



TESIS DOCTORAL

Memorias Implícita y Explícita. Disociaciones Conductuales y Electrofisiológicas en Jóvenes y Mayores con Alto Nivel Educativo

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor por las Universidades de la UNED y de París VI Pierre et Marie Curie, en virtud del Convenio de Cotutela firmado por el Excelentísimo Sr. Rector de la UNED, Don Juan Gimeno Ullastres y el Excelentísimo Sr. Rector de la Universidad de París VI Pierre et Marie Curie, Don Jean-Charles Pomerol

Alexandra Patricia Osorio Zamorano

Licenciada en Psicología y Biofísica

Programa de Doctorado en “Envejecimiento y Enfermedades
Neurodegenerativas”
con Mención de Calidad de la Dirección General de Universidades
(Ref. MCD2003-00411)

Departamento de Psicología Básica II
Facultad de Psicología
Universidad Nacional de Educación a Distancia
Madrid, España

2009

Departamento de Psicología Básica II
Facultad de Psicología

**Memorias Implícita y Explícita.
Disociaciones Conductuales y Electrofisiológicas en
Jóvenes y Mayores con Alto Nivel Educativo**

Alexandra Patricia Osorio Zamorano

Licenciada en Psicología y Biofísica

Dra. Soledad Ballesteros Jiménez, Directora

Dra. Viviane Pouthas, Codirectora

Palabras clave: Memoria Implícita, *Priming* de repetición, Potenciales evocados, Memoria Explícita, Envejecimiento, Electroencefalografía, Codificación Léxica, Codificación Semántica, Tarea de Compleción de Trigramas, Tarea de Recuerdo Señalado

Agradecimientos

A la Dra. Viviane Pouthas, Codirectora de esta Tesis, por haber dirigido la realización de esta investigación a lo largo de sus diversas fases. Gracias por haberme aportado tanto de su saber científico y calor humano; por la confianza que depositó en mí, por su implicación y su generosidad. Sus observaciones y correcciones han contribuido a hacer mejor este trabajo de investigación. Mi más sincero reconocimiento por su presencia y su guía indispensables, los cuales hicieron que esta tarea se desarrollara con una calidad humana y técnica insuperable.

A la Dra. Soledad Ballesteros, Directora de esta Tesis, quién dio comienzo y final a este proyecto. Su consolidada experiencia y su inmejorable disposición han aportado lo mejor de esta tesis. Gracias a su extraordinaria capacidad de actuación, a su persistencia y a todo su apoyo moral la realización de esta Tesis ha sido posible. Trabajar bajo su dirección ha significado para mí un aprendizaje muy grato y provechoso.

Agradezco de manera especial a la Dra. Line Garneró, ex Directora del laboratorio LENA (Unidad de Neurociencias Cognitivas y de Imagen Cerebral, CNRS, UPR 640, Hospital de la Pitié Salpêtrière - Paris) por su acogida y por su confianza durante la realización de este trabajo de investigación. Gracias a su apoyo este proyecto de investigación ha sido posible. Desde aquí mi más sincera gratitud.

Agradezco a la Dra. Séverine Fay por su buena voluntad y su valiosa colaboración. Sin su participación este trabajo no hubiera sido posible. Sus observaciones y sugerencias siempre

constructivas y enriquecedoras han mejorado muchísimo la calidad de esta investigación en todas sus etapas. Mi más sincero agradecimiento.

Al Dr. Michel Isingini le agradezco su interés y participación en este proyecto de colaboración.

Al Dr. Antonio Crespo, Director del Departamento de Psicología Básica II, gracias por todo el ánimo, ayuda y colaboración que me ha otorgado cuando lo he necesitado.

Quisiera agradecer al Dr. José Manuel Reales por sus críticas y consejos metodológicos.

Al equipo del LENA. Todo mi cariño y reconocimiento por su ayuda en la adquisición, en el tratamiento y en el análisis de los datos electrofisiológicos. A Florence, por su profesionalismo y su buen humor. A Polo y Laurent por su disponibilidad y su ánimo de colaboración. A Jean Didier, por la creación de MUSE (programa de visualización y análisis de datos) que nos facilitó un buen ritmo de trabajo. A Antoine y a Denis por su disponibilidad y por compartir amablemente todo su conocimiento. A todos gracias por el tiempo compartido, por toda la amabilidad y la buena aptitud en el trabajo.

A mis compañeros de París: Valentina, Mario, Chabha, Iwona. Por todos los momentos compartidos, por todo el cariño, por la simpatía y el apoyo ofrecidos. A los que continúan y a los que ya se han ido, gracias por su amistad.

A mis compañeros de Madrid: Julia, Manuel y Paco. Gracias por toda la hospitalidad, por el intercambio de conocimientos, por las críticas y por todos los gestos de afección que me brindaron. Colaborar con ellos ha representado para mí un inmenso placer.

A las personas mayores y jóvenes que participaron voluntariamente en este trabajo. Gracias por su tiempo y toda su motivación. Gracias además por el interés que manifestaron hacia este estudio. A todos hago extensivo mi más sincero agradecimiento.

A mi familia, gracias por su apoyo incondicional desde siempre y por siempre.

A Enrique y a David, a vosotros dedico desde todas sus perspectivas el contenido implícito y explícito de este trabajo. Gracias por todo...

Remerciements

Je remercie le Docteur Viviane Pouthas, Codirectrice de cette Thèse, pour avoir encadré ce travail de recherche tout au long de ses différentes phases. Merci pour ses qualités scientifiques et humaines ; pour sa confiance, pour son implication et sa générosité. Ses remarques et corrections ont contribué à améliorer la qualité de ce travail. Ma reconnaissance la plus sincère pour sa présence indispensable, qui a permis que cette tâche ait été accomplie avec de précieuses qualités humaines et techniques.

J'adresse mes remerciements au Docteur Soledad Ballesteros, Directrice de cette Thèse, qui a été une personne clé pour le démarrage et la finalisation de ce projet. Sa solide expérience et sa constante disponibilité ont apporté le meilleur à cette Thèse. Grâce à son extraordinaire capacité d'action, à sa persistance et à son soutien moral la réalisation de cette Thèse a pu aboutir. Travailler sous sa direction a signifié pour moi un apprentissage très riche, intéressant et agréable.

C'est avec beaucoup d'émotion que j'adresse un remerciement à la mémoire du Docteur Line Garnero, ancienne Directrice du laboratoire LENA (Unité des Neurosciences Cognitives et Imagerie Cérébrale, CNRS, UPR 640, Hôpital de la Pitié Salpêtrière - Paris) pour son accueil et sa confiance lors de la réalisation de ce travail de recherche. Grâce à son soutien j'ai pu faire aboutir mon projet. Je lui en serai toujours reconnaissante.

Je remercie le Docteur Séverine Fay pour sa bonne volonté et sa précieuse collaboration. Sans sa participation ce travail n'aurait pas été possible. Ses remarques et suggestions, toujours constructives et enrichissantes ont grandement amélioré la qualité de cette investigation.

Je souhaite remercier le Docteur Michel Isingini pour l'intérêt qu'il a porté à mon travail et pour sa participation aux travaux de collaboration entre l'équipe de l'UNED à Madrid, l'équipe du LENA et son équipe à Tours.

Merci au Docteur Antonio Crespo, Directeur du Département de Psychologie Basique II pour le soutien, l'aide et la collaboration qu'il m'a apporté quand j'en ai eu besoin.

Je voudrais remercier au Docteur Dr. José Manuel Reales pour ses remarques et conseils méthodologiques.

J'adresse mes remerciements à toute l'équipe du LENA, toute mon affection et ma reconnaissance pour leur aide dans l'acquisition, le traitement et l'analyse des données électro-physiologiques. A Florence, pour son professionnalisme et sa bonne humeur. A Paulo et Laurent pour leur disponibilité et collaboration. A Jean Didier, pour la création de MUSE (logiciel de visualisation et analyse de données), programme qui nous a facilité un bon rythme de travail. A Antoine et à Denis pour leur disponibilité et pour partager leur savoir faire. A tous merci pour le temps partagé, pour l'amabilité et l'atmosphère chaleureuse.

Merci à mes collègues de Paris : Valentina, Mario, Chabha et Iwona. Pour tous les moments partagés, pour toute la sympathie et le soutien qu'ils m'ont offert. A ceux qui sont toujours là, et à ceux qui sont déjà partis, un grand merci.

Merci à mes collègues de Madrid : Julia, Manuel et Paco. Pour leur hospitalité, pour l'échange d'idées, pour leurs remarques et pour tous leurs gestes d'affection. Collaborer avec eux a été un véritable plaisir.

Aux personnes âgées et jeunes qui ont participé volontairement à ce travail, j'adresse mon remerciement pour le temps dédié, pour leur motivation et pour l'intérêt qu'ils ont porté à cette étude.

Je remercie ma famille pour son soutien inconditionnel, depuis toujours et pour toujours.

A Enrique et David, je vous dédie le contenu implicite et explicite de ce travail. Merci pour tout...

Índice

AGRADECIMIENTOS	3
REMERCIEMENTS	6
LISTA DE SÍMBOLOS	12
LISTA DE SIGLAS	13
LISTA DE ABREVIATURAS	14
LISTA DE FIGURAS	15
LISTA DE TABLAS	16
CAPITULO 1. MEMORIA Y ENVEJECIMIENTO.....	17
1.1. INTRODUCCIÓN.....	17
1.1.1. Contexto e interés científico del presente trabajo de investigación	17
1.2. SISTEMAS DE MEMORIA.....	25
1.3. TEORÍAS DEL FUNCIONAMIENTO CEREBRAL EN EL ENVEJECIMIENTO.....	31
1.3.1. Aspectos neuropsicológicos del envejecimiento	35
1.3.2. Envejecimiento exitoso	37
1.4. FACTORES DE INTERÉS EN TAREAS DE MEMORIA E IMPLÍCITA Y EXPLÍCITA	39
1.4.1. Prueba de compleción de trigramas.....	39
1.4.2. Manipulación de la profundidad de tratamiento de la información.....	41
1.4.3. Envejecimiento normal y tareas de memoria implícita y explícita.....	44
CAPITULO 2. MEMORIA Y ACTIVIDAD CEREBRAL	49
2.1. ESTUDIOS ELECTROFISIOLÓGICOS DE LA FUNCIÓN COGNITIVA	49
2.1.1. La EEG y el registro de los Potenciales Evocados.....	51
2.1.2. Rol funcional de los componentes de los Potenciales Evocados.....	54
2.2. LOS POTENCIALES EVOCADOS EN EL ESTUDIO DE LA MEMORIA CON PRUEBAS DE RECUERDO SEÑALADO... 59	
2.2.1. Efecto “antiguo/nuevo” (o efecto “old/new”) de la memoria episódica.....	59
2.2.2. Efecto “antiguo/nuevo” de repetición y memoria implícita.....	64
2.2.3. Efecto “antiguo/nuevo” de recuperación y memoria explícita	65
CAPITULO 3. AGEING AFFECTS BRAIN ACTIVITY IN HIGHLY EDUCATED OLDER ADULTS: AN ERP STUDY USING A WORD-STEM PRIMING TASK.....	68
ABSTRACT.....	68
3.1. INTRODUCTION.....	69
3.1.1. Aged-related behavioural and neural changes.....	70
3.1.2. ERP components of repetition priming.....	72
3.2. METHOD.....	74
3.2.1. Participants	74
3.2.2. Material and procedure.....	75
3.2.3. ERP recording	79
3.3. DATA ANALYSIS	80
3.3.1. Behavioural data	80
3.3.2. ERP data.....	80
3.4. RESULTS.....	82
3.4.1. Behavioural Results.....	82
3.4.2. ERP results	87
3.5. DISCUSSION.....	93
3.5.1. Priming effects were obtained in both young and older adults but were higher in theElderly.....	94
3.5.2. Age effects on topography of brain activity during word-stem completion	96
ACKNOWLEDGEMENTS.....	98
FOOTNOTES.....	99
CAPITULO 4. THE EFFECT OF AGE ON WORD-STEM CUED RECALL: A BEHAVIORAL AND ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDY.....	100

ABSTRACT.....	101
4.1. INTRODUCTION.....	102
4.1.1. <i>Cognitive neuroscience of aging</i>	103
4.1.2. <i>Age-related changes in ERP components of explicit memory</i>	104
4.2. RESULTS.....	108
4.2.1. <i>Behavioral Data</i>	108
4.2.2. <i>ERP Data</i>	112
4.3. DISCUSSION.....	119
4.3.1. <i>Explicit cued-recall is maintained in highly educated and active older Adults</i>	120
4.3.2. <i>Age-related changes on ERP old/new effect</i>	122
4.3.3. <i>Age effects on exogenous visual ERP component</i>	126
4.4. CONCLUSIONS	127
4.5. EXPERIMENTAL PROCEDURE	128
4.5.1. <i>Participants</i>	128
4.5.2. <i>Design and procedure</i>	130
4.5.3. <i>EEG recording</i>	132
ACKNOWLEDGEMENTS.....	134
CAPITULO 5. CONCLUSIONES.....	135
5.1. EFECTO DE LA EDAD EN LA MEMORIA IMPLÍCITA.....	135
5.1.1. <i>Efectos de “priming” presentes tanto en jóvenes como en mayores, aunque más pronunciados en los mayores</i>	137
5.1.2. <i>Efectos de la edad en la topografía de la actividad cerebral durante la compleción de trigramas</i> 140	
5.2. EFECTO DEL ENVEJECIMIENTO EN LA MEMORIA EXPLÍCITA	145
5.2.1. <i>El recuerdo guiado explícito se mantiene en adultos mayores de alto nivel de educación e intelectual cotidiano</i>	147
5.2.2. <i>Influencia de la edad sobre el efecto “antiguo/nuevo”</i>	151
5.2.3. <i>Efectos de la edad en la componente visual exógena de los potenciales evocados</i>	156
5.2.4. <i>Conclusiones</i>	158
5.3. PROMOCIÓN DE LA SALUD MENTAL PARA UN ENVEJECIMIENTO ÓPTIMO	159
5.3.1. <i>La estimulación de la memoria</i>	162
CAPITULO 6. RESUMEN DE LA TESIS EN FRANCES: EFFETS DU VIEILLISSEMENT SUR LA MÉMOIRE IMPLICITE ET LA MÉMOIRE EXPLICITE: ÉTUDES COMPORTEMENTALES ET ÉLECTROPHYSIOLOGIQUES CHEZ DES ADULTES JEUNES ET ÂGÉS DE HAUT NIVEAU D'ÉTUDES	168
6.1. RÉSUMÉ.....	168
6.2. INTRODUCTION.....	169
6.2.1. <i>Viellissement et mémoire à long terme</i>	169
6.2.2. <i>Rôle protecteur d'un haut niveau d'études</i>	173
6.2.3. <i>PE et effet old/new</i>	175
6.3. PROBLÉMATIQUE.....	178
6.4. MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE	182
6.5. L'EFFET DE L'ÂGE SUR LE RAPPEL INDICÉ PAR TRIGRAMMES: UNE ÉTUDE COMPORTEMENTALE ET ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE	185
6.5.1. <i>Description de la population</i>	185
6.5.2. <i>Résultats comportementaux</i>	186
6.5.3. <i>Résultats électro-physiologiques</i>	189
6.5.4. <i>Discussion</i>	191
6.6. LE VIEILLISSEMENT AFFECTE L'ACTIVITÉ CÉRÉBRALE DES PERSONNES ÂGÉES AVEC UN HAUT NIVEAU D'ÉTUDES: ÉTUDE DES POTENTIELS ÉVOQUÉS PAR UNE TÂCHE D'AMORÇAGE DE TRIGRAMMES	192
6.6.1. <i>Description de la population</i>	192
6.6.2. <i>Résultats comportementaux</i>	193
6.6.3. <i>Résultats électro-physiologiques</i>	196
6.6.4. <i>Discussion</i>	197
6.7. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION	198
BIBLIOGRAFÍA.....	200
ANEXOS.....	234

