges vers la prise en compte de la dynamique du développement. Étant donné que le neuroconstructivisme a pour objectif de comprendre comment le développement est influencé par des interactions bidirectionnelles entre des contraintes situées à de multiples niveaux (c'est-à-dire depuis l'expression des gènes sur la libération des protéines jusqu'aux changements dans la connectivité entre les neurones, et aussi sur le plan des différences dans les interactions à l'intérieur d'une région cérébrale et entre les régions, tous ces changements étant le résultat d'interactions physiques et sociales), l'accent est mis sur la compréhension de la manière dont cela peut se réaliser à un niveau neurocomputationnel. En effet, combiner l'analyse du développement comme résultat de changements locaux en réponse à de multiples contraintes interactives, avec le souci de relier les aspects cognitifs et neuronaux du développement, aboutit à une approche qui se prête à l'utilisation de la modélisation computationnelle. L'un des intérêts des modèles implémentés est qu'ils nous permettent de simuler les conséquences de changements dans un système complexe dont le comportement est généré par le fonctionnement interactif de nombreuses contraintes. De telles issues ne sont

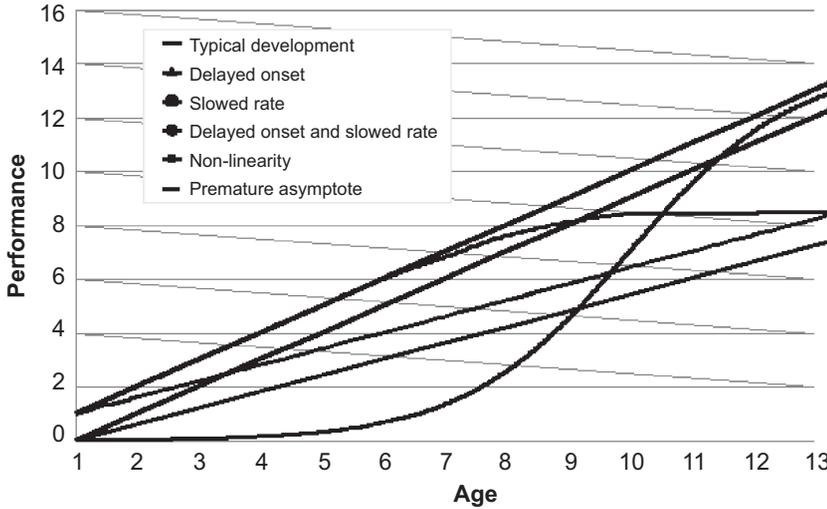


Figure 1.

Dans le cas des développements atypiques, la méthodologie des trajectoires permet de dépasser la simple partition descriptive entre « retard de développement » et « déviance ». En considérant les fonctions qui relient la performance et l'âge (ou l'âge mental), l'utilisation des trajectoires distingue au moins sept manières de différencier un groupe porteur d'un trouble d'un groupe contrôle. La figure 1 en présente cinq qui sont comparées au développement typique : retard au départ, rythme plus lent, retard au départ et rythme plus lent, non-linéarité, asymptote prématurée. Par ailleurs, les trajectoires peuvent être plates (gradient zéro), ou encore il peut n'y avoir aucune relation systématique entre l'âge et la performance dans le groupe porteur du trouble (l'axe y est arbitraire). Voir Thomas *et al.* (2009) pour plus de détails

pas toujours prévisibles selon nos moyens d'analyse, et c'est pourquoi elles sont appelées « propriétés émergentes ».

Les modélisations connexionnistes et la théorie des systèmes dynamiques sont parmi les approches computationnelles ou formelles les plus influentes en ce qui concerne la modélisation du développement cognitif (Elman, Bates, Johnson, Karmiloff-Smith, Parisi, & Plunkett, 1996 ; Quinlan, 2003 ; Mareschal, Sirois, Westermann, & Johnson, 2007 ; Spencer, Thomas, & McClelland, 2009). Les « modèles connexionnistes » sont des systèmes computationnels librement fondés sur les principes du traitement de l'information neuronale. À ce titre, ils se situent à un niveau de description plus élevé que celui des réseaux de neurones biologiques, mais ils visent à expliquer le comportement en se basant sur le même type de computation que celui effectué par cerveau (voir Thomas & McClelland, 2008, pour une discussion de leurs relations avec les récentes approches bayésiennes de la cognition). Les modèles connexionnistes ont la capacité d'apprendre à partir de données en modifiant progressivement la force des connexions dans le réseau ; ils sont donc pertinents pour expliquer

les mécanismes qui sous-tendent les changements comportementaux au cours du développement cognitif. Dans la « théorie des systèmes dynamiques », des fonctions de croissance individuelle sont spécifiées pour caractériser la trajectoire de développement liée aux éléments du système, en sachant que des interactions entre de nombreux éléments permettent la prise en compte des dynamiques complexes de changement au cours du temps. Dans ce paragraphe, nous présentons des exemples de chacune de ces méthodes telles qu'elles ont été utilisées, dans le cadre de l'approche neuroconstructiviste, pour étudier les sources de variations dans les trajectoires développementales.

Le connexionnisme ou les modèles en réseaux de neurones artificiels sont bien adaptés à l'étude du développement selon l'approche neuroconstructiviste parce que la trajectoire d'apprentissage dans un modèle de ce type est le résultat d'adaptations locales à des contraintes interactives. Les changements comportementaux sont le résultat de modifications du réseau qui dépendent de l'expérience et qui résultent de ses interactions avec un environnement d'apprentissage structuré. Cependant, à la différence du développement des enfants, les contraintes du modèle sont connues avec précision et peuvent être manipulées par le chercheur pour observer les changements induits sur la trajectoire développementale et sur le résultat de l'apprentissage. Un modèle a des contraintes intrinsèques telles que le nombre de neurones artificiels, l'architecture des connexions entre les unités du réseau, ou la manière dont les informations externes, en provenance de l'environnement, sont codées en vue du traitement. D'autres contraintes sont relatives à la plasticité, par exemple la fonction algébrique et les paramètres qui régulent la modification des forces de connexion ; des contraintes aussi sur le plan de l'environnement d'apprentissage, par exemple le type, la fréquence et l'ordre de présentation des stimulations auxquelles le modèle est exposé. Des avancées en provenance des neurosciences cognitives développementales ont également été incorporées à la modélisation connexionniste, en tenant compte par exemple du développement structural lié à l'expérience (ce qui correspond à des changements dans l'architecture du réseau de neurones), avec également l'intégration progressive de sous-composantes dans le réseau (Westermann, Sirois, Shultz, & Mareschal, 2006 ; Mareschal, Sirois, Westermann, & Johnson, 2007), ce qui ajoute de nouvelles contraintes au modèle de développement.