ANEXO 1. LISTAS DE PALABRAS UTILIZADAS EN NUESTROS DOS EXPERIMENTOS.....	234
ANEXO 2. ESQUEMA DE LOS ELECTRODOS UTILIZADOS EN LOS EXPERIMENTOS.....	238
ANEXO 3. RESUMEN DE LOS ANÁLISIS DE DATOS DEL ESTUDIO DE LA MEMORIA IMPLÍCITA.....	239
ANEXO 4. RESUMEN DE LOS ANÁLISIS DE DATOS DEL ESTUDIO DE LA MEMORIA EXPLÍCITA.....	242

Lista de símbolos

&	Conjunción "y"
*	Probabilidad de error estadístico menor que 0.05
**	Probabilidad de error estadístico menor que 0.01
***	Probabilidad de error estadístico menor que 0.001
μV	Micro voltios, unidad de potencial eléctrico
$F(a,b) = c$	La F de Fisher con a y b grados de libertad es igual a c
F3	Región cerebral frontal izquierda
F4	Región cerebral frontal derecha
F5	Región cerebral frontal izquierda
F6	Región cerebral frontal derecha
FC3	Región cerebral frontocentral izquierda
FC4	Región cerebral frontocentral derecha
FC5	Región cerebral frontocentral izquierda
FC6	Región cerebral frontocentral derecha
$k\Omega$	Kilo ohmios, unidad de resistencia eléctrica
N100	Componente de Potencial Evocado de polaridad Negativa y latencia de 100 ms.
N170	Componente de Potencial Evocado de polaridad Negativa y latencia de 170 ms.
N2	Segundo componente de polaridad negativa de un potencial evocado
N2a	Negatividad de no concordancia
N400	Componente de Potencial Evocado de polaridad Negativa y latencia de 400 ms.
old/new	Efecto viejo/nuevo
$p < x$	Probabilidad de error estadístico menor que x
P1	Primer componente de polaridad positiva de un potencial
P3	Región cerebral parietal izquierda
P3	Tercer componente de polaridad positiva de un potencial
P300	Componente de Potencial Evocado de polaridad Positiva y latencia de 300 ms.
P4	Región cerebral parietal derecha
P5	Región cerebral parietal izquierda
P6	Región cerebral parietal derecha
PO1	Región cerebral parietooccipital izquierda
PO2	Región cerebral parietooccipital derecha
PO7	Región cerebral parietooccipital izquierda
PO8	Región cerebral parietooccipital derecha
$t(x) = y$	La t de Student de x grados de libertad es igual a y

Lista de siglas

ANCOVA	Analysis of Covariance
ANOVA	Analysis Of Variance
CCPPRB	Comités Consultatifs de Protection des Personnes qui se prètent à une Recherche Biomédicale
CeRCA	Centre de Recherches sur la Cognition et l'Apprentissage
CNRS	Centre National de la Recherche Scientifique
CNV	Contingent Negative Variation
EEG	Electroencefalografía
EOG	Electro-oculograma
ERP	Event-related potentials
fmRI	Functional Magnetic Resonance Imaging
HAROLD	Hemispheric Assimetric Reduction in OLDer
HERA	Hemispheric Encoding and Recollection Asymmetry
LENA	Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Imagerie Cérébrale
LFC	Left Frontocentral
LPC	Late positive component
LPO	Left Parietooccipital
M	Mean
MI	Memoria implícita
MLP	Memoria a largo plazo
MMN	Mismatch negativity
MMSE	Mini Mental State Examination
Modelo SPI	Modelo Serial, Paralelo e Independiente
NS	Non significant
PE	Potenciales evocados
PET	Positrons Emission Tomography
PFC	Prefrontal cortex
PRS	Perceptual Representation System
RFC	Right Frontocentral
RPO	Right Parietooccipital
SD	Standard deviation
UMR	Unité Mixte de Recherche
UNED	Universidad Nacional de Educacion a Distancia
UPMC	Université Pierre et Marie Curie
UPR	Unité Propre de Recherche
VEP	Visual evoked potentials

Lista de abreviaturas

ddl	Dégré de liberté (francés): grados de libertad
e.g.	Exempli gratia (latin): por ejemplo
et al.	Et alii (latin): y otros
i.e.	Id est (latin): esto es
ms.	Miliseundos
o/n	Old/New, efecto “antiguo/nuevo”
t	Tiempo

Lista de Figuras

Capítulo 1. Memoria y envejecimiento

Figura 1.1. Esquema del modelo jerárquico de Tulving.....	25
Figura 1.2. Ilustración de los diferentes tipos de memoria según el modelo de Squire.....	27
Figura 1.3. Ilustración de las diferentes tareas de memoria explícita comúnmente utilizadas	28

Capítulo 2. Memoria y actividad cerebral

Figura 2.1. Ilustración del promediado de los registros EEG.....	52
Figura 2.2 Resumen gráfico de los registros típicamente obtenidos para el efecto “antiguo/nuevo” (“old/new”) en tareas de memoria	60

Capítulo 3. Memoria implícita

Figure 3.1. Illustration of the experimental design showing the sequence of events in each trial during the study phase (a) and the test phase (b).....	79
Figure 3.2. Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems completed with studied (old) items, together with ERPs evoked by stems completed with unstudied (new) items in the lexical (A) and semantic (B) encoding conditions for both age groups.	88
Figure 3.3. Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems completed with studied items accompanied by awareness (aware), together with ERPs evoked by stems completed with studied items unaccompanied by awareness (unaware) for both age groups.	91

Capítulo 4. Memoria explícita

Figure 4.1. Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems completed with studied (old) items, together with ERPs evoked by stems completed with unstudied (new) items.....	114
Figure 4.2. Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems at the temporal window of the NI component over parieto-occipital sites.....	118
Figure 4.3. Illustration of the experimental design showing the sequence of events in each trial during the study phase (a) and the test phase (b).....	132

Capítulo 6. Resumen en francés

Figure 6.1. Décours temporel des phases d'étude (a) et test (b).....	183
Figure 6.2. Les taux de réponses correctes par groupe d'âge en fonction de la condition d'encodage (mémoire explicite)	186
Figure 6.3. Les temps de réponse pour chaque groupe d'âge en fonction du type d'item dans les deux conditions d'encodage (mémoire explicite)	187
Figure 6.4. Grande moyenne des potentiels évoqués par les trigrammes (mémoire explicite).....	189
Figure 6.5. Les taux d'amorçage (“priming”) par condition d'encodage (lexicale ou sémantique) pour les deux groupes d'âge (mémoire implicite).....	193
Figure 6.6. Les temps de réponse pour chaque groupe d'âge en fonction du type d'item dans les deux conditions d'encodage (mémoire implicite).....	194
Figure 6.7. Grande moyenne des potentiels évoqués par les trigrammes (mémoire implicite)	196

Lista de Tablas

Capítulo 2. Memoria y actividad cerebral

<i>Tabla 2.1. Resumen de las características físicas y funcionales de los componentes temprano y tardío obtenidos en tareas de memoria de reconocimiento</i>	61
--	----

Capítulo 3. Memoria implícita

<i>Tabla 3.1. Demographic Characteristics and Neuropsychological Test Scores</i>	75
<i>Tabla 3.2. Mean proportion of word-stem completions for young and older adults on lexical and semantic encoding conditions</i>	83
<i>Tabla 3.3. Mean aware and unaware completion rates on the word-stem completion task for young and older adults on lexical and semantic encoding conditions</i>	85
<i>Tabla 3.4. Mean response times (ms) of each age group for studied and non-studied item type as a function of encoding condition</i>	86

Capítulo 4. Memoria explícita

<i>Tabla 4.1. Performance measures for each age group on the semantic and the lexical encoding conditions</i>	110
<i>Tabla 4.2. Response times (ms) of each age group for each item type on the two encoding conditions</i>	112
<i>Tabla 4.3. Demographic Characteristics and Neuropsychological Test Scores</i>	130

Capítulo 5. Conclusiones

<i>Tabla 5.1. Resumen de las características principales (hemisferios y ventanas temporales de significatividad) del efecto “antiguo/nuevo” en los potenciales evocados por la prueba en memoria explícita</i>	154
--	-----

Capítulo 6. Resumen en francés

<i>Tabla 6.1. Caractéristiques démographiques des participants et leurs scores dans les tests neuropsychologiques (mémoire explicite)</i>	185
<i>Tabla 6.2. Caractéristiques démographiques des participants et leurs scores dans les tests neuropsychologiques (mémoire implicite)</i>	192

CAPITULO 1

MEMORIA Y ENVEJECIMIENTO

1.1. INTRODUCCIÓN

1.1.1. Contexto e interés científico del presente trabajo de investigación

El envejecimiento del cerebro constituye un proceso natural que conlleva la modificación del funcionamiento cognitivo a diferentes niveles. En este Capítulo introductorio examinaremos los cambios que se producen con la edad en la memoria. Hasta hace poco, los estudios sobre el envejecimiento cognitivo y sobre los mecanismos neurales subyacentes se estudiaban de forma independiente. Por una parte, los cambios en función de la edad en diferentes procesos mentales tales que la memoria, las capacidades viso-espaciales y la atención, entre otros, eran investigados desde la perspectiva de la *psicología cognitiva del envejecimiento*, de una manera estrictamente conductual. Por otra parte, los estudios realizados desde la perspectiva de la *neurociencia del envejecimiento* evaluaban los efectos de la edad en la anatomía y la fisiología del cerebro, describiendo las diversas formas de deterioro neural que se van produciendo con la edad, como pueden ser la atrofia cerebral y la pérdida sináptica. Sin embargo, aunque sería razonable asumir que el envejecimiento cognitivo se origina a partir del envejecimiento cerebral, las relaciones entre estos dos fenómenos no se conocen totalmente. En la actualidad, la disciplina de la *neurociencia cognitiva del envejecimiento* constituye una nueva disciplina que se ha propuesto unificar estos dos enfoques para investigar la influencia que tiene la edad sobre los distintos aspectos, tanto de las funciones cognitivas (evaluados con medidas como la precisión o los tiempos de respuesta), como de la fisiología cerebral (determinados con distintas medidas neurales, como

son las medidas de imagen funcional *in vivo*: técnicas hemodinámicas y electromagnéticas de activación, o con técnicas electrofisiológicas, entre otras).

Entre las diferentes facultades mentales que se deterioran con la edad, la memoria resulta de especial interés. En este sentido, la distinción entre memoria explícita y memoria implícita ha revelado ser una fuente de información esencial, tanto para la comprensión de la organización y del funcionamiento de la memoria, como para la caracterización de las diferencias que se pueden encontrar con la edad en los distintos sistemas de memoria. En este sentido, son numerosas las disociaciones descritas entre la memoria implícita y la explícita que indican que el envejecimiento, la amnesia o la profundidad del tratamiento durante la codificación se encuentran entre los factores conocidos por influir en las pruebas de memoria explícita, pero que no afectan (o bien lo hacen en menor medida) a las pruebas de memoria implícita.

El presente trabajo de investigación se inserta en el grupo de estudios que conforman el área de la *neurociencia cognitiva del envejecimiento* y se propone como objetivo aportar posibles explicaciones acerca de la naturaleza de los efectos de la edad y de la profundidad de tratamiento de la información durante la codificación de la misma en pruebas de memoria implícita y explícita, desde la doble orientación conductual y electrofisiológica mediante la evaluación tanto de los niveles de rendimiento como de los niveles de activación cerebral. En este sentido, la *prueba de Compleción de trigramas* que hemos utilizado en esta Tesis es una de las pruebas más utilizadas para evaluar estos dos tipos de memoria. Esta prueba resulta particularmente interesante ya que el mismo material puede ser recuperado de manera explícita o implícita, dependiendo de las instrucciones que el experimentador proporcione a los participantes. Sin embargo, aunque los estudios que han utilizado este tipo de paradigmas

han confirmado la disociación entre memoria implícita y explícita, al mismo tiempo han dado lugar a resultados contradictorios.

Resulta importante señalar que toda investigación interesada en el envejecimiento y en el estudio de las variaciones de los patrones de activación neural asociados a diversas funciones cognitivas debe prestar considerable atención al diseño de investigación. Se debe poder asegurar que las diferencias encontradas en los patrones de activación se atribuyen correctamente al envejecimiento y que no se deben al resultado de variables engañosas, como podrían ser las diferencias en los niveles de rendimiento o en el nivel de inteligencia, etc. Las eventuales diferencias en rendimiento observadas entre los distintos grupos de edad durante diversas pruebas pueden ser debidas, además de al envejecimiento, a otros factores tales como el efecto de generación o de “cohorte” (condiciones educativas, políticas o sociales diferentes para los grupos de edad), o a disparidades en los niveles de vocabulario entre los grupos, entre otras. Con la intención de evitar confusiones del tipo “efecto cohorte”, los participantes en nuestra investigación fueron seleccionados de modo que los grupos de edades comparados tuvieran niveles de estudios elevados y que además fueran equivalentes (ambos grupos tuvieron una media de años de estudio de grado universitario). Además, también se comparó el nivel de vocabulario entre ambos grupos con el uso del test Mill-Hill que es una prueba psicométrica válida y fiable para la evaluación del nivel de rendimiento en tareas de memoria verbal.

Otro factor importante a tener en cuenta en el campo del envejecimiento cognitivo se refiere a la distinción entre los efectos debidos al envejecimiento normal de los que son propios al envejecimiento patológico. Es por esto que todos los participantes mayores realizaron como *screening* un test neuropsicológico ampliamente utilizado para la evaluación

de las funciones cognitivas y de las capacidades de memoria: el “Mini Mental State Examination”, MMSE (Folstein, Folstein y McHugh, 1975). En este trabajo todos los participantes mayores obtuvieron puntuaciones superiores o iguales a 27 (máxima puntuación 30), lo cual permitió descartar la presencia de posibles disfunciones cognitivas.

Por lo que se refiere a la memoria implícita, una extensa literatura sugiere que el nivel de rendimiento en las pruebas implícitas se encuentra, en general, preservado con la edad. Sin embargo, algunas diferencias relacionadas con la edad pueden aparecer en determinadas circunstancias. A este respecto, se han propuesto dos hipótesis explicativas: *la hipótesis ejecutiva y la hipótesis de la contaminación explícita*.

La *hipótesis ejecutiva* postula que los efectos del envejecimiento están relacionados con los procesos de búsqueda generativa de ítems en el léxico personal. Este tipo de búsqueda implicaría el funcionamiento de las regiones frontales. Por su parte, la *hipótesis de la contaminación explícita* considera que muchos de los resultados contradictorios en la literatura del envejecimiento podrían reflejar posibles artefactos relacionados con el uso de estrategias voluntarias de recuerdo en las pruebas implícitas. En otras palabras, se ha propuesto que los participantes pueden intentar recuperar los ítems de manera “voluntaria” en el momento de la fase de prueba, a pesar de las instrucciones específicas en el momento de evaluación de la memoria implícita (Schacter, Bowers y Booker, 1989). Sin embargo, esto no implica necesariamente que los participantes que toman consciencia de la relación entre las fases de codificación y las de prueba utilicen de manera sistemática estrategias voluntarias de recuperación (Bowers y Schacter, 1990). El uso de paradigmas de investigación en los cuales se midan de manera conjunta la toma de consciencia (en relación a las palabras producidas) y los tiempos de respuesta debería permitir diferenciar entre estas dos hipótesis.

Dado que se conoce que las estrategias voluntarias de búsqueda en memoria requieren tiempos de respuesta más largos que los necesarios durante los procesos de “*priming*” (o facilitación) como forma habitual de evaluar la memoria implícita, la información aportada por los tiempos de respuesta resulta crucial en lo que se refiere a las estrategias cognitivas utilizadas por los participantes durante la realización de las pruebas de memoria implícita. Por otra parte, el problema de la toma de conciencia representa una cuestión central en el estudio de la disociación entre los sistemas de memoria implícita y explícita.

Es importante resaltar que el protocolo que hemos utilizado en esta Tesis permite determinar si la facilitación consciente refleja un esfuerzo voluntario de recuperación de los ítems, gracias a la medida de los tiempos de respuesta y de la toma de conciencia para cada ítem producido una vez finalizada la fase de prueba de memoria (Fay, Isingrini y Pouthas, 2005b). Como las estrategias voluntarias de búsqueda en memoria requieren tiempos de respuesta más largos que los necesarios durante los procesos de memoria implícita evaluada a través de la existencia de “*priming*” (o facilitación), la información aportada por los tiempos de respuesta resulta crucial para el estudio de las estrategias cognitivas utilizadas por los participantes durante la realización de las pruebas de memoria implícita.

Por otra parte, la calidad del recuerdo de una información retenida en la memoria depende del tratamiento de dicha información durante la codificación (Craik y Lockhart, 1972). De esta manera, si la huella de memoria es mayor, la naturaleza del recuerdo será más eficaz y completa. El tratamiento profundo de la información produce mejor señal de recuerdo en la memoria. En las pruebas utilizadas clásicamente en psicología se suele variar el nivel de profundidad del tratamiento de la información a dos niveles: con un tratamiento profundo (o

semántico) y con un tratamiento superficial (o léxico). El tratamiento superficial puede consistir, por ejemplo, en una tarea de enumeración de sílabas en las palabras estudiadas. En su caso, el tratamiento profundo puede basarse en una elaboración semántica de las palabras presentadas. Según Craik, las personas mayores presentan más dificultades que los jóvenes para iniciar procesos de codificación y de recuperación eficaces (Craik, 1986). Parece ser que entre las personas mayores existen dificultades en la codificación de la información contextual y en consecuencia, en la utilización de estas informaciones como posibles indicios de recuperación.

A partir de los resultados descritos en la literatura sobre la investigación en memoria implícita hemos formulado las siguientes hipótesis que vamos a poner a prueba en esta Tesis:

(1) Tanto el nivel de facilitación como el nivel de activación cerebral (en todo caso en relación a la región parieto-occipital) serán equivalentes entre mayores y jóvenes.

(2) El rendimiento en la tarea de memoria implícita no se verá influenciado por el tipo de codificación en ninguno de los dos grupos (jóvenes y mayores).

En cuanto al estudio del efecto de la edad sobre la memoria explícita, existen grandes discrepancias en la literatura. Lo que podría explicarse por el alto grado de variabilidad interindividual entre los adultos mayores. Dicha variabilidad es evidente tanto a nivel de la estructura cerebral (Raz, 2005; Van Petten et al., 2004) como a nivel del rendimiento cognitivo (Daselaar, Veltman, Rombouts, Raaijmakers y Jonker, 2003; Duarte, Ranganath, Trujillo y Knight, 2006). Sin embargo, la mayoría de estudios convergen en la descripción de un deterioro con la edad, que se manifiesta en diversos tipos de pruebas de memoria explícita

y que revela peores niveles de actuación entre los participantes mayores en comparación a los jóvenes.

En relación a la memoria explícita, las hipótesis de trabajo que hemos puesto a prueba en esta Tesis fueron las siguientes:

(1) Los niveles de rendimiento y los patrones de actividad cerebral serán diferentes entre los dos grupos de edad.

(2) Con la codificación profunda se lograrán niveles de actuación superiores en comparación a la codificación léxica. Este beneficio de la codificación profunda será menor para los mayores.

En resumen, el propósito de esta Tesis ha sido investigar los efectos del envejecimiento en el rendimiento conductual y los *correlatos neurales* de las modalidades de memoria implícita y explícita, a la vez que se manipularon los efectos de una orientación léxica o semántica durante la fase de codificación de la información. El principal interés de registrar los potenciales evocados residió en el hecho de que sus parámetros (latencia, amplitud, topografía) pueden utilizarse como variables dependientes que permiten abordar el estudio temporal de diferentes procesos mnésicos. Con esta técnica, nos propusimos caracterizar los cambios en rendimiento cognitivo durante el envejecimiento, al investigar las diferencias de activación cerebral que los acompañan durante la realización de una prueba de compleción de trigramas. En este contexto, nos servimos de un protocolo fiable que permitió asegurar que la versión implícita no sería contaminada por estrategias voluntarias de recuperación (Fay et al., 2005b). La fiabilidad del protocolo nos permitió, además, hipotetizar que la actividad cerebral asociada a cada tipo de memoria se vería influenciada por la

profundidad del tratamiento de la información, de la misma manera que lo son las manifestaciones conductuales de la memoria explícita e implícita.

Podemos afirmar que el enfoque paralelo que hemos utilizado en este trabajo, mediante el estudio simultáneo de la conducta (rendimiento mnésico y tiempos de respuesta) y de la actividad cerebral (potenciales evocados) debería permitirnos confirmar o rechazar la existencia de diferencias sistemáticas en los correlatos neurales en función de la edad.

Los resultados de los dos experimentos que componen esta Tesis se presentan en forma de artículos en los Capítulos 3 y 4 de este trabajo. Los Capítulos 1 y 2 constituyen una introducción teórica que sirve de base y fundamentación a la parte empírica de este trabajo y en ellos se trata de forma sucinta el tema de la memoria y el envejecimiento (Capítulo 1) y la memoria y la actividad cerebral (Capítulo 2), con especial atención a la electroencefalografía y los potenciales evocados. Estos dos Capítulos junto con el Capítulo 5 dedicado a exponer las conclusiones del trabajo de investigación realizado se han escrito en español. Los Capítulos 3 y 4, por tratarse de artículos para su publicación en revistas internacionales de Neurociencia con índice de impacto, se han escrito en inglés. Finalmente, el Capítulo 6 de esta Tesis presenta un resumen en francés de los resultados más relevantes de la Tesis ya que se ha realizado en el contexto de un CONVENIO DE COTUTELA entre la Universidad Nacional de Educación a Distancia, UNED (Madrid, España) y la Universidad de Paris VI Pierre et Marie Curie (París, Francia). Dicho Convenio fue firmado por el Excelentísimo Sr. Rector de la UNED, Don Juan Gimeno Ullastres y el Excelentísimo Sr. Rector de la Universidad de Paris VI Pierre et Marie Curie, Don Jean-Charles Pomerol. La firma de dicho Convenio de colaboración va a permitir a la Doctoranda la obtención del título de Doctor por ambas universidades, la UNED y la Universidad Paris VI Pierre y Marie Curie.

1.2. Sistemas de memoria

La memoria es la capacidad que nos permite la codificación, el almacenamiento y la recuperación de la información previamente asimilada. Son varios los modelos y distintas las terminologías que describen y explican la función de la memoria humana. Sin embargo, la investigación proveniente de diferentes tradiciones ha dado lugar a dos categorías principales para describir la memoria. La primera, basada en *el enfoque del “procesamiento” de la información*, describe la memoria en términos de sus tres funciones principales: codificación, almacenamiento y recuperación. La segunda categoría, dentro del campo de las *neurociencias cognitivas* y la neuropsicología; se basa en investigaciones con pacientes con el cerebro lesionado así como en estudios sobre el envejecimiento cognitivo y en estudios con modelos animales. Este tipo de categoría propone la existencia de *distintos sistemas de memoria*. Ver Figura 1.1.



Figura 1.1. Esquema del modelo jerárquico de Tulving (adaptado de Tulving, 1995)

Dentro de este sistema de clasificación tenemos el modelo de Tulving (o “modelo SPI” por Serial, Paralelo e Independiente) que distingue cinco sistemas de memoria organizados de manera jerárquica (Tulving, 1995). En este modelo se encuentran clasificados la memoria episódica, la memoria de trabajo, la memoria semántica, el sistema de representación perceptiva y la memoria procedimental. *La memoria procedimental* se relaciona con distintos procesos de condicionamiento y con el aprendizaje de habilidades perceptivo-motoras y cognitivas. *El sistema de representaciones perceptivas* se encarga de la adquisición y el mantenimiento del conocimiento relativo a la forma y a las características físicas de la información. *La memoria semántica* es la que hace posible la adquisición, el mantenimiento y la retención de los conocimientos generales sobre el mundo y esto de manera independiente del contexto de aprendizaje. *La memoria de trabajo* permite el mantenimiento temporal de la información bajo un formato fácilmente accesible durante la realización de diversas funciones cognitivas. *La memoria episódica* (memoria autobiográfica) concierne el recuerdo de los acontecimientos vividos en un contexto espacio-temporal determinado del individuo. El modelo de Tulving intenta lograr una explicación funcional exhaustiva de los diferentes procesos de memoria y propone además la convergencia de los conceptos de “procesos operacionales” de memoria con los de “sistemas múltiples” de memoria. De este modo, según el modelo SPI, las relaciones entre los distintos sistemas de memoria son específicas de los procesos que involucran. Así, la *codificación*, ocurre de manera “serial” (desde el sistema de representación perceptivo vía la memoria semántica hacia la episódica), siendo los diferentes sistemas dependientes entre ellos. Después del proceso de codificación, diferentes tipos de información concernientes al mismo evento inicial son *almacenados* de manera “paralela” en diferentes sistemas. Esta información es luego *recuperable* desde cada sistema de memoria “independientemente” de los otros sistemas.

Squire (1992) ha distinguido entre la memoria declarativa (o explícita) de la no declarativa (o implícita). Este autor sitúa la diferencia entre estos dos tipos de memoria, explícita e implícita, en el nivel de consciencia e intencionalidad en el aprendizaje y la recuperación de la información, e integra además las estructuras cerebrales asociadas a los diferentes sistemas de memoria (ver Figura 1.2).