Une approche computationnelle récente a été de simuler les processus développementaux pour des populations importantes d'enfants et d'inclure des facteurs intrinsèques (neurocomputationnels) et extrinsèques (environnement) qui interagissent pour produire la variabilité des trajectoires développementales observée sur l'ensemble de la population. Cette approche a été utilisée pour prendre en compte les différences de trajectoire dans le domaine du développement du langage. Elle permet de constituer un cadre de référence pour analyser les raisons des différences individuelles dans une vaste population. Par exemple, l'extrémité inférieure d'une distribution « normale » peut globalement être considérée comme liée à un « retard de développement », mais on peut également

introduire les mutations génétiques dans le modèle en tant que nouvelles variables portant sur les caractéristiques d'apprentissage du système propre à un sous-ensemble d'individus. Cette modélisation à l'échelle d'une population a été appliquée pour analyser les causes de retard dans des populations typiques (Thomas & Knowland, 2014), et aussi la variabilité observée dans les troubles du développement (Thomas, Knowland, & Karmiloff-Smith, 2011a, 2011b) ou les effets de l'environnement sur l'acquisition du langage (Thomas, Forrester, & Ronald, 2013). Un cadre d'analyse de ce type, centré sur les mécanismes, est nécessaire pour faire évoluer le concept de variabilité développementale au-delà de la simple description des trajectoires développementales observées pour aller dans la direction d'une explication de leurs origines.

Soulignons qu'une telle approche nous invite à considérer les différences individuelles comme des variations dans les trajectoires développementales. Traditionnellement, une distinction est faite entre l'étude du développement de l'enfant « moyen », reliant la cognition à l'accroissement de l'âge, et l'étude des différences individuelles entre les enfants ou les adultes à un âge donné, en considérant des sous-ensembles de la population (voir, par exemple, Gross, 2010, pour un ouvrage récent d'introduction à la psychologie où le développement et les différences individuelles sont traités dans des chapitres séparés). La Figure 2 présente des données provenant d'un grand nombre de réseaux connexionnistes simulant l'acquisition d'un domaine cognitif hypothétique par toute une population d'enfants. Elle démontre que le développement de l'enfant « moyen » (Fig. 2a) résume en fait une myriade de trajectoires différentes (Fig. 2b). Toutefois, la variabilité peut être étudiée en catégorisant des sous-populations à des âges différents (Fig. 2c) mais, en réalité, des paramètres neurocomputationnels peuvent être identifiés et prédire les différences individuelles de l'analyse en sous-populations (Fig. 2d), si bien que les sous-populations constituent en fait un point de vue particulier et potentiellement trompeur. Il n'existe pas de mécanismes responsables des différences individuelles que l'on pourrait isoler du processus développemental. Il y a simplement des variations de trajectoires qui reflètent la dynamique du processus développemental se déroulant sous l'influence de contraintes diverses. En définitive, l'approche neuroconstructiviste peut conduire à faire disparaître la distinction artificielle entre développement et différences individuelles.

L'un des intérêts de la modélisation est qu'elle peut susciter de nouvelles hypothèses. Par exemple, l'approche fondée sur l'analyse des populations a été utilisée pour formuler une hypothèse nouvelle selon laquelle l'autisme serait dû à des perturbations dans la connectivité au moment de l'élimination sélective des synapses (Thomas, Knowland, & Karmiloff-Smith, 2011a). Au cours du développement, le cerveau produit d'abord une connectivité exubérante qui est suivie d'une élimination sélective des synapses pendant l'enfance. Cela confère au cerveau une plus grande plasticité au début du développement, lui permettant de s'adapter à l'environnement dans lequel il se trouve, tout en préservant des ressources métaboliques pour plus tard dans le développement. Cependant, si le

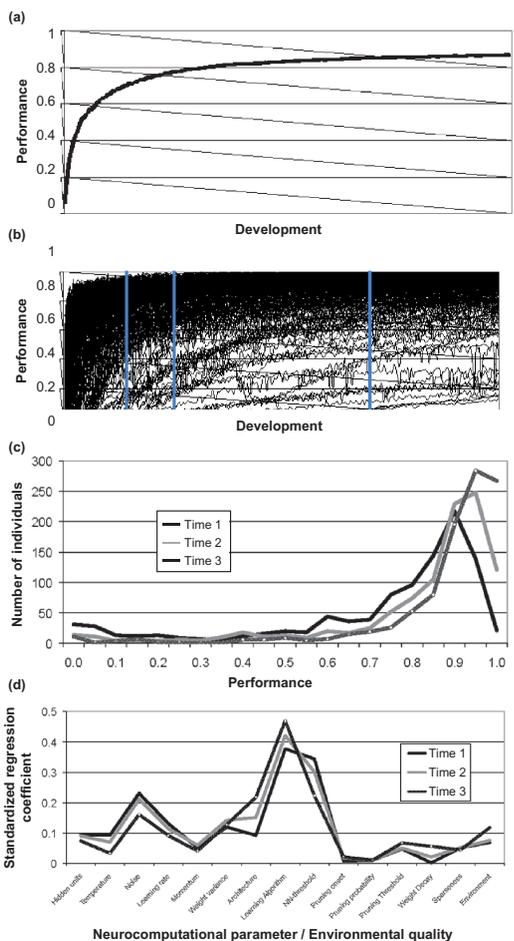


Figure 2.

Cette modélisation computationnelle s’appuie sur les simulations connexionnistes du développement des individus d’une population. (a) développement moyen de la population pour 1 000 simulations individuelles ; (b) trajectoires individuelles ; (c) distribution des performances montrant les différences individuelles aux trois moments du développement repérés sur la figure 2b ; (d) prédicteurs des différences individuelles à partir d’un modèle linéaire de régression multiple aux trois moments du développement ; les prédictions sont basées sur la valeur des paramètres neurocomputationnels dans chaque réseau et sur la qualité de l’environnement avec lequel le réseau interagit. Les trois modèles de régression (aux trois moments) expliquent chacun environ 40 % de la variance des performances dans la population. Ainsi, bien que les différents paramètres neurocomputationnels de chaque réseau et leur environnement d’apprentissage soient les sources identifiées de variation des trajectoires développementales simulées, 60 % de la variance reste inexpliquée par le modèle statistique linéaire. Plusieurs raisons peuvent être invoquées : 1. les relations entre paramètres et performance ne sont pas en fait linéaires ; 2. les paramètres computationnels ont des effets qui interagissent entre eux ; 3. il y a des facteurs stochastiques, tels que la détermination aléatoire de l’état initial de chaque réseau

processus d'élimination est trop agressif au lieu de supprimer uniquement des ressources computationnelles en surplus, cela peut compromettre les propriétés neurocomputationnelles du système ou même conduire à des régressions comportementales.

Thomas, Knowland et Karmiloff-Smith (2011a) ont précisément trouvé que la perturbation introduite dans leurs réseaux (une élimination sélective très agressive) interagit avec d'autres dimensions dont les niveaux fluctuent dans la population générale, par exemple l'importance des ressources computationnelles, la vitesse d'apprentissage ou la richesse de l'environnement d'apprentissage auquel l'individu est exposé. Ces facteurs de risque et de protection ont conduit à formuler une relation probabiliste entre la cause du trouble (qui est connue au niveau du modèle) et son expression sous la forme des déficits comportementaux. De plus, les auteurs ont montré que la cause directe d'un trouble (par ex. un développement lent) pouvait constituer un facteur de risque pour un autre (par ex. un développement lent accentue les effets négatifs d'une élimination synaptique agressive). Cela peut expliquer pourquoi il pourrait y avoir des facteurs explicatifs partagés (comme des variants génétiques) pour différents troubles : le facteur partagé détermine la cause d'un trouble et l'élévation du risque (mais pas la cause directe) pour un autre. Bishop (2006) a récemment recommandé aux chercheurs d'adopter un cadre explicatif des troubles du développement basé sur des facteurs de risque et de protection, plutôt que sur des conditions nécessaires et suffisantes. L'approche de la modélisation des populations est en accord avec cette évolution en direction d'une conception probabiliste des facteurs déterminants sur un fond de variabilité ; elle s'accorde également avec l'idée que le processus de développement lui-même est un aspect essentiel de l'explication des troubles développementaux (Karmiloff-Smith, 1998).

En ce qui concerne la modélisation en systèmes dynamiques, une question théorique à laquelle les modèles ont été appliqués est celle de l'origine des profils de développement cognitif irréguliers. Sachant que des profils irréguliers d'habiletés cognitives sont fréquemment observés dans l'enfance, les débats actuels portent plus précisément sur l'émergence des déficits et sur le degré de spécificité d'un déficit pour un trouble du développement. En ce qui concerne les déficits acquis à la suite d'une lésion cérébrale, puisqu'il y a une relative localisation des fonctions cérébrales, il est logique de supposer que des profils cognitifs irréguliers puissent résulter d'une lésion focale portant sur une composante particulière du système cognitif. Cependant, dans un cadre développemental, les composantes d'un système cognitif interagissent au cours du temps les unes avec les autres. On peut donc s'attendre à ce que la lésion précoce d'une composante particulière entraîne soit une extension du déficit (puisque d'autres composantes, qui devraient s'appuyer sur la composante lésée, ne reçoivent pas l'impulsion développementale nécessaire), soit une compensation (dans la mesure où d'autres composantes s'adaptent pour fournir une solution alternative de manière à remplir la fonction requise, éventuellement en modifiant leur fonctionnement typique). Dans les deux cas,

on devrait observer une réduction de la spécificité des déficits cognitifs. Le fait que l'on puisse s'attendre à une extension ou à une compensation du déficit devrait vraisemblablement dépendre des propriétés computationnelles de chaque composante et de l'architecture cognitive d'ensemble.

Baughman et Thomas (2008) ont utilisé la modélisation des systèmes dynamiques pour étudier cette question (voir également Thomas, Baughman, Karaminis, & Addyman, 2012). Ils simulent le développement selon différents types d'architectures cognitives construites à partir de multiples composantes en interaction. Le développement de chaque composante était exprimé par une fonction de croissance non linéaire comportant trois paramètres : le niveau de départ, la vitesse de croissance, le niveau de fonctionnement terminal (l'asymptote de la courbe de croissance). La Figure 3 présente une courbe de croissance développementale avec les types de variation de la trajectoire développementale qui peuvent se produire en modifiant chacun des paramètres pour une composante. L'architecture cognitive était spécifiée par une matrice résumant les interactions entre les composantes au cours du développement. L'ensemble des architectures cognitives permettait de comparer des organisations parallèle, modulaire, hémisphérique, centrée (c'est-à-dire avec un processeur central) et hiérarchique. Baughman et Thomas examinent alors comment une lésion précoce sur une composante peut entraîner des déficiences au cours du développement. Dans certains cas, le dommage initial est suivi d'une compensation fournie par les composantes environnantes. Dans d'autres cas, les interactions causales entre les composantes au cours du développement font que la déficience se propage dans le système. Plusieurs facteurs déterminent le pattern exact de développement, par exemple : l'architecture, la localisation du dommage de départ (localisation dans l'architecture et tenant compte de la connectivité), et la nature de la déficience initiale. Ce modèle formel a en particulier abouti à trois sortes de résultats. Tout d'abord, la densité de connectivité à l'endroit du dommage, et aussi sa position dans les systèmes hiérarchiques, ont une influence sur la détermination des effets d'extension et de compensation à la suite d'un déficit initialement plus restreint. Ensuite, le nombre de processus qui interagissent pour réguler le développement d'une composante cognitive donnée affecte la compensation mais pas l'extension du déficit. Enfin, une atteinte portant sur l'asymptote des courbes de croissance (l'équivalent développemental de la capacité d'un processus cognitif) a des conséquences plus sérieuses qu'une atteinte portant sur la vitesse de croissance (l'équivalent de la plasticité d'une composante).