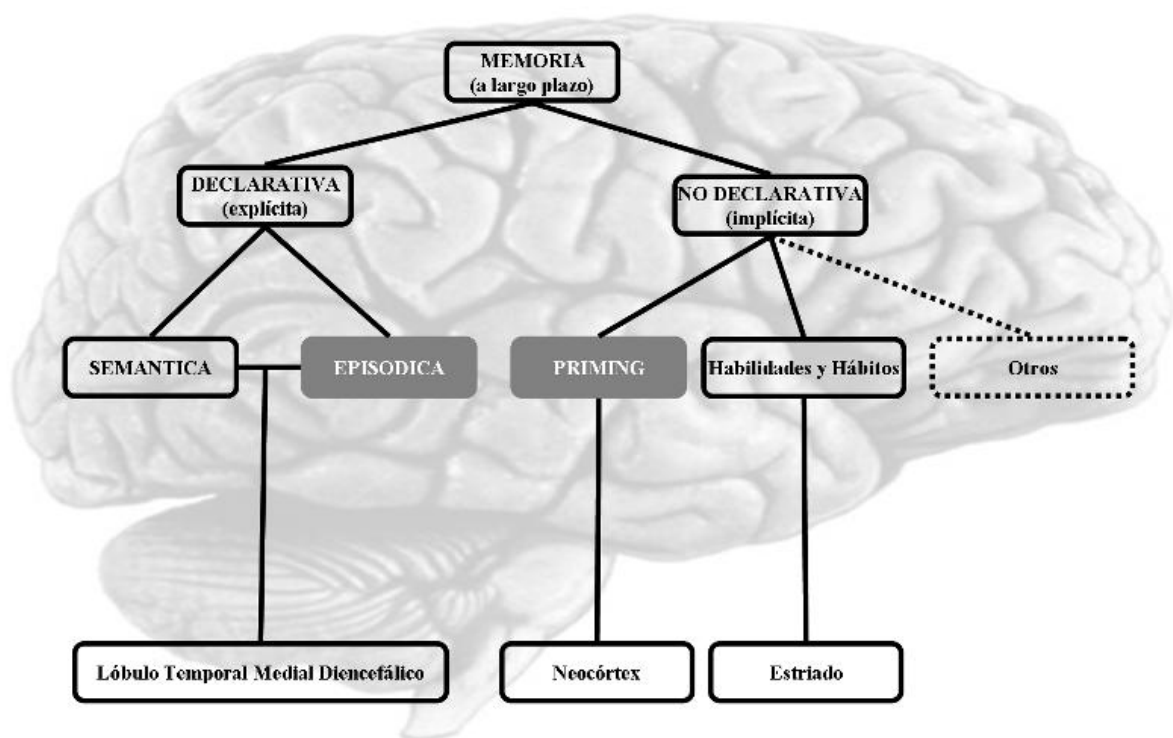


Figura 1.2. Ilustración de los diferentes tipos de memoria según el modelo de Squire. En gris, los dos tipos de memoria que han sido objeto de estudio de nuestro trabajo (adaptado de Squire, 1992)

La memoria explícita se ha dividido a su vez en episódica y semántica (Tulving, 1972). Como se ha sido descrito anteriormente, la *memoria episódica* hace referencia a los acontecimientos autobiográficos del individuo relacionados en un contexto espacio temporal preciso. *La memoria semántica*, por su parte, trata del conocimiento general del mundo, del

lenguaje y de la cultura de la persona, no asociado a situaciones específicas de aprendizaje. Los contenidos de estos dos tipos de *memoria explícita* pueden traerse a la conciencia de manera voluntaria y consciente, mediante el lenguaje o en forma de imágenes mentales. Este tipo de memoria requiere la atención consciente, para el almacenamiento de hechos y acontecimientos mediante aprendizaje de tipo controlado por el individuo. Para la correcta ejecución de este tipo de memoria es necesaria la integridad y el buen funcionamiento de los *lóbulos temporales* de la corteza cerebral y de la *zona del hipocampo*. Las pruebas de recuerdo libre, de recuerdo señalado y de reconocimiento involucran este sistema de memoria explícita. Las diferencias con la edad en la memoria episódica son evidentes, mientras que en la memoria semántica aparecen, sólo si las tareas suponen además de la rememoración, procesos conceptuales o inferenciales (Craik y Jennings, 1992). La Figura 1.3 ilustra sobre las diferentes tareas de memoria más utilizadas en la literatura para evaluar la memoria episódica (explícita).

Fase de estudio		Fase de Prueba		
ACCOLADE	PERCUSSION	Recuerdo libre	Reconocimiento	Recuerdo Señalado
BALAFRE	MOLAIRE			
COCOTIER	MADELEINE	Dígame todas las palabras de las que se acuerde que fueron presentadas en la fase de estudio	¿Cuáles de las siguientes palabras fueron presentadas en la fase de estudio?	Intente completar los siguientes trigramas con palabras presentadas en la fase de estudio
DESERTEUR	HYDROLYSE		SUCETTE	MAD_
ECHARDE	MOTARD		HYDROLYSE	PLU_
FEUILLETON	NOUGAT		TOMBOLA	GEN_
GUIDON	PLUMEAU		ECHARDE	POR_
LAVERIE	FRIGIDAIRE		FEUILLETON	LOR_
PAILLASSON	GENCIVE	
SABLIER	PENDAISON	
SOIGNEUR	SOLFEGE	
TURBOT	VARICE	
VERGLAS	VOILIER	

Figura 1.3. Ilustración de las diferentes tareas de memoria explícita comúnmente utilizadas.

Como vimos en la Figura 1.2., Squire (1992) se refiere a la memoria no-declarativa (*implícita o procedimental*) como aquella que concierne tanto a la memoria procedimental

como al fenómeno de “priming” o “facilitación” (identificación inconsciente de los estímulos percibidos anteriormente), el condicionamiento clásico y el aprendizaje asociativo (Squire, Knowlton y Musen, 1993). Este tipo de memoria corresponde a la memoria de habilidades manuales o cognitivas aprendidas y que no se pueden explicar con una declaración expresa y consciente, de manera precisa, sino a través de los comportamientos y los actos y suele ser evaluada con pruebas de memoria llamadas “indirectas”. Este tipo de memorias, que se automatiza con la práctica, requiere la integridad y el buen funcionamiento de los *lóbulos occipito-temporales* de la corteza cerebral.

La literatura sugiere que existe un deterioro de la memoria explícita con la edad. La Figura 1.3 ilustra las diferentes tareas de memoria explícita utilizadas en la investigación. Al contrario, existe numerosa documentación que indica que la memoria implícita parece estar mucho más preservada en el envejecimiento (Craik y Jennings, 1992). En cualquier caso, el efecto de la edad en pruebas indirectas de memoria es siempre menor que en las pruebas de memoria explícita ya sean tareas de reconocimiento o de recuperación (La Voie y Light, 1994).

La disociación existente entre memoria implícita y explícita ha sido corroborada por diversos estudios (Moscovitch, Vriezen y Goshen-Gottstein, 1993) que demuestran que la memoria implícita, evaluada con pruebas “indirectas” de memoria, puede ser normal en pacientes amnésicos que presentan graves afecciones en pruebas directas de memoria (pruebas de recuerdo o de reconocimiento). Además, estudios neuropsicológicos con participantes jóvenes sanos han encontrado la disociación entre los niveles de actuación entre pruebas directas e indirectas de memoria (Roediger y McDermott, 1993).

Los resultados de este tipo de estudios sugieren que la memoria implícita puede ser dividida, a su vez, en dos tipos de componentes: memoria implícita *guiada por los datos* (*data-driven*) y memoria implícita *guiada por los conceptos* (*conceptually driven*). La primera, *guiada por los datos*, reflejaría procesos tempranos, que serían procesos “presemánticos”. Esto se evidencia a partir de dos factores: la independencia respecto al nivel de procesamiento semántico acordado a los ítems y la dependencia de la “similitud perceptiva” entre los ítems de estudio y los de prueba. El componente de memoria implícita *guiada por los conceptos* se refiere a los procesos que se superponen a un nivel de “significación” o semántico. Estos procesos dependen del nivel de procesamiento semántico implicado en la fase de estudio, siendo insensibles a los factores de tipo perceptivo como las características físicas de los estímulos.

En relación a la memoria explícita, otro tipo de clasificación de la memoria surge del “*modelo del procesamiento dual*” que postula que un “indicio” determinado de recuerdo puede permitir el acceso a la información relativa a un episodio ocurrido según dos modos cualitativamente distintos de recuerdo: la “familiaridad” y la “recolección” de la información (Jacoby y Dallas, 1981; Jacoby y Kelley, 1992; Mandler, 1980; Gardiner, Java y Richardson-Klavehn, 1996). En relación a los procesos de “recolección”, la información recuperada contiene información de tipo contextual acerca del momento de aprendizaje y está acompañada de la experiencia personal de haber traído a la mente un evento específico del pasado. Por el contrario, en el caso de la rememoración basada en los procesos de “familiaridad”, la información acerca del contexto en el cual ésta ha sido codificada, así como la experiencia personal del recuerdo están ausentes.

1.3. Teorías del funcionamiento cerebral en el envejecimiento

Investigaciones recientes realizadas tanto en estudios transversales (Park et al., 2002) como en estudios longitudinales (Nilsson, 2003; Hultsch, Hertzog, Small y Dixon, 1999) describen los cambios que se producen con la edad en distintos procesos cognitivos. Respecto a la memoria, el efecto de la edad difiere según los distintos tipos de memoria (Craik y Jennings, 1992). Por una parte, son muchos los aspectos de la memoria que se muestran resistentes al envejecimiento, como es el caso de la memoria implícita (Ballesteros y Reales, 2004; Ballesteros, Reales y Mayas, 2007; Light, Prull y Kennison, 2000a; Mitchell, 1989; Isingrini, Vazou y Leroy, 1995b; Light y Albertson, 1989), el conocimiento general y el uso del lenguaje (Park et al., 2002). Por otra parte, son también numerosos los investigadores que han descrito los efectos negativos de la edad en distintos aspectos de la memoria. Así, la memoria explícita, la memoria de trabajo, la función inhibitoria y la velocidad de procesamiento son algunos de los aspectos de la función cognitiva que más se menoscaban con la edad.

Los mecanismos propuestos como causas fundamentales del deterioro de las habilidades de memoria y de procesamiento de la información en las personas mayores pueden agruparse en dos categorías. La primera corresponde a un *punto de vista global*, indiferenciado y se ha denominado *hipótesis de la "causa común"*. Esta hipótesis considera que todos los tipos de deterioro cognitivo son causados por un único mecanismo común e implica que los efectos negativos del envejecimiento, tanto en los aspectos cognitivos como sensoriales, pueden reflejar una pérdida en la integridad global de las funciones cerebrales que aumentaría con la edad. En esta categoría se encuentra, entre otras, la propuesta según la cual

la disminución en la *velocidad de procesamiento de la información* es un factor general que sustenta y explica varios de los decrementos cognitivos con la edad (Kail y Salthouse, 1994). Los efectos nocivos de la edad podrían, además, ser el resultado de cierto tipo de “*deterioro sensorial*” que conlleva potencialmente la disminución de las interacciones cognitivamente estimulantes entre el individuo y su entorno. En este mismo contexto, Baltes y Lindenberger (1997) sugieren que las medidas de tipo puramente sensorial (de agudeza visual y auditiva) son más fundamentales en la explicación de las diferencias en rendimiento con la edad que la velocidad de procesamiento. Estos autores afirman que las funciones sensoriales representan una medida más global del deterioro de la integridad neuronal en las personas mayores.

La segunda categoría dentro de las posibles causas del deterioro cognitivo en el envejecimiento se relaciona con un enfoque alternativo que propone que dicho deterioro puede deberse a problemas asociados con *mecanismos cognitivos “específicos”*. Por ejemplo, existe evidencia de que las *funciones ejecutivas* (relativas a procesos como la memoria de trabajo, la función inhibitoria y la habilidad para cambiar de tareas) se deterioran con la edad (Park, 2000). Las funciones ejecutivas participan en muchos de los procesos cognitivos, incluidos la codificación, el razonamiento y la recuperación de la información, así como en muchas de las tareas cotidianas que requieren el aprendizaje o las respuestas ante informaciones nuevas. Dentro de este tipo, la *memoria de trabajo* es una de las más estudiadas. En la actualidad existe un gran consenso acerca del deterioro de la memoria de trabajo con la edad; en especial, el componente del procesamiento central ejecutivo. El deterioro en este tipo de memoria se evidencia en la disminución en la capacidad para almacenar, procesar y manipular la información. En general, se considera que todas las tareas que requieren un procesamiento de la información laborioso o difícil necesitan de la memoria de trabajo. Dentro de esta línea, otros autores han destacado el papel de los *mecanismos de*

inhibición en el deterioro cognitivo con la edad (Hasher y Zacks, 1988). Estos dos autores argumentan que las personas mayores son menos eficaces que los jóvenes en la inhibición de información irrelevante que interfiere y perturba la realización de una tarea determinada. La capacidad de la memoria de trabajo de los mayores no se reduciría con la edad, sino que esta capacidad se encontraría “abarrotaada” con todo tipo de informaciones. En los mayores la dificultad en cuanto a la flexibilidad en el uso de recursos mentales o en la capacidad de pasar de una tarea a otra ha sido ampliamente documentada (Kramer, Hahn y Gopher, 1999; Kray y Lindenberger, 2000).

Otro proceso de gran importancia en la realización de muchas de las tareas cognitivas es la habilidad para *relacionar un acontecimiento con el contexto en el que ha aparecido*. Los mayores pueden recordar hechos precisos pero tienen dificultades en el recuerdo de la fuente de origen de esa información (Spencer y Raz, 1994; Johnson, De Leonardis, Hashtroudi y Ferguson, 1995). Esta disminución en la capacidad para relacionar una información determinada con el contexto de su aprendizaje representa una dificultad específica de las personas mayores en tareas de memoria a largo plazo (MLP) y en tareas que evalúan la memoria de trabajo. Tanto la velocidad de procesamiento de la información como la memoria de trabajo son fundamentales en la explicación de los efectos de la edad en el funcionamiento de la MLP (Park y Reuter-Lorenz, 2009).

En otras palabras, la literatura indica que tanto los *mecanismos globales* (tipo la velocidad de tratamiento de la información), como los *mecanismos específicos* (como la memoria de trabajo), serían fundamentales en la explicación de la variabilidad en las funciones cognitivas de orden superior en las personas mayores (Park y Reuter-Lorenz, 2009).

Estos mecanismos no se deterioran al mismo nivel ni con la misma rapidez entre las personas mayores y, en muchos casos, dependen de las especificidades de las tareas utilizadas.

Light (1991) resume en cuatro las explicaciones atribuidas a las alteraciones en los distintos procesos de memoria con la edad (Light, 1991). En primer lugar, se alude a los fracasos en los *procesos de metamemoria*. Es decir, a las dificultades con la edad en el uso de diferentes estrategias de recuperación y de control de la información. En segundo lugar, se describen las alteraciones debidas a una *codificación semántica* disminuida (debida posiblemente a problemas en la comprensión del lenguaje). En tercer lugar, se atribuyen fallos en la *recuperación intencionada* (en oposición a la recuperación automática, no controlada). Por último, el deterioro en las habilidades mnésicas durante el envejecimiento se relaciona con la disminución de los *recursos de procesamiento* (disminución posiblemente relacionada con un deterioro de la capacidad atencional o con el enlentecimiento cognitivo). Light especifica que ninguna de estas teorías aporta evidencia suficiente que pueda explicar de manera exhaustiva el patrón de disminución de las funciones cognitivas que acompaña al envejecimiento. Por otra parte, varios autores enfatizan el valor de estas teorías en la generación de cuestiones empíricas relevantes (Craik y Jennings, 1992).