Sur un plan général, les modèles en systèmes dynamiques soulignent l'importance de comprendre les effets de la connectivité pour expliquer l'origine des profils cognitifs irréguliers. De telles simulations computationnelles sont nécessaires pour réconcilier les conceptions sur la nature apparemment spécifique de certaines déficiences comportementales – pour des troubles comme la dyslexie développementale, les troubles spécifiques du langage (SLI), ou la prosopagnosie développementale (trouble de la reconnaissance des visages) – avec celles qui postulent la nature fortement distribuée de la cognition.

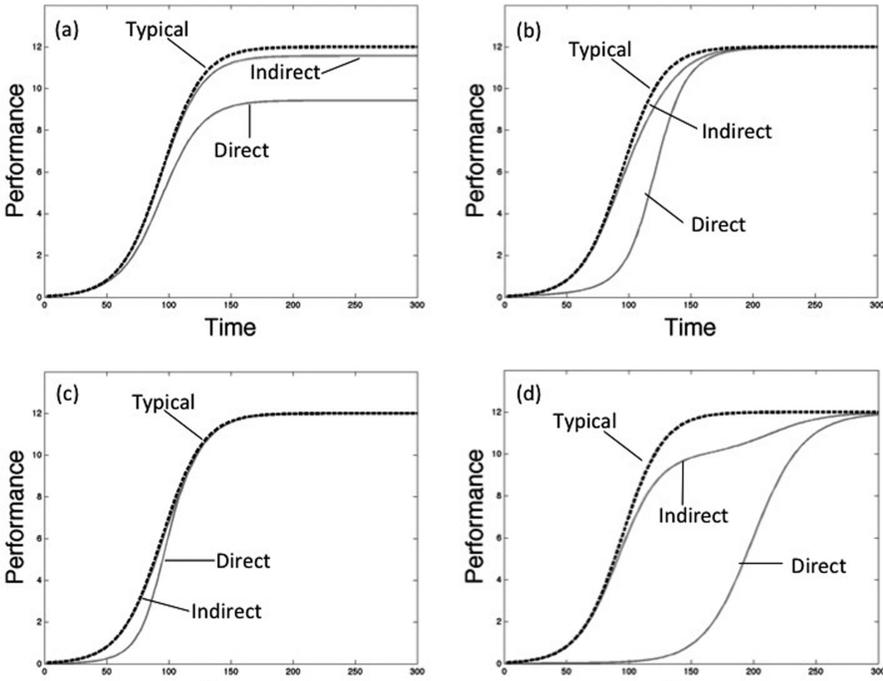


Figure 3.

Résultats d'une modélisation computationnelle utilisant la théorie des systèmes dynamiques pour spécifier les trajectoires de développement. Les figures montrent la variabilité des trajectoires induites quand des déficits sont appliqués aux paramètres qui influencent les courbes de croissance développementale dans le cas d'une architecture entièrement distribuée, c'est-à-dire avec une connectivité complète entre les composantes. Les déficits sont d'abord appliqués aux paramètres d'un processus particulier (trajectoires labellisées « Direct » sur les figures) ; d'autres trajectoires indiquent différentes conséquences en termes d'extension ou de compensation (trajectoires labellisées « Indirect »). Les tracés en pointillé représentent la trajectoire typique moyenne dans la population. Les tracés grisés représentent la conséquence du déficit sur la trajectoire du processus particulier, et l'effet de ce dommage sur d'autres processus connectés (c'est-à-dire extension et compensation). Respectivement, les figures montrent les effets : (a) d'une réduction sévère de l'asymptote d'un processus particulier ; (b) d'une réduction modérée de la vitesse de croissance d'un processus particulier ; (c) d'une réduction sévère de l'état de départ d'un processus particulier ; (d) d'un déficit combinant une réduction sévère de la vitesse de croissance et de l'état de départ d'un processus particulier

DIRECTIONS FUTURES

Dans ce qui précède, nous avons vu que le neuroconstructivisme est une théorie développementale qui vise à caractériser les processus de développement par la combinaison de contraintes opérant à de multiples niveaux de description, et qui vise en particulier la compatibilité des théories du développement

cognitif avec les connaissances sur le développement du fonctionnement du cerveau ; nous avons vu également que le neuroconstructivisme a suscité des avancées méthodologiques importantes et une utilisation croissante de la modélisation computationnelle pour caractériser l'action des mécanismes de développement. Dans ce paragraphe, nous envisagerons quelques défis auxquels le neuroconstructivisme sera confronté dans un proche avenir.

Tout d'abord, le fait que les théories développementales soient obligatoirement contraintes par les théories du fonctionnement du cerveau présuppose, évidemment, que l'on ait une certaine connaissance de ce fonctionnement, or les sciences cognitives sont loin d'être achevées. L'un des défis les plus importants est de comprendre comment les multiples réseaux neuronaux du cerveau s'intègrent pour produire leur fonctionnement d'ensemble. Sporns (2014) a récemment résumé la contribution de l'approche mathématique de la science des réseaux pour comprendre l'énorme quantité de données qui résultent actuellement des études en imagerie cérébrale sur la structure et le fonctionnement du cerveau. La science des réseaux caractérise des éléments ou « nœuds », ainsi que l'intensité des relations qui existent entre ces éléments. Elle peut être utilisée pour analyser aussi bien des données structurales sur la connectivité, à partir des études en imagerie cérébrale, que des données fonctionnelles telles que des corrélations entre l'activité de différentes régions cérébrales. Cette approche analytique et descriptive a souligné l'intérêt de distinguer les réseaux (*hubs*) – qui ont des nœuds fortement connectés et sont situés de façon centrale dans la topologie globale (l'agencement) des réseaux –, et les réseaux communautaires ou modules qui sont des régions présentant des changements d'activation cohérents ce qui, en retour, indique une connectivité fonctionnelle interne élevée. De telles fluctuations cohérentes dans les activations fonctionnelles régionales sont en fait souvent observées quand le participant est « au repos » dans le scanner cérébral, plutôt qu'« en activité », c'est-à-dire en train de réaliser une tâche prescrite, et pour cette raison elles sont interprétées comme signalant des réseaux en « état de repos » (ou « réseaux par défaut »).

Selon Sporns (2014), les résultats récents qui émergent de la littérature indiquent en particulier que 1. les réseaux par défaut correspondent assez bien aux ensembles de régions qui sont coactivées pour une large gamme de tâches cognitives et comportementales ; ce résultat est en accord avec l'idée que les réseaux par défaut reflètent une histoire de coactivation et de recrutement simultané pendant une activité reliée à une tâche ; en d'autres termes, et en écho au microphénomène de l'apprentissage hebbien au niveau neuronal, les réseaux cérébraux (donc à une échelle large) qui sont fréquemment « activés ensemble » tendent aussi à « se mailler ensemble » ; 2. les zones corticales unimodales, comme le cortex visuel ou le cortex moteur, tendent tôt ou tard à constituer des appartenances modulaires cohérentes pour l'apprentissage d'une habileté donnée, tandis que les appartenances modulaires des zones d'association multimodale ont plus tendance à alterner entre les modules ; cela suggère un mode d'organisation fonctionnelle qui combine un noyau unimodal stable avec

une périphérie multimodale plus variable ; une telle organisation serait nécessaire pour des tâches devant être modulées et pour des interactions dépendantes d'un apprentissage, dans le cas de réseaux modulaires spécifiques à un domaine ; 3. les réseaux hubs, qui ont un haut degré de connectivité, tendent à être fortement connectés entre eux ; cela suggère que l'intégration entre les régions du cerveau est favorisée par des structures dédiées à ce rôle ; cela sonne en harmonie avec la conception de l'implémentation exposée plus haut : le traitement neuronal requiert des mécanismes spécifiques aux domaines, même quand le domaine est l'intégration, une fonction apparemment générale.

Les méthodes de la science des réseaux permettent d'envisager avec optimisme que la richesse des données issues de l'imagerie cérébrale puisse conduire à une meilleure compréhension des principes du fonctionnement global du cerveau. Cependant, pour un neuroconstructiviste, les résultats actuels sont encore fortement limités. Les données proviennent principalement d'études menées auprès d'adultes, et les méthodes doivent encore être appliquées avec détermination à l'étude du développement, de manière à mieux comprendre comment les réseaux hubs et les modules se modifient au cours du développement. Comme on l'a vu, le neuroconstructivisme soutient l'idée d'une spécialisation progressive des représentations.

En ce qui concerne le développement atypique, il y a le défi supplémentaire de comprendre quelles différences dans le fonctionnement ou la structure apparente du cerveau ont des conséquences sur le plan du traitement de l'information, et donc pour le développement de la cognition dans le cas de troubles du développement. La difficulté ici est la suivante : bien que les fonctionnements atypiques au niveau cognitif se trouvent en corrélation avec des patterns d'activation atypiques dans le cerveau, des patterns d'activation atypiques dans le cerveau ne correspondent pas nécessairement à un fonctionnement cognitif atypique. Par exemple, 2 à 5 pour cent des individus ayant un développement typique présentent une latéralisation des systèmes du langage dans l'hémisphère droit (Bates & Roe, 2001). Pourtant ces individus ne sont pas repérés comme présentant des niveaux cognitifs atypiques dans la sphère du langage. De même, les femmes peuvent manifester plus de patterns bilatéraux d'activation cérébrale dans des tâches de langage que les hommes (par ex. Shaywitz *et al.*, 1995). En effet, on a observé que les hormones stéroïdes sexuelles modulent une large gamme de processus cérébraux, en particulier la neurogenèse, la migration des cellules, la croissance du soma neuronal, la croissance dendritique, la formation et la différenciation des synapses, l'élimination des synapses, l'apoptose et l'atrophie neuronales, l'expression des neuropeptides, l'expression des récepteurs des neurotransmetteurs et l'excitabilité neuronale (Cameron, 2001). Pourtant, la psychologie cognitive ne postule pas (actuellement) l'existence de structures fonctionnelles qualitativement différentes selon le genre pour le système du langage, encore moins pour ce qui relève des architectures cognitives dans leur ensemble. De telles différences dans la fonction cérébrale sont imputées aux nombreuses manières de réaliser les architectures cognitives au niveau

des structures neuronales, si bien que les computations d'un même niveau cognitif peuvent être implantées de différentes manières dans le flux disponible. La négociation entre ces deux idées – les contraintes cérébrales influencent l'architecture cognitive *vs* les architectures cognitives sont réalisées de multiples manières – reste encore à mener.

En ce qui concerne les méthodes computationnelles, les tentatives de construire des modèles qui intègrent des contraintes provenant de multiples niveaux de description doivent beaucoup progresser. Des avancées commencent seulement à devenir possibles grâce à l'accroissement de la puissance de calcul disponible. Ainsi, les associations statistiques entre des niveaux de description sont des données empiriques qui intéressent de plus en plus les chercheurs dans la sphère de la psychologie du développement. Par exemple, le fait que des variants génétiques corrèlent avec des différences individuelles de comportement ou le fait que des propriétés fonctionnelles et structurales du cerveau corrèlent avec le comportement des individus (comparaisons interindividuelles) ou en comparant un même individu à des périodes différentes de sa vie. Cependant, c'est un défi important de parvenir à construire des considérations développementales de nature causale susceptibles de relier les niveaux de description et, par là, d'unifier les corrélations en faisant appel à des mécanismes explicatifs. C'est particulièrement le cas pour les associations gènes/comportements, car de nombreux niveaux de description peuvent être distingués entre les deux (Johnston & Lickliter, 2009). L'action des gènes est cellulaire ; sa relation aux comportements doit se faire par l'intermédiaire des circuits neuronaux et du fonctionnement global du cerveau ; de plus la contribution de quelque activité génétique à l'établissement de différences individuelles de comportement s'opère au travers d'un long processus développemental.