El “enfoque del procesamiento de la información” (o “enfoque funcional”) sugiere que el deterioro relacionado con la edad ocurre en las tareas de memoria que requieren de un gran esfuerzo y de procesamientos auto-promovidos (por ejemplo en tareas de recuerdo libre), mientras que en tareas que implican un gran soporte cognitivo externo (por ejemplo en tareas de reconocimiento, o con tareas de recuerdo guiado) el deterioro cognitivo implicado es menor o incluso inexistente (Huppert, 1991). En general, la literatura muestra que son las tareas que requieren un esfuerzo mental considerable o una recuperación total de la

información, las que se caracterizan por un deterioro en los niveles de actuación durante el envejecimiento. También se ha demostrado que la memoria de las personas mayores puede mejorarse cuando se proporciona información contextual, o un soporte ambiental tanto durante la codificación, cuando la presentación de los estímulos va acompañada de un marco de significación determinado, como durante los procesos de recuperación, cuando se dan indicios o claves de ayuda a la recuperación (Light, 1991).

1.3.1. Aspectos neuropsicológicos del envejecimiento

Los cambios cognitivos que ocurren con la edad han sido relacionados con los cambios encontrados en pacientes con *lesiones del lóbulo frontal* (Veroff, 1980). Esto ha sido confirmado con el uso de baterías neuropsicológicas exhaustivas (Mittenberg, Seidenberg, O'Leary y DiGiulio, 1989). La función del lóbulo frontal es la primera afectada durante el envejecimiento normal y este deterioro es atribuido a un “control atencional defectuoso de la memoria de trabajo” (Daigneault y Braun, 1993). Cada vez se descubren asociaciones funcionales más estrechas entre la memoria de trabajo, la memoria del contexto y la memoria episódica. Estas asociaciones podrían explicar los deterioros pronunciados del envejecimiento, en todos estos sistemas, en comparación con la memoria semántica preservada en la vejez. Otros autores como Salthouse (1990) han propuesto que el deterioro de la *memoria de trabajo*, dependiente de los lóbulos frontales, es uno de los factores cruciales de los cambios relacionados con la edad, no sólo en la memoria sino también en muchos otros aspectos cognitivos. Además, en relación a los lóbulos frontales, la disminución en la capacidad de *inhibición de la información irrelevante* podría ser una de las explicaciones para varios de los cambios cognitivos asociados con la edad (Arbuckle y Gold, 1993; Dempster, 1992; Kramer, Humphrey, Larish, Logan y Strayer, 1994).

Se ha distinguido también entre la “inteligencia fluida” y la “inteligencia cristalizada” (Horn, 1982). Las funciones de la “*inteligencia fluida*” incluyen aspectos como los desafíos propios de los nuevos aprendizajes, el razonamiento inductivo o la velocidad de procesamiento de la información. Varios estudios han descrito que este tipo de inteligencia se ve enormemente afectado por la edad (Salthouse, 1992). Sin embargo, la “*inteligencia cristalizada*”, que está relacionada con la información previamente adquirida, el conocimiento general y la comprensión se encuentra preservada con la edad. En lo que se refiere a los sistemas de memoria, la distinción entre inteligencia fluida y cristalizada parece relacionada con la disociación entre memoria episódica y semántica. Por ejemplo, Baltes (1991) revisó una serie de estudios que muestran que con las pruebas que evalúan el “conocimiento general aplicado a la vida cotidiana” (ejemplo: “dar un buen juicio y un consejo acerca de situaciones dudosas pero importantes de la vida”) no existe evidencia de que los mayores actúen peor que los jóvenes.

Por otra parte, la literatura demuestra que las diferencias con la edad son más pronunciadas durante la “codificación” de nueva información en comparación con la “recuperación” de esa información (Craik, Govoni, Naveh-Benjamin y Anderson, 1996; Friedman, 2003). Además, la organización de los conocimientos adquiridos, así como la memoria semántica, permanecen relativamente intactos con la edad (Light, 1992; Park et al., 2002). El conocimiento general, evaluado a través de tareas de vocabulario, tampoco se deteriora con la edad, e incluso puede verse incrementado durante el envejecimiento (Howard, McAndrews y Lasaga, 1981).

La disminución de las capacidades de memoria se considera uno de los aspectos más perturbadores en la vida cotidiana de las personas mayores. Sin embargo, el envejecimiento se

caracteriza por una heterogeneidad inter e intra-individual importante, en la medida en la que las diferentes funciones cognitivas y mnésicas no envejecen de la misma manera en todas las personas (Lemaire, 1999; Syssau, 1998). Por esto, el envejecimiento cognitivo representa actualmente un campo de estudio importante porque permite evaluar las teorías generales de la memoria y determinar la evolución de los procesos mnésicos con la edad.

1.3.2. Envejecimiento exitoso

Algunos estudios longitudinales han demostrado un buen nivel de preservación de la inteligencia durante el envejecimiento (Schwartzman, Gold, Andres, Arbuckle y Chaikelson, 1987). De este modo, una gran proporción de personas de edad avanzada demuestra tener niveles de actuación comparables a los de los sujetos jóvenes en al menos algunos dominios. Otro estudio a gran escala (Ball et al., 2002) ha ilustrado la existencia de un enorme potencial de *plasticidad* (definida ésta como la variabilidad intrasujeto que designa el potencial de poder tener distintas formas de comportamiento y de evolución) a edades avanzadas. Los resultados del trabajo de estos autores muestran la efectividad de ciertas actividades de entrenamiento (como las tareas verbales de entrenamiento de memoria episódica, el razonamiento para la resolución de problemas y el entrenamiento en velocidad de procesamiento de la información) entre las personas de edades avanzadas para la mejora de las habilidades cognitivas relacionadas. Resulta de particular interés el hecho de que el rendimiento fuera particularmente incrementado con el entrenamiento de la memoria.

El término de *envejecimiento exitoso* (positivo u óptimo) se emplea para manifestar la necesidad de tener en cuenta la enorme heterogeneidad que existe entre las poblaciones de personas mayores en las puntuaciones obtenidas en diversas pruebas neuropsicológicas. Sabemos que la variabilidad interindividual es superior en el grupo de participantes mayores

que en los jóvenes (Morse, 1993). Estudios con participantes mayores sanos (Jones et al., 1991; Rypma y D'Esposito, 2000) han intentado establecer la relación causal entre los cambios encontrados a nivel estructural en el cerebro (medidos por Tomografía Computerizada y EEG) y la cognición. En este sentido, en muchos estudios sobre el envejecimiento “normal”, los factores “extrínsecos” (factores de tipo “cohorte”) podrían amplificar los efectos relacionados con la edad. Por el contrario, en el envejecimiento “óptimo” estos factores extrínsecos juegan un rol neutral o incluso positivo (Rowe y Kahn, 1987; Vance et al., 2008). En otras palabras, los cambios cognitivos durante el envejecimiento podrían explicarse mejor en términos de factores tales como el nivel de educación, la actividad intelectual reciente, el estilo de vida, la dieta y los factores psicosociales antes que por la edad en sí misma. Además, entre otras circunstancias favorables que contribuyen al buen funcionamiento de las operaciones cognitivas en el envejecimiento, las variables psicosociales y el apoyo social se asocian con mejores rendimientos cognitivos.

Factores como el hecho de estar en buena forma física, un nivel de educación elevado, la actividad intelectual continua y el apoyo social personal predicen mejores actuaciones en tareas de memoria y un deterioro cognitivo menos severo entre los participantes mayores (Arbuckle, Gold, Andres, Schwartzman y Chaikelson, 1992; Mitchell, 2002; Vance et al., 2008). Muchos estudios sugieren que un alto nivel educativo, junto con una actividad intelectual constante podrían significar un rol protector contra los efectos de la edad (Orrell y Sahakian, 1995; Milgram, Siwak-Tapp, Araujo y Head, 2006). Además, un nivel elevado de actividad intelectual puede, en cierta medida, moderar los efectos desfavorables asociados a un bajo nivel de educación (Christensen et al., 1996). Así pues, gran parte de la variabilidad encontrada en los distintos tipos de pruebas utilizadas para evaluar la evolución de las capacidades cognitivas con la edad sería posiblemente la consecuencia de factores que

sobrellevan distintos aspectos relacionados con la salud (Perlmutter y Nyquist, 1990; Houx, Vreeling y Jolles, 1991). Se ha encontrado que muchas funciones cognitivas estarían relativamente preservadas en una muestra de sujetos “mayores-mayores” (de 84 a 100 años de edad) sanos, comparados a “mayores-jóvenes” (de 66 a 74 años de edad) (Howieson, Holm, Kaye, Oken y Howieson, 1993). Sin embargo, otros autores dan menos importancia al factor de la salud en el deterioro cognitivo asociado a la edad (Christensen et al., 1994).

De manera general, no se considera que los cambios que aparecen en la mayoría de las modalidades sensoriales sean la causa principal que pueda explicar las diferencias encontradas en el envejecimiento cognitivo (Ivy, MacLeod, Petit y Marcus, 1992). A pesar de esto, la agudeza visual en combinación con la auditiva contribuye en gran medida a la variabilidad relacionada con la edad en las medidas de inteligencia entre las personas muy mayores, de entre 70 y 103 años de edad (Lindenberger y Baltes, 1994). Por otra parte, los factores genéticos han sido propuestos como posibles modificadores de la cognición con la edad (Finkel y McGue, 1993; Helkala et al., 1996). De todo lo anterior se deduce la necesidad de realizar estudios que combinen metodologías conductuales y neurobiológicas para poder determinar, por una parte, las bases neurales de los cambios cognitivos relacionados con la edad y, por otra, para poder potenciar la identificación de posibles factores que contribuyen a un envejecimiento de calidad (Rapp y Amaral, 1992; Habib, Nyberg y Nilsson, 2007).

1.4. Factores de interés en tareas de memoria e implícita y explícita

1.4.1. Prueba de compleción de trigramas

Para estudiar el efecto de la edad en la memoria implícita y en la memoria explícita hemos utilizado en esta investigación la prueba verbal de *compleción de trigramas* (Fay,

Isingrini, Ragot y Pouthas, 2005c; Fay, Isingrini y Claris, 2005a; Fay et al., 2005b) desarrollada en el laboratorio LENA, CNRS-UPR 640, en Paris. Este es un tipo de tarea ampliamente utilizada que requiere un esfuerzo particular debido a su duración, pero que presenta el interés de permitir, con la sola modificación de las instrucciones, la evaluación de la memoria implícita y explícita.

La prueba se desarrolla en dos fases: una fase inicial de codificación o registro de una lista de 40 palabras (en la que se manipula el tipo de tratamiento de la información a dos niveles: semántico y léxico) y una segunda fase de prueba de memoria en la que se presentan una serie de 60 trigramas a completar (de los cuales 20 correspondían a palabras nuevas, no presentadas durante la codificación). Por ejemplo: durante la codificación se presentó la palabra “DOCTORADO”. A continuación, durante la fase de prueba, se presentaron las tres primeras letras de esta palabra: “DOC___”; así como otros trigramas correspondientes a palabras no presentadas durante la fase de codificación.

En el caso de la memoria implícita, los participantes recibieron la instrucción de completar los trigramas con la primera palabra que se les ocurriera. En el caso de la evaluación de la memoria explícita, se pedía a los participantes que hicieran el esfuerzo de recordar las palabras estudiadas, a partir de los trigramas presentados o, que en su defecto, produjeran la primera palabra que les viniera a la mente. En ambos casos, al final de la fase de prueba, se les indicó además que identificaran las palabras producidas como antiguas o nuevas, de acuerdo a si consideraban que fueron previamente presentadas durante la fase de estudio (Allan, Wolf, Rosenthal y Rugg, 2001).

1.4.2. Manipulación de la profundidad de tratamiento de la información

La manipulación de ciertas variables experimentales parece tener efectos diferentes según se trate de la memoria explícita o implícita. El hecho de que las variables experimentales afecten de manera diferente a las pruebas de memoria explícita y a las de memoria implícita sugiere una posible independencia funcional entre estos dos tipos de memoria. Distintos factores conocidos por influir las medidas explícitas, tales como el aumento de la exposición del estímulo, la división de la atención y la profundidad de tratamiento de la información durante la codificación, no afectan, o lo hacen en menor medida, a las pruebas de memoria implícita. Por el contrario, este tipo de pruebas se muestra más sensible a las modificaciones de las características superficiales del estímulo, como la modalidad o formato de presentación entre la fase de codificación y la fase de prueba de memoria.

Una de las manipulaciones más utilizada ha sido la profundidad de tratamiento de la información durante la fase de codificación estimular (Craik y Lockhart, 1972). Con este tipo de manipulaciones se ha podido demostrar que la codificación “semántica” (profunda), preparada de tal manera que el participante preste atención a la significación del estímulo (e.i., tareas de juicio de agradabilidad o tareas de producción de un asociado semántico), produce una ventaja significativa de las tasas de recuerdo en memoria explícita, en comparación a una codificación “perceptiva” (poco profunda o superficial). En esta última, la atención del participante se centra sobre las características físicas de los estímulos (e.i., el número de sílabas o el número de vocales existentes en cada palabra). En las pruebas implícitas, el efecto de la profundidad de procesamiento de la información se encuentra normalmente atenuado y no resulta significativo (Graf, Squire y Mandler, 1984; Jacoby y Dallas, 1981).