Une réponse récente à ce défi est d'utiliser les modèles computationnels *multi-échelles*. L'origine de cette approche a concerné les systèmes biologiques, pour lesquels les possibilités offertes par des ordinateurs plus puissants ont permis de coupler des modèles complexes pour combiner de multiples échelles spatiales et temporelles et aussi de multiples processus physiques (Southern *et al.*, 2008). Dammann et Follett (2011) ont soutenu l'idée que les modèles computationnels multi-échelles pouvaient également s'appliquer aux neurosciences cognitives développementales. Dans le contexte des handicaps développementaux, ils considèrent les approches *in silico* comme étant complémentaires des études *in vivo* et *in vitro*, dans la mesure où elles laissent de côté, pour expliquer les observations développementales, les interrelations compliquées entre les facteurs étiologiques et les mécanismes pathologiques. Thomas, Forrester et Ronald (soumis) ont récemment utilisé la modélisation computationnelle multi-échelles pour analyser les associations gènes/comportements, et en particulier pour étudier dans quelle mesure des associations fiables entre le bas niveau des gènes et le haut niveau du comportement peuvent éclairer les processus causaux qui se déroulent au niveau de description cognitif intermédiaire. Puisque les mécanismes causaux opérant à tous les niveaux étaient bien cernés dans leur modèle, Thomas *et al.*

ont pu évaluer dans quelle mesure les associations entre niveaux pouvaient fournir une description adéquate des processus causaux. Ils concluent que, si les associations statistiques gènes/comportements peuvent informer les théories du développement cognitif c'est en tenant compte principalement de la taille des effets, de la spécificité, et du timing de ces associations.

En conclusion, le neuroconstructivisme est un modèle développemental qui intègre des éléments de la théorie piagétienne avec les résultats des neurosciences cognitives et développementales modernes, tout en résistant aux tentations de réductionnisme qu'une focalisation sur le cerveau implique parfois. Grâce aux avancées méthodologiques des neurosciences, le neuroconstructivisme a probablement un riche avenir dans le champ des connaissances sur le développement cognitif, à la condition qu'il puisse répondre avec succès au défi que pose l'intégration de données provenant de multiples niveaux de description.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by ESRC grant RES-062-23-2721.

RÉFÉRENCES

- Annaz, D., Karmiloff-Smith, A., Johnson, M. H., & Thomas, M. S. (2009). A cross-syndrome study of the development of holistic face recognition in children with autism, down syndrome, and williams syndrome. *Journal of Experimental Child Psychology*, 102(4), 456–86.
- Bates, E., & Roe, K. (2001). Language development in children with unilateral brain injury. In C. Nelson & M. Luciana (Eds.), *Handbook of developmental cognitive neuroscience* (pp. 281–307). Cambridge, MA: MIT Press.
- Baughman, F. D., & Thomas, M. S. C. (2008). *Specific impairments in cognitive development: A dynamical systems approach*. In Cognitive science. In B. C. Love, K. McRae & V. M. Sloutsky (Eds.), *Proceedings of the 30th Annual Conference of the Cognitive Science Society* (pp. 1819–1824). Austin, TX: Cognitive Science Society.
- Becker, L. E., Armstrong, D. L., & Chan, F. (1986). Dendritic atrophy in children with Down's syndrome. *Annals of Neurology*, 20(4), 520–526.
- Bishop, D. V. M. (2006). Developmental cognitive genetics: how psychology can inform genetics and vice versa. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 59, 1153–1168.
- Cameron, J. L. (2001). Effects of sex hormones on brain development. In C. A. Nelson & M. Luciana (Eds.), *Handbook of developmental cognitive neuroscience* (pp. 59–78). Cambridge, Mass: MIT Press.
- Cardoso-Martins, C., Mervis, C. B., & Mervis, C. A. (1985). Early vocabulary acquisition by children with down syndrome. *American Journal of Mental Deficiency*, 90(2), 177–184.

- Chapman, R. S., Hesketh, L. J., & Kistler, D. J. (2002). Predicting longitudinal change in language production and comprehension in individuals with down syndrome: Hierarchical linear modeling. *Journal of Speech, Language & Hearing Research, 45*(5).
- Chugani, D. C., Muzik, O., Behen, M., Rothermel, R., Janissee, J. J., Lee, J. & Chugani, H. T. (1999). Developmental changes in serotonin synthesis capacity in autistic and non-autistic children. *Annals of Neurology, 45*, 287–295.
- Dammann, O., & Follett, P. (2011). Toward multi-scale computational modeling in developmental disability research. *Neuropediatrics, 42*(3), 90–96.
- Davelaar, E. J., & Usher, M. (2002). *An activation-based theory of immediate item memory*. In Proceedings of the seventh neural computation and psychology workshop: Connectionist models of cognition and perception (pp. 118–130). Singapore: World Scientific.
- Elman, J. L., Bates, E., Johnson, M. H., Karmiloff-Smith, A., Parisi, D., & Plunkett, K. (1996). *Rethinking innateness: A connectionist perspective on development*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Frith, U., Morton, J., & Leslie, A. M. (1991). The cognitive basis of a biological disorder: Autism. *Trends in Neurosciences, 14*(10), 433–438.
- Gottlieb, G. (2002). Emergence of the developmental manifold concept from an epigenetic analysis of instinctive behavior. In D. Lewkowicz & R. Lickliter (Eds.), *Conceptions of development: Lessons from the laboratory* (pp. 31–56). New York: Psychology Press.
- Gottlieb, G. (2007). Probabilistic epigenesis. *Developmental Science, 10*(1), 1–11.
- Grice, S. J., Spratling, M. W., Karmiloff-Smith, A., Halit, H., Csibra, G., de Haan, M., & Johnson, M. H. (2001). Disordered visual processing and oscillatory brain activity in autism and williams syndrome. *Neuroreport, 12*(12), 2697–2700.
- Gross, R. (2010). *Psychology: The Science of Mind and Behaviour* (6th Ed.). London, UK: Hodder Education.
- Hodapp, R. M., Burack, J. A., & Zigler, E. (1990). The developmental perspective in the field of mental retardation. *Issues in the Developmental Approach to Mental Retardation, 3*–26.
- Jarrold, C., & Brock, J. (2004). To match or not to match? Methodological issues in autism-related research. *Journal of Autism and Developmental Disorders, 34*(1), 81–86.
- Johnson, M. H. (2000) Functional brain development in infants: Elements of an interactive specialization framework. *Child Development, 71*: 75–81.
- Johnson, M. H. (2001) Functional brain development in humans. *Nature Reviews Neuroscience, 2*, 475–483.
- Johnston, T. D., & Lickliter, R. (2009). A developmental systems theory perspective on psychological change. In J.P. Spencer, M.S.C. Thomas & J.L. McClelland (Eds), *Toward a new grand theory of development? Connectionism and dynamic systems theory re-considered*, (pp. 285–298). Oxford, UK: Oxford University Press
- Karmiloff-Smith, A. (1992) *Beyond Modularity: A Developmental Perspective on Cognitive Science*. Cambridge, Mass.: MIT Press/Bradford Books.
- Karmiloff-Smith, A. (1998). Development itself is the key to understanding developmental disorders. *Trends in Cognitive Sciences, 2*(10), 389–398.
- Karmiloff-Smith, A. (2006). The tortuous route from genes to behavior: A neuroconstructivist approach. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience, 6*(1), 9–17.