Una propuesta explicativa a este tipo de conclusiones se debe al *modelo de la “concordancia de los tratamientos”* (Blaxton, 1989). Este modelo postula que los niveles de actuación en una prueba de memoria (explícita o implícita) dependen de la similitud de los procesos implicados durante la codificación y de los procesos necesarios para la correcta realización de la tarea de memoria. Según Blaxton, el olvido no sería exclusivamente la manifestación del deterioro de los procesos implicados en la elaboración de la memoria, sino que supondría la expresión de la inadecuación de las condiciones en las que se encuentra el sujeto en el momento de la recuperación de la información retenida. Este modelo se basa en dos postulados principales. El primero, resultante del principio de la *“especificidad de la codificación”* (Tulving y Thomson, 1973) y también del *«transfer of appropriate processing»* (Morris, Bransford y Franks, 1977) predice que el nivel de actuación en una prueba depende de la similitud entre los procesos comprometidos en el momento de la codificación y aquellos instaurados en el momento de la prueba. De manera específica, el postulado propone caracterizar las pruebas de memoria según los “tipos de procesos” implicados en lugar de por el “tipo de instrucciones” dadas en el momento de la prueba (implícita o explícita). El segundo postulado se inspira de la *“teoría de la profundidad de procesamiento”* (Craik y Lockhart, 1972) y se apoya en la existencia de dos tipos fundamentales de tratamientos de la información, susceptibles de intervenir en el momento de la codificación y de la recuperación de las informaciones almacenadas en la memoria. Estos son, en primer lugar, *los tratamientos perceptivos* o dirigidos por los datos, tratamientos que son provocados y guiados por las características físicas de los estímulos presentados; y en segundo lugar, *los tratamientos conceptuales* o dirigidos por conceptos, que reflejan estrategias iniciadas por el propio sujeto. Este modelo postula que las diferencias en los niveles de actuación observadas en los distintos tipos de tareas de memoria (sean implícitas o explícitas) dependen de la concordancia alcanzada entre los tratamientos, en la etapa de codificación y los procesos de recuperación de

la información a retener (Roediger, Gallo y Geraci, 2002). De acuerdo con esta concepción teórica, las tareas de memoria se clasificarían en función del tipo de tratamiento preferencial que les concierne.

Las pruebas *explícitas* y el “priming” *conceptual* necesitan principalmente de procesamientos conceptuales mientras que el “priming” *perceptivo* estaría basado esencialmente en procesamientos de tipo perceptivo. Esta teoría permite además explicar los resultados relativos a la profundidad de tratamiento en tareas de memoria implícita. En efecto, la elaboración de procesamientos durante la codificación (tales como la profundidad de tratamiento de la información, la producción y la organización) influyen en el “priming” de pruebas implícitas de tipo *conceptual*, contrariamente a lo que ocurre en el caso de pruebas de tipo *perceptivo* (Hamman, 1990; Mulligan, 1998; Rappold y Hashtroudi, 1991; Srinivas y Roediger, 1990; Weldon y Coyote, 1996). En otras palabras, el nivel de rendimiento en las pruebas de memoria *explícita* (Craik y Tulving, 1975) y en las pruebas *conceptuales* de memoria *implícita* varía en función de la profundidad de tratamiento durante la codificación, (Blaxton, 1989). Sin embargo, el nivel de profundidad de tratamiento de la información en la fase de estudio parece que no afecta a la tasa de respuesta en tareas *perceptivas* de memoria implícita (Jacoby y Dallas, 1981); para una revisión, consultar el trabajo de Brown y Mitchell (1994). Por otra parte, varias investigaciones proponen clasificar como *conceptuales* aquellas tareas en las cuales el nivel de rendimiento se vea influido por la manipulación de variables conceptuales (como la profundidad de tratamiento) y considerar como *perceptivas* aquellas pruebas en las que la ejecución sea sensible a las variaciones de las características físicas del estímulo, como sería el caso del cambio de modalidad de presentación de los estímulos de la fase de codificación a la fase de prueba de memoria (Roediger, Weldon y Challis, 1989; Roediger et al., 2002). Por ejemplo, la prueba implícita de “generación de ejemplares” de una

categoría, sería una prueba de memoria implícita típicamente *conceptual* y la profundidad de tratamiento de la información tendría un impacto considerable en los niveles de actuación en este tipo de tareas (Srinivas y Roediger, 1990).

El modelo de concordancia permitiría clasificar las tareas de memoria según el tipo de procesamiento que requieren. Sin embargo, según los resultados de varios meta-análisis sobre la profundidad de tratamiento de la información, esta conclusión debe ser matizada. Aunque el efecto de esta variable no sea significativo en todos los estudios, estos meta-análisis revelan una ventaja del tratamiento profundo de la información en comparación a un tratamiento superficial o poco profundo en ciertos tipos de pruebas de facilitación perceptiva. Algunos estudios concluyen a este respecto que una misma prueba podría referirse a dos tipos de tratamiento, perceptivo y conceptual, a la vez (Brown y Mitchell, 1994).

1.4.3. Envejecimiento normal y tareas de memoria implícita y explícita

Como se ha señalado anteriormente, las investigaciones dentro del campo de la neurociencia del envejecimiento cognitivo han contribuido, entre otros aspectos, a confirmar la disociación entre la memoria implícita y la memoria explícita. Actualmente se sabe que la edad es uno de los factores disociativos entre estos dos tipos de memoria. En general, el deterioro de la memoria de los adultos mayores sanos se caracteriza por dificultades en la práctica de cierta variedad de tareas de la vida diaria. La literatura indica que la memoria episódica (o la capacidad de recordar de manera consciente los detalles de experiencias pasadas en un contexto temporal específico) es la que resulta particularmente afectada (Light, 1991; Craik y Jennings, 1992; Spencer y Raz, 1995; Zacks, Hasher y Li, 2000) en contraposición a la preservación de la memoria semántica (o capacidad de recordar los

conocimientos y la cultura generales) o a la memoria implícita, que resultan muchos menos afectadas (Balota, Dolan y Duchek, 2000; Mayr y Kliegl, 2000; Nessler, Johnson, Bersick y Friedman, 2006).

El efecto de la edad se ha demostrado en tres tipos de tareas que evalúan la memoria episódica: tareas de *recuerdo libre*, tareas de *recuerdo guiado* y tareas de *reconocimiento*. En lo que se refiere a las *tareas de reconocimiento*, los resultados son bastante divergentes (Isingrini, Fontaine, Tacconat y Duportal, 1995a; Isingrini y Tacconat, 1997; Van der Linden, Brédart y Beerten, 1994). Por el contrario, en las *pruebas de recuerdo*, los niveles de actuación han sido en la mayoría de los casos inferiores en los sujetos mayores, en particular en aquellas de recuerdo libre (Isingrini y Tacconat, 1997; Van der Linden et al., 1994). De manera especial el “*recuerdo libre*” de la información estudiada se ve más afectado en los adultos mayores que el “*reconocimiento*” de la misma información (Schonfield y Robertson, 1966; Craik y McDowd, 1987). Otros resultados relacionados indican que la probabilidad de *recuerdo de la "fuente" o del contexto* de un ítem o evento, decae con el aumento de la edad, mientras que los niveles de actuación basados en un sentido de conocimiento más general o de “*familiaridad*” resultan más preservados (Parkin y Walter, 1992; Spencer y Raz, 1995; Yonelinas, 2001).

Si las tareas explícitas de recuerdo y de reconocimiento son afectadas de manera significativa por la edad, los efectos de “priming” o “facilitación”, (que se traducen en mejoras en los niveles de actuación, en términos de exactitud y/o en los tiempos de respuesta respecto a los ítems presentados previamente, sin que se requiera un esfuerzo consciente de recuerdo de la información), se encuentran con frecuencia preservados en los sujetos mayores (Ballesteros y Reales, 2004; Ballesteros et al., 2007; Graf y Schacter, 1985). Sin embargo, la

evolución de la memoria implícita durante el envejecimiento no es tan clara y continua siendo objeto de debate. Aunque varios estudios demuestran que las tareas de memoria implícita se ven poco afectadas por el envejecimiento en comparación a las pruebas explícitas de memoria en cierto tipo de tareas (para revisiones, ver Fleischman, 2007; Fleischman y Gabrieli, 1998), varios de los meta-análisis relativos a los efectos de la edad sobre las tareas de memoria implícita sugieren una posible disminución de la facilitación durante el envejecimiento (Light y La Voie, 1993; La Voie y Light, 1994; Light, Prull, La Voie y Healy, 2000b).

Por todo lo anterior, resulta importante distinguir las pruebas implícitas según ciertos criterios. Primero, las tareas de tipo *perceptivo* muestran resultados heterogéneos según la tarea sea de *reconocimiento* o de *producción de los estímulos*. Trabajos con tareas de *reconocimiento* con pruebas verbales (Swick y Knight, 1997; Wiggs y Martin, 1994), con dibujos lineales de objetos no familiares (Schacter, Cooper y Valdiserri, 1992) y con imágenes de objetos familiares (Mitchell, 1989) demuestran que el nivel de actuación es similar en participantes jóvenes y mayores. En cuanto a las tareas de “priming” *conceptual* (como las tareas de producción de ejemplares de categorías), algunos estudios no han encontrado diferencias entre los mayores y los jóvenes (Isingrini et al., 1995b; Light y Albertson, 1989; Light et al., 2000a; Monti et al., 1996) mientras que otros han encontrado resultados opuestos (Jelicic, Craik y Moscovitch, 1996; Maki y Knopman, 1996; Maki, Zonderman y Weingartner, 1999). Por otra parte, varios estudios de “priming” de repetición sugieren que tanto el “priming” *intra-modal* como el *inter-modal* (que utilizan, el mismo o distinto tipo de estímulos entre las fases de estudio y de prueba) estarían preservados con la edad (Ballesteros, Gonzalez, Mayas, Reales y Garcia, 2009; La Voie y Light, 1994; Mitchell, 1989).

Los estudios sobre la facilitación perceptiva con pruebas de *producción*, en particular con el uso de tareas de compleción de trigramas, han encontrado diferencias entre participantes jóvenes y mayores. En general, no existe una conclusión consensuada y simple acerca de la memoria implícita en el curso del envejecimiento. Para algunos, el “priming” *perceptivo* permanece preservado con la edad, al contrario del “priming” *conceptual* que se encuentra disminuido (Jelicic et al., 1996). Sin embargo, otros autores afirman justo lo contrario: una disminución del “priming” *perceptivo* y la preservación del “priming” *conceptual* (Small, Hultsch y Masson, 1995). En general en el área del envejecimiento cognitivo los niveles de actuación en pruebas de memoria implícita parecen poco afectados por la edad y cuando lo son, las diferencias jóvenes-mayores son menos marcadas que en las pruebas de memoria explícita (La Voie y Light, 1994 ; Light et al., 2000b; Spencer y Raz, 1995; Verhaeghen, Marcoen y Goossens, 1993).

La conservación de la memoria implícita en el envejecimiento sugiere que las estructuras cerebrales subyacentes a este tipo de procesos pueden permanecer relativamente intactas en edades avanzadas (Daselaar, Veltman, Rombouts, Raaijmakers y Jonker, 2005; Gabrieli et al., 1994). En contraposición, el sistema de memoria explícita, que dependería del hipocampo y del sistema temporal-medial sí parece verse afectado con la edad. Para revisión, ver el trabajo de Hedden y Gabrieli (2004). Desde un punto de vista neural, investigaciones recientes que han utilizado neuroimágenes estructurales sugieren una disminución considerable de la materia gris y de la materia blanca cerebral relacionada con la edad y de manera más representativa en las regiones anteriores, respecto a las regiones cerebrales más posteriores. En las regiones del córtex occipital y del córtex entorrinal la reducción en el volumen cerebral es menor o incluso inexistente (Raz et al., 2005; Davis, Dennis, Daselaar, Fleck y Cabeza, 2008). Las estructuras cerebrales que presentan una mayor disminución del

volumen cerebral con el envejecimiento son el núcleo caudado, el córtex lateral prefrontal, el cerebelo y el hipocampo (Park y Reuter-Lorenz, 2009; Raz et al., 2005) .

Todos estos cambios estructurales del cerebro con la edad se corroboran con datos conductuales que indican una gran disminución en los niveles de actuación en tareas que son mediadas principalmente por los lóbulos frontales (Park et al., 2002; West, 1996). Además, estudios con técnicas de imágenes cerebrales sugieren la existencia de un desplazamiento antero-posterior con la edad de la actividad cerebral (Davis et al., 2008). Estos trabajos sugieren que el incremento en la actividad del córtex prefrontal podría ejercer una función de “compensación” de los déficits relacionados con la edad que ocurrirían en otras áreas cerebrales. Podría ser que las personas mayores utilicen estrategias cognitivas de recuperación de la información, diferentes a las de los adultos jóvenes para alcanzar los mismos niveles de actuación (Friedman, 2003; Park y Gutchess, 2004; Park y Reuter-Lorenz, 2009; Reuter-Lorenz, 2002).

Investigaciones futuras con el uso de técnicas electrofisiológicas deberán intentar esclarecer la implicación de las diferencias individuales y de los cambios relacionados con las especificidades del tipo de tareas en el envejecimiento cognitivo. Asimismo, los estudios con potenciales evocados podrían desempeñar un papel importante en la identificación de los cambios relacionados con la edad asociados con episodios como la codificación (en oposición a la fase de recuperación) y en la especificación de los procesos relevantes a la recuperación.

CAPITULO 2

MEMORIA Y ACTIVIDAD CEREBRAL

2.1. Estudios electrofisiológicos de la función cognitiva

Las técnicas electrofisiológicas (EEG) consisten en el registro de los cambios en la actividad cerebral que se producen como respuesta a estimulaciones específicas. Este tipo de técnicas permiten el registro, de manera no invasiva, en tiempo real y con una excelente resolución temporal del orden de hasta 1 milisegundo de precisión de las actividades cerebrales subyacentes a diferentes procesos cognitivos (percepción, atención, memoria, etc...).

La EEG añade un valor complementario a las informaciones obtenidas con los estudios conductuales y aporta información sobre las modificaciones cerebrales propias al envejecimiento cognitivo. Las técnicas EEG resultan de gran utilidad en la neurociencia del envejecimiento cognitivo en particular para el estudio de la dinámica cerebral subyacente a la “recuperación” de la información en la memoria. Sin embargo, aunque son muchos los resultados que sugieren la existencia de cambios en los correlatos neurales de la “recuperación” correcta de la información relacionados con la edad, estos comportan interpretaciones ambiguas. Por una parte, estos cambios podrían reflejar la participación diferenciada de los distintos componentes cognitivos que sustentan los diferentes niveles de actuación en las tareas. Por otra parte, estos cambios revelados en los patrones de actividad neural son descritos como fenómenos de “dediferenciación y/o compensación” relacionados con la edad (Grady et al., 1995; Cabeza, McIntosh, Tulving, Nyberg y Grady, 1997; Cabeza,

Anderson, Locantore y McIntosh, 2002; Logan, Sandra, Snyder, Morris y Bucner, 2002). Respecto al “priming” de repetición, los correlatos neurales también han sido explorados de manera exhaustiva (por ejemplo, Squire et al., 1992; Lebreton, Desgranges, Landeau, Baron y Eustache, 2001; Gagnepain, 2008; Henson, 2003). En general, las variaciones de los patrones de actividad cerebral encontradas en cuanto al momento de aparición, a la modulación de la amplitud y a la duración (Guillaume et al., 2008) podrían deberse a la heterogeneidad del material utilizado y a los diferentes tipos de tareas utilizadas en los distintos estudios. Es conocido que el tratamiento de distintos tipos de estímulos implica el reclutamiento de redes cerebrales y de procesos cognitivos específicos. Estas especificidades son especialmente pronunciadas cuando los estímulos presentados son caras u objetos. Para este tipo de estímulos se han descrito diferencias tanto en los sustratos neurales implicados (Kanwisher, McDermott y Chun, 1997; Haxby, Hoffman y Gobbini, 2000) como en los diferentes procesos cognitivos implicados (Gauthier, Behrmann y Tarr, 1999; Boutsen, Humphreys, Praamstra y Warbrick, 2006; Itier, Alain, Sedore y McIntosh, 2007).

En todo caso, la apreciación del incremento de las regiones cerebrales reclutadas por los participantes mayores durante la realización de tareas de memoria podría indicar que los mayores utilizan el cerebro de manera diferente a como lo hacen los jóvenes. Además, aunque se sabe que la memoria parece ser muy vulnerable a los efectos del envejecimiento, entre los participantes más mayores existe una considerable variabilidad interindividual (Duarte et al., 2006; Guillaume et al., 2009).

En este Capítulo se presentan de forma resumida los principios de la electroencefalografía y de la metodología de los potenciales evocados (PE) dado que ha sido la metodología que hemos utilizado en nuestra investigación. Veremos además, como gracias

al método de los PE es posible investigar el efecto de la edad en los mecanismos de recuperación en tareas de memoria implícita y explícita; en particular gracias al denominado efecto “antiguo/nuevo” (o efecto “old/new”).

2.1.1. La EEG y el registro de los Potenciales Evocados

La Electroencefalografía (EEG) fue inicialmente desarrollada por Hans Berger, neurólogo alemán quien en 1924, gracias a la fijación de electrodos sobre el cuero cabelludo, logró registrar las ondas correspondientes a la actividad eléctrica que las neuronas de la corteza cerebral originan en su funcionamiento (Berger, 1969). La señal EEG registrada corresponde a la suma de actividades neurales, esencialmente postsinápticas, representadas sobre un eje temporal. Visualmente, la activación eléctrica se traduce en trazados que representan una dinámica temporal de las diferencias de potencial entre dos electrodos. En el caso de que distintos acontecimientos eléctricos (causados por un estímulo determinado) correspondan a la actividad de poblaciones de neuronas especializadas en el tratamiento de dicha estimulación, estos acontecimientos deberán reaparecer sistemáticamente y en la misma latencia temporal, cada vez que se presente el mismo tipo de estímulo. Así, gracias a la adición de diferentes fragmentos de señal EEG obtenidas después de la presentación de un mismo estímulo, repetido un gran número de veces y haciendo coincidir los momentos en los cuales se presenta la estimulación, es posible identificar los acontecimientos eléctricos propios al tratamiento de este estímulo. Por el contrario, los acontecimientos eléctricos aleatorios que no dependen de este tratamiento van, a fuerza de superposición, a anularse entre ellos. Este tipo de técnica de sumación, o de promediado de la señal EEG, fue desarrollada por Dawson (1951) y se denomina técnica de registro de los Potenciales Evocados (PE). Ver Figura 2.1.

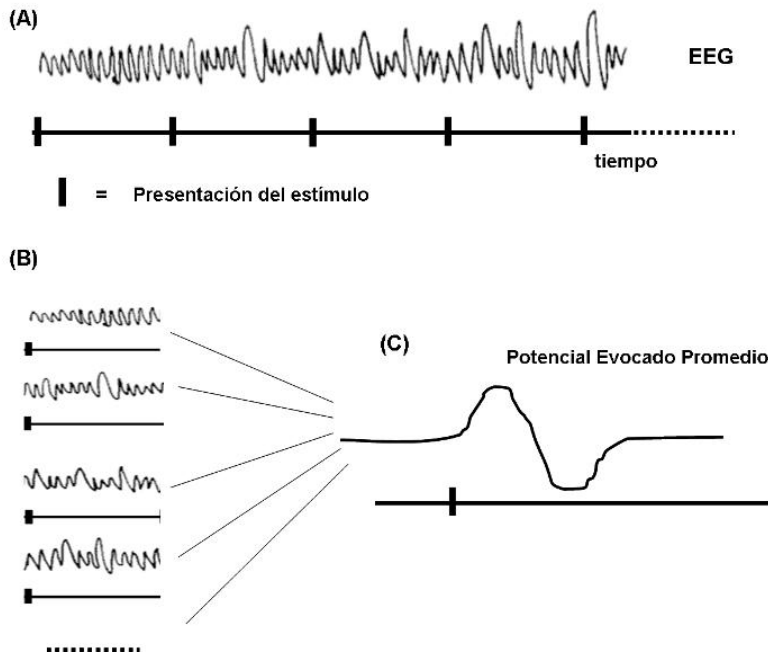


Figura 2.1. Ilustración del promediado de los registros EEG. (A) Registro EEG bruto evocado por una serie de presentaciones del estímulo a lo largo de un periodo de tiempo. (B) Registros EEG brutos evocados por cada presentación del estímulo y que serán promediados. (C) Potencial evocado por el estímulo: el promedio de los registros EEG brutos hace emerger los componentes del registro realmente evocados por el estímulo y hace desaparecer las ondas EEG que no correlacionan con la presentación del estímulo.

Esta técnica permite la visualización de las respuestas sensoriales y cognitivas “escondidas” en el seno del trazado EEG. Por ejemplo, con el uso de tareas verbales, los PE corresponden a los cambios en la actividad cerebral registrados en el cuero cabelludo durante la presentación de una palabra. La magnitud de estos cambios en la actividad cerebral es pequeña en comparación a la amplitud de la señal electroencefalográfica de fondo (que constituye el “ruido” del cual la señal de los potenciales evocados debe ser extraída).

Las curvas de los PE con una proporción “señal/ruido” satisfactorio se obtienen promediando los PE entre un número determinado de ensayos (típicamente entre 15 y 50) pertenecientes a la misma condición experimental. Esta señal promediada representa una estimación de la activación neural establecida en el momento de presentación de un estímulo

perteneciente a diferentes condiciones experimentales. Como resultado del promediado, una serie de “componentes” positivos o negativos en voltaje, van a sucederse en el tiempo, desde el inicio de la aplicación del estímulo. Estos potenciales evocados son característicos del tipo de estimulación utilizado y de la modalidad sensorial solicitada y son el reflejo de la activación consecutiva de vías aferentes periféricas y subcorticales, así como de áreas corticales. Una introducción general al estudio de los procesos cognitivos con el uso de la técnica de los PE puede encontrarse en los trabajos de Kutas y Dale (1997); Picton, Lins y Scherg (1995) y Rugg (1995).

A pesar de las múltiples razones del éxito de la técnica de los PE entre las que se pueden incluir, su facilidad de manipulación y excelente resolución temporal, además del beneficio de los avances en informática tanto a nivel de la adquisición como del análisis de datos, las limitaciones existentes para su uso son considerables. Entre estas limitaciones destaca el problema de la baja resolución espacial, que continúa siendo en la actualidad el punto débil de este método. Esto conlleva la dificultad de identificación de las regiones cerebrales responsables de la *generación* de los PE. Los métodos existentes para la localización de los generadores de la actividad eléctrica han sido poco desarrollados en los estudios sobre la memoria. Así pues, con la técnica de los PE es difícil obtener conclusiones definitivas acerca de las regiones cerebrales que “originan” los distintos procesos mnésicos. Sin embargo, en general, la topografía cualitativamente diferenciada de los PE puede indicar que la distribución de la actividad neural dentro del cerebro difiere según las respectivas condiciones experimentales. Las disociaciones topográficas encontradas pueden corresponder, tanto a la implicación de poblaciones neurales diferenciadas, como a las diferencias relativas en los niveles de activación dentro de grupos de una misma población neuronal. Este tipo de

disociaciones sugiere que dos manipulaciones experimentales distintas podrían implicar procesos cognitivos funcionalmente distintos (Rugg y Coles, 1995; Allan et al., 2001).

2.1.2. Rol funcional de los componentes de los Potenciales Evocados

Una de las nociones fundamentales de la psicología cognitiva, tomada de la “*teoría de la información*”, postula que el tratamiento de la información sensorial se realiza por medio de una serie de operaciones distintas, más o menos jerarquizadas, que se desarrollan por etapas sucesivas o paralelas. Las variaciones del potencial cortical asociadas a un evento dado representan las activaciones neurales sucesivas subyacentes a los distintos procesos psicológicos puestos a contribución del tratamiento de dicho evento. Para estudiar estos diferentes procesos aisladamente, los potenciales evocados suelen subdividirse en componentes distintos y separables. Esta descomposición se apoya en una inferencia psicofisiológica que consiste en atribuir a cada componente un rol funcional particular. Un componente puede ser definido en términos descriptivos como una variación de potencial caracterizada por su latencia en relación al comienzo de la presentación del estímulo y por su polaridad con respecto a un nivel de referencia. Según la nomenclatura descriptiva de los componentes, éstos se nombran con una letra que indica su polaridad (“N” para una onda negativa y “P” para una onda positiva) seguida, bien de su latencia media en milisegundos (ejemplos: N100, P300,...), bien de su orden de aparición en la sucesión de componentes de la misma polaridad (ejemplo: P1 para el primer componente positivo de un registro y N2 para el segundo componente negativo).

La identificación y el análisis de los diferentes componentes de los potenciales evocados presentan una dificultad particular, dado que con frecuencia estos componentes se

solapan. Además, el número de componentes catalogados y estudiados en la literatura ha aumentado significativamente en los últimos veinte años. Sin embargo, existe una distinción clásica entre las diferentes ondas según que el carácter de los estímulos presentados sea sensorial (“exógeno”) o cognitivo (“endógeno”). Por ejemplo, la actividad del córtex sensorial primario se traduce, en general, en un componente sensorial, o exógeno. Así, el componente N170 visual y el N100 auditivo reflejan la actividad de zonas primarias o secundarias de cada una de estas modalidades sensoriales. Las ondas sensoriales son asociadas a las ondas más precoces de los potenciales evocados y se sirven de las vías nerviosas sensoriales para hacer llegar la información hasta el córtex. Aunque los componentes exógenos son modulados esencialmente por las propiedades físicas de los estímulos (frecuencia, intensidad,...) y son relativamente independientes del estado del sujeto, pueden, en ocasiones, estar seguidos o superpuestos a componentes endógenos que dependen de factores cognitivos asociados al tratamiento de la información aportada por el estímulo.

Los componentes endógenos son generalmente más tardíos y dependen principalmente de la tarea a efectuar y del estado cognitivo del sujeto. El análisis de este tipo de componentes ha sido uno de los objetivos principales del uso de los potenciales evocados como herramienta de investigación de las distintas operaciones cognitivas. Por ejemplo, en 1964, Walter y su equipo consiguieron aislar un componente, que aparecía como consecuencia del estado de alerta del participante ante la aparición de un estímulo (Walter, Cooper, Aldridge, McCallum y Winter, 1964). Dicho componente, llamado “Variación Contingente Negativa”, o “CNV”, consiste en un aumento lento de la negatividad del potencial que precede a un estímulo esperado. Las características del componente CNV varían en función de diferentes parámetros cognitivos como son la motivación, la atención o la distracción del sujeto.

En esa misma época, Sutton y sus colaboradores descubrieron un componente positivo que culmina aproximadamente 300 ms. después de la presentación de un estímulo “*raro*” al cual el sujeto debía prestar atención (Sutton, Braren, Zubin y John, 1965). Este componente, llamado P300 o P3, es considerado una onda endógena, no solo por el hecho de que sus características no varían en función de las propiedades físicas de los estímulos, sino porque además depende del “significado” de los estímulos en la tarea propuesta. El componente P300 corresponde a un potencial positivo de latencia variable entre 250 ms. y 600 ms. que es provocado por la detección de un estímulo poco frecuente. Es el conocido como *paradigma “oddball”* (Squires, Squires y Hillyard, 1975).

Posteriormente, utilizando otros paradigmas, como el de repetición de palabras en listas o el de la repetición de frases en textos (Besson, Kutas y Van Petten, 1992; Rugg y Nagy, 1989; Van Petten, Kutas, Kluender, Mitchener y McIsaac, 1991), se han registrado otros componentes relacionados con el anterior, también positivos pero más tardíos. Estos componentes positivos tardíos podrían reflejar la superposición del componente P300 y de otros potenciales relacionados con la repetición y la recuperación de la información en la memoria (Smith y Guster, 1993). Otro de los componentes más estudiados en las tareas lingüísticas que han utilizado estímulos verbales es el N400 que es un potencial negativo modulado por la relación existente entre la palabra y su contexto de aparición (Kutas y Van Petten, 1988; 1994).