- Karmiloff-Smith, A. (2009). Nativism versus neuroconstructivism: Rethinking the study of developmental disorders. *Developmental Psychology*, 45(1), 56.
- Karmiloff-Smith, A., Tyler, L. K., Voice, K., Sims, K., Udwin, O., Howlin, P., & Davies, M. (1998). Linguistic dissociations in williams syndrome: Evaluating receptive syntax in on-line and off-line tasks. *Neuropsychologia*, 36(4), 343–51.
- Knowland, V. C. P. & Thomas, M. S. C. (2011). Developmental trajectories in genetic disorders. In D. J. Fidler (Ed.), *Early development in neurogenetic disorders*. San Diego: Elsevier Inc., 43–74.
- Leonard, L. B. (1998). *Children with specific language impairment*. Cambridge, MA: MIT press.
- Mareschal, D., Johnson, M., Sirois, S., Spratling, M., Thomas, M. S. C., & Westermann, G. (2007). *Neuroconstructivism: How the brain constructs cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Mareschal, D., Sirois, S., Westermann, G., & Johnson, M. H. (2007). *Neuroconstructivism vol. 2: Perspectives and prospects*. Oxford: Oxford University Press.
- Marr, D. (1982). *Vision: A computational investigation into the human representation and processing of visual information*. New York: Henry Holt and co. Inc..
- McClelland, J. L., McNaughton, B. L., & O'Reilly, R. C. (1995). Why there are complementary learning systems in the hippocampus and neocortex: Insights from the successes and failures of connectionist models of learning and memory. *Psychological Review*, 102(3), 419–457.
- Morton, J. B., & Munakata, Y. (2002). Active versus latent representations: A neural network model of perseveration, dissociation, and decalage in childhood. *Developmental Psychobiology*, 40, 255–265.
- Munakata, Y. (1998). Infant perseveration and implications for object permanence theories: A PDP model of the AB task. *Developmental Science*, 1(2), 161–184.
- Munakata, Y., & McClelland, J. L. (2003). Connectionist models of development. *Developmental Science*, 6(4), 413–429.
- O'Reilly, R.C., Hazy, T.E. & Herd, S.A. (in press). The Leabra Cognitive Architecture: How to Play 20 Principles with Nature and Win. In S. Chipman (Ed.) *Oxford Handbook of Cognitive Science*. Oxford: Oxford University Press.
- O'Reilly, R. C., Herd, S. A., & Pauli, W. M. (2010). Computational models of cognitive control. *Current Opinion in Neurobiology*, 20(2), 257–261.
- Paterson, S. J., Brown, J. H., Gsödl, M. K., Johnson, M. H., & Karmiloff-Smith, A. (1999). Cognitive modularity and genetic disorders. *Science*, 286(5448), 2355–2358.
- Piaget, J. (1954). *The construction of reality in the child* (M. Cook, trans.). New York: Ballantine. (Original work published 1937).
- Price, C. J., & Friston, K. J. (2005). Functional ontologies for cognition: The systematic definition of structure and function. *Cognitive Neuropsychology*, 22(3–4), 262–275.
- Quartz, S., & Sejnowski, T. J. (1997). The neural basis of cognitive development: A constructivist manifesto. *Behavioral and Brain Sciences*, 20(4), 537–596.
- Quinlan, P. T. (2003). *Connectionist models of development: Developmental processes in real and artificial neural networks*, Psychology Press, New York.
- Rice, M. L. (2004). *Growth models of developmental language disorders*. In M. L. Rice & S. F. Warren (Eds.), *Developmental language disorders: From phenotypes to etiologies* (pp. 207–240). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum.