En estudios sobre “facilitación” semántica, la amplitud del N400 es más importante para los ítems que habían sido precedidos de una señal sin relación semántica con el ítem que para los ítems precedidos de una señal relacionada semánticamente a ellos (Bentin, McCarthy y Wood, 1985). Por otro lado, varios autores han encontrado, mediante la repetición de frases

terminadas con palabras sin significado que el componente N400 asociado a la primera presentación de estas palabras disminuye de amplitud para finalmente desaparecer al cabo de un cierto número de repeticiones (Besson et al., 1992). En otros términos, la repetición de una palabra aumenta el potencial evocado positivo que le corresponde en relación al de la primera presentación. Este efecto se ha observado en diversos paradigmas que incluyen pruebas de decisión léxica, de categorización semántica y de reconocimiento continuo en memoria (Bentin, Moscovitch y Heth, 1992; Friedman, 1990; Halgren y Smith, 1987; Karayanidis, Andrews, Ward y McConaghy, 1991; Swick y Knight, 1997). Este efecto de repetición se traduciría en una disminución del N400 y en un aumento del componente positivo tardío (LPC – “*late positive component*”).

Por otra parte, Näätänen y sus colaboradores han demostrado que la negatividad del potencial evocado aumenta cuando se presentan de manera aleatoria algunos “estímulos raros” mezclados con estímulos “normales” más numerosos, sin que, por lo demás, el sujeto tenga que realizar tarea alguna (Näätänen, 1992). Este aumento de la negatividad del potencial evocado aparece entre 100 y 200 ms. después del comienzo del estímulo y se conoce con el nombre de “negatividad de no concordancia” (MMN o N2a). Este componente sería independiente de la consciencia que tenga el sujeto de percibir los estímulos que se desvían de la norma y puede aparecer incluso cuando la diferencia entre los dos tipos de estímulos (diferencia en frecuencia, intensidad, duración,...) es demasiado pequeña para que sea detectada conscientemente.

El estudio de este tipo de ondas demuestra que el método de los potenciales evocados permite registrar modificaciones de la actividad cerebral relacionadas con la singularidad de ciertos estímulos, incluso aunque el sujeto no tenga consciencia de la particularidad de dichos

estímulos. Esto es de particular interés en el estudio de los procesos de la recuperación no consciente de ítems, sobre todo en la recuperación implícita, puesto que en los paradigmas de memoria implícita la actividad cerebral asociada refleja los fenómenos de facilitación, incluso cuando los sujetos no tienen consciencia de ello.

A pesar de que los estímulos que se presentan comúnmente a los sujetos durante el registro de los potenciales evocados suelen ser muy simples, los procesos cognitivos que preceden y que les continúan pueden ser bastante complejos. Los componentes sucesivos observados en el registro de los potenciales evocados reflejan procesos cognitivos sucesivos al tratamiento de la información, partiendo desde un nivel estrictamente sensorial hasta niveles de integración más elevados. Por ejemplo, las ondas lentas que se desarrollan durante periodos de tiempo relativamente largos resultan en estrecha relación con los procesos de recuperación en memoria. Además, este tipo de ondas lentas parecen estar implicadas en la “repetición” de los estímulos verbales. Esto concierne de manera particular a los paradigmas de memoria (tanto explícita como implícita), puesto que al discurrir generalmente en dos etapas, las fases de codificación y de prueba, conllevan la repetición de los ítems.

2.2. Los potenciales evocados en el estudio de la memoria con pruebas de recuerdo señalado

2.2.1. Efecto “antiguo/nuevo” (o efecto “old/new”) de la memoria episódica

En la década de los años 90, gracias a la contribución de la técnica de los potenciales evocados, el estudio de los correlatos neurales de los procesos cognitivos de la memoria fue objeto de un gran número de trabajos de investigación. Inicialmente, la mayoría de estos estudios se realizó con pruebas de memoria de “reconocimiento” de la información previamente codificada y en las cuales los participantes debían distinguir los ítems estudiados (antiguos) de los no estudiados (nuevos) (Johnson, 1995; Rugg, 1995; Paller y Kutas, 1992; Paller, Kutas y McIsaac, 1995). Los PE típicamente observados en este tipo de pruebas de reconocimiento se caracterizan por un aumento en la positividad de los PE para los ítems antiguos correctamente reconocidos, en comparación a los PE por los ítems correctamente identificados como nuevos. Esto es conocido como el efecto “antiguo/nuevo” (o efecto “old/new”) de la memoria de reconocimiento (Rugg y Nagy, 1989). La Figura 2.2 ilustra este efecto. Dicho aumento de la positividad, que no tiene lugar en el caso de los PE por los ítems nuevos falsamente identificados como antiguos, ni por los ítems estudiados previamente que hayan sido identificados erróneamente como nuevos, ha sido considerado como el reflejo neural de los procesos subyacentes a la memoria de reconocimiento (Moscovitch et al., 1993 ; Rugg y Doyle, 1992; Wilding, Doyle y Rugg, 1995).

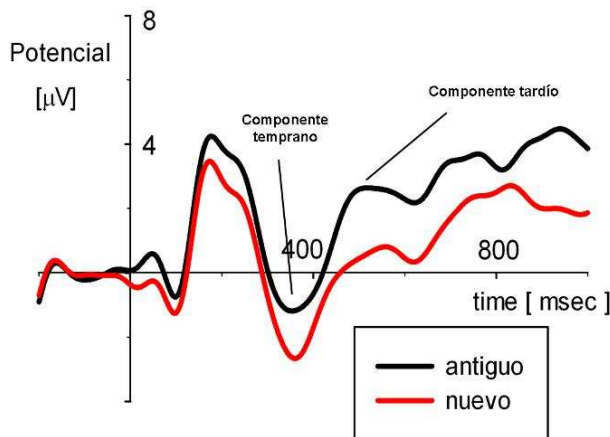


Figura 2.2 Resumen gráfico de los registros típicamente obtenidos para el efecto old/new (“antiguo/nuevo”) en tareas de memoria. El efecto old/new temprano se observa mejor en zonas frontales y el tardío en zonas parietales.

La psicología cognitiva postula que la memoria de “reconocimiento” se compone de dos tipos de procesos diferenciados: *la familiaridad* y *la recolección* (Gabrieli, 1998). La *recolección* hace referencia al recuerdo consciente de la información (por ejemplo recordar el nombre de una persona al verla y otros aspectos relacionados con ella, es “recolectar” información acerca de esa persona). La *familiaridad* por su parte corresponde a la sensación de haber experimentado previamente un evento (por ejemplo la sensación de que una persona nos resulta conocida o “familiar” sin que podamos precisar el contexto en el que la hemos encontrado previamente). La familiaridad aunque es un proceso no controlado o inconsciente de recuperación de la información forma parte de la memoria explícita, al igual que la recolección y no debería confundirse con la memoria implícita. De manera general, el efecto “antiguo/nuevo” de la memoria de reconocimiento correcto se ha dividido en dos patrones de distribución neural, cualitativamente distintos y que se han asociado con los procesos de “familiaridad” o de “recolección” (Wilding y Rugg, 1996; Donaldson y Rugg, 1998). Estos dos patrones corresponden al efecto “antiguo/nuevo” *parietal izquierdo* más tardío y al efecto

“antiguo/nuevo” *frontal derecho* de inicio temporal temprano. Investigaciones con el uso de tareas de reconocimiento de caras (Tsvivilis, Otten y Rugg, 2001) sugieren que el efecto “antiguo/nuevo” *frontal* es el correlato neural de los procesos responsables del *cálculo de la familiaridad* de los diferentes elementos de un acontecimiento. Además, el efecto “antiguo/nuevo” de aparición más temprana (~120ms) podría reflejar más directamente la *acumulación de la información de familiaridad* (Vilberg, Moosavi y Rugg, 2006). En otras palabras, el efecto “antiguo/nuevo” *frontal* reflejaría los procesos mediados por la *atención a las diversas fuentes posibles* de la información de familiaridad. En cuanto al efecto “antiguo/nuevo” *parietal*, una proposición inicial asume que este efecto puede ser el reflejo de procesos que contribuyen a la *representación* de la información “recordada” (Wilding y Rugg, 1996). Sin embargo, este efecto “antiguo/nuevo” *parietal* podría señalar la *orientación atencional* a la información recordada más que a los procesos de control y mantenimiento de la información (Rugg y Henson, 2002; Wagner, Shannon, Kahn y Buckner, 2005). En cualquier caso, la significación funcional de los efectos “antiguo/nuevo” continúa siendo objeto de discusión. La Tabla 2.1 resume las características de los componentes obtenidos en tareas de memoria de reconocimiento.

Tabla 2.1. Resumen de las características físicas y funcionales de los componentes temprano y tardío obtenidos en tareas de memoria de reconocimiento

Componente	Características	Proceso	Sistema de representación implicado	Región cerebral donde el efecto antiguo/nuevo es más importante
Temprano	Negativo 300 a 500 ms.	Familiaridad	Conceptual	Frontal
Tardío	Positivo 400 a 600 ms.	Recolección	Perceptivo	Parietal

Teniendo en cuenta todas estas investigaciones, los resultados de los PE aportan evidencia sustancial sobre los distintos correlatos neurales que corresponden a los procesos de “familiaridad” y “recolección” vinculados con la memoria de reconocimiento. Sin embargo, a pesar de la enorme evidencia que relaciona los efectos “antiguo/nuevo” *frontal y parietal* con los procesos de “familiaridad” y de “recolección”, las operaciones cognitivas reflejadas por estos efectos continúan siendo objeto de debate en la actualidad. Además, es necesario poder establecer el grado en el que las características de los PE asociados a los estudios de memoria de “reconocimiento” podrían corresponder a los componentes identificados en las tareas de “recuerdo”.

Aunque la mayoría de los estudios que emplean pruebas directas de memoria se han centrado en el estudio de la memoria de “reconocimiento”, existen otros estudios que investigan los correlatos neurales de la memoria episódica, con el uso de pruebas de “*producción de la información*” como puede ser las “*tareas de recuerdo señalado*” (Allan, Doyle y Rugg, 1996). Con este tipo de pruebas se hace uso de indicios o claves de recuerdo, que aportan una especificación incompleta de los ítems estudiados y que facilitan el recuerdo, el reconocimiento y la producción de los ítems previamente presentados (ver Capítulo 1, apartado 1.4.1). De manera general los resultados de las investigaciones con *tareas de recuerdo señalado* convergen en dos conclusiones importantes. En primer lugar, estos resultados ponen en evidencia los mecanismos de “generación + reconocimiento” del recuerdo señalado, a la vez que apoyan la idea de que el recuerdo correcto en este tipo de tareas, debe reflejar estrategias tanto de “generación” como de “*reconocimiento*” de la información encontrada. En este tipo de pruebas, un candidato a la compleción sería primero generado y luego sometido a reconocimiento. Todo esto hace pensar que el recuerdo así producido debería ser más lento que el reconocimiento propiamente dicho de la palabra

estudiada, debido al tiempo necesario para la generación del candidato a la compleción. Sin embargo, los tiempos de aparición de los efectos “antiguo/nuevo” de tareas de “reconocimiento” y de “recuerdo” señalado son extremadamente parecidos (Allan y Rugg, 1997). Esto indica que la presentación de un indicio o clave de recuerdo podría evocar el recuerdo explícito tan rápidamente como lo hace la presentación de la palabra entera. Todo esto confirma la propuesta de que el “recuerdo señalado” podría reflejar el resultado de procesos directos de recuperación (Toth, Reingold y Jacoby, 1994). En segundo lugar, los resultados con tareas de “recuerdo señalado” indican que la recuperación estaría asociada a patrones neurales de efectos de memoria diferenciados en los PE. Los procesos de memoria implicados en este tipo de tareas comportan mecanismos de “reconocimiento” y “producción” de recuerdo, que deben manifestarse en sus correlatos neurales. Por otra parte, en relación con las pruebas de memoria de “recuerdo”, varias teorías sobre la recuperación explícita de la información postulan la existencia de distintos procesos cognitivos de búsqueda, recuperación y control de la información previamente almacenada (Tulving y Thomson, 1973; Burgess y Shallice, 1996). En esta misma línea algunos autores (ver Rugg y Wilding, 2000) distinguen entre cuatro categorías posibles de procesamiento durante el recuerdo. Tres de estos tipos de procesamiento - el *modo* de recuperación, la *orientación* a la recuperación y el *esfuerzo* de recuperación- suceden antes de que la información episódica almacenada sea finalmente recuperada. La cuarta categoría de procesamiento, asociada con la “*recuperación exitosa*” de la información, incluye distintas operaciones cognitivas asociadas con la reinstauración, la representación y el procesamiento subsecuente de la información recuperada.

Las investigaciones iniciales sobre los correlatos neurales de la “*recuperación exitosa*” compararon los niveles de activación elicitados por los ítems estudiados (o “antiguos”) que fueron correctamente identificados con los niveles de activación regional

evocados por los ítems rechazados de manera acertada como “nuevos” (Rugg y Wilding, 2000). Este tipo de activación diferenciada, que se conoce como el efecto “antiguo/nuevo” de recuperación, refleja las operaciones cognitivas asociadas a la “*recuperación exitosa*” de la información almacenada. Varios estudios han mostrado una amplia variedad de diferencias del efecto “antiguo/nuevo” relacionadas con la edad (para revisión ver Grady y Alain, 2008 ; Langley y Madden, 2000; Cabeza, 2002).

2.2.2. Efecto “antiguo/nuevo” de repetición y memoria implícita

Varios estudios han demostrado que en las pruebas indirectas de memoria (pruebas de evaluación de la memoria implícita), los PE correspondientes a ítems repetidos presentan una desviación positiva en comparación a los PE correspondientes a la primera presentación de los estímulos (Rugg y Doyle, 1994). Esto es lo que se conoce como el efecto de “facilitación” o efecto “antiguo/nuevo de repetición”. En general, este efecto se inicia alrededor de 200 ms. después de la presentación de distintos tipos de estímulos (e.i., palabras, neologismos o figuras). Dado que el efecto de repetición es elicitado en tareas indirectas de memoria, que no requieren el recuerdo intencionado por parte del sujeto, este efecto ha sido propuesto como el reflejo neural de la memoria implícita.

Por otra parte, se ha propuesto que durante las pruebas indirectas de memoria los participantes podrían recurrir a técnicas de recuperación consciente de la información. Por ello, resulta necesario garantizar que en las pruebas de memoria implícita el “efecto de repetición” registrado no estaría contaminado con estrategias de recuerdo explícito (Bowers y Schacter, 1990). En este sentido, puesto que el esfuerzo de búsqueda voluntaria en la memoria requiere más tiempo en comparación a los procesos