- Rice, M. L., Warren, S. F., & Betz, S. K. (2005). Language symptoms of developmental language disorders: An overview of autism, Down syndrome, Fragile X, specific language impairment, and Williams syndrome. *Applied Psycholinguistics*, 26(1), 7–27.
- Shaywitz, B. A., Shaywitz, S. E., Pugh, K. R., Constable, R. T., Skudlarski, P., Fulbright, R. K., . . . Katz, L. (1995). Sex differences in the functional organization of the brain for language. *Nature*, 373, 607–609.
- Sieratzki, J. S., & Woll, B. (1998). *Toddling into language: Precocious language development in children with spinal muscular atrophy*. In Proceedings of the 22nd annual boston university conference on language development (A. Greenhill, M. Hughes, H. Littlefield & H. Walsh, Eds., Vol. 2, pp. 684–94). Cascadilla Press.
- Singer Harris, N. G., Bellugi, U., Bates, E., Jones, W., & Rossen, M. (1997). Contrasting profiles of language development in children with williams and down syndromes. *Developmental Neuropsychology*, 13(3), 345–370.
- Sirois, S., Spratling, M., Thomas, M. S., Westermann, G., Mareschal, D., & Johnson, M. H. (2008). Précis of neuroconstructivism: How the brain constructs cognition. *Behavioural and Brain Sciences*, 31(3), 321–31.
- Southern, J., Pitt-Francis, J., Whiteley, J., Stokeley, D., Kobashi, H., Nobes, R., . . . Gavaghan, D. (2008). Multi-scale computational modelling in biology and physiology. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 96(1), 60–89.
- Spencer, J. P., Thomas, M. S., & McClelland, J. L. (2009). *Toward a unified theory of development: Connectionism and dynamic systems theory re-considered*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Sporns, O. (2014). Contributions and challenges for network models in cognitive neuroscience. *Nature Neuroscience*, 17(5), 652–660.
- Thelen, E., & Smith, L. B. (1994). *A dynamic systems approach to the development of cognition and action*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Thomas, M. (2000). Neuroconstructivism's promise. *Developmental Science*, 3, 35–37.
- Thomas, M. S., Annaz, D., Ansari, D., Scerif, G., Jarrold, C., & Karmiloff-Smith, A. (2009). Using developmental trajectories to understand developmental disorders. *Journal of Speech, Language and Hearing Research*, 52(2), 336–58.
- Thomas, M. S. C., Baughman, F. D., Karaminis, T., & Addyman, C. J. M. (2012). Modelling developmental disorders. In C. Marshall (Ed.), *Current issues in developmental disorders*. London, UK: Psychology Press, 93–124.
- Thomas, M. S. C., Dockrell, J. E., Messer, D., Parmigiani, C., Ansari, D., & Karmiloff-Smith, A. (2006). Speeded naming, frequency, and the development of the lexicon in Williams syndrome. *Language and Cognitive Processes*, 21, 721–759.
- Thomas, M. S. C., Forrester, N. A., & Ronald, A. (2013). Modeling socioeconomic status effects on language development. *Developmental Psychology*, 49(12), 2325–2343.
- Thomas, M. S. C., Forrester, N. A., & Ronald, A. (submitted). Multi-scale modeling of gene-behavior associations in an artificial neural network model of cognitive development. *Manuscript submitted for publication*
- Thomas, M. S. C., Grant, J., Barham, Z., Gsödl, M., Laing, E., Lakusta, L., Tyler, L. K., Grice, S., Paterson, S. & Karmiloff-Smith, A. (2001). Past tense formation in Williams syndrome. *Language and Cognitive Processes*, 16, 143–176.

- Thomas, M. S. C., & Johnson, M. H. (2008). New advances in understanding sensitive periods in brain development. *Current Directions in Psychological Science*, 17(1), 1–5.
- Thomas, M., & Karmiloff-Smith, A. (2002). Are developmental disorders like cases of adult brain damage? Implications from connectionist modelling. *Behavioural and Brain Sciences*, 25(6), 727–50.
- Thomas, M. S. C. & Knowland, V. C. P. (2014). Modelling mechanisms of persisting and resolving delay in language development. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*, 57(2), 467–483
- Thomas, M. S. C., Knowland, V. C. P., & Karmiloff-Smith, A. (2011a). Mechanisms of developmental regression in autism and the broader phenotype: A neural network modeling approach. *Psychological Review*, 118(4), 637–654.
- Thomas, M. S. C., Knowland, V. C. P., & Karmiloff-Smith, A. (2011b). *Variability in the severity of developmental disorders: A neurocomputational account of developmental regression in autism*. In: E. Davelaar (Ed.), *Proceedings of the 12th Neurocomputational and Psychology Workshop*, (p. 309–325). World Scientific.
- Thomas, M. S. C., & McClelland, J. L. (2008). Connectionist models of cognition. In R. Sun (Ed.), *Cambridge handbook of computational cognitive modelling* Cambridge: Cambridge University Press, 23–58.
- Thomas, M. S. C., Purser, H. R. M., & Richardson, F. M. (2013). Modularity and developmental disorders. In P. D. Zelazo (Ed), *Oxford Handbook of Developmental Psychology*. Oxford, UK: Oxford University Press, 481–506.
- Thomas, M. S., Purser, H. R., & van Herwegen, J. (2011). The developmental trajectories approach to cognition. In E. K. Farran & A. Karmiloff-Smith (Eds), *Neurodevelopmental disorders across the lifespan: A Neuroconstructivist approach*. Oxford: Oxford University Press.
- Thomas, M. S. C., Westermann, G., Mareschal, D., Johnson, M. H., & Spratling, M. (2008). Studying development in the 21st Century. *Behavioral and Brain Sciences*, 31(3), 345–356.
- Usher, M., & McClelland, J. L. (2001). The time course of perceptual choice: The leaky, competing accumulator model. *Psychological Review*, 108(3), 550.
- van Geert, P. (1991). A dynamic systems model of cognitive and language growth. *Psychological Review*, 98(1), 3–53.
- van der Lely, H. K. J. (2005). Domain-specific cognitive systems: Insight from Grammatical specific language impairment. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(2), 53–59
- Westermann, G., Mareschal, D., Johnson, M. H., Sirois, S., Spratling, M. W., & Thomas, M. S. (2007). Neuroconstructivism. *Developmental Science*, 10(1), 75–83.
- Westermann, G., Sirois, S., Shultz, T. R., & Mareschal, D. (2006). Modeling developmental cognitive neuroscience. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(5), 227–232.
- Westermann, G., Thomas, M. S. C., & Karmiloff-Smith, A. (2010). Neuroconstructivism. In Goswami, U. (Ed.), *Blackwell Handbook of Child Development*, Oxford: Blackwells, 723–748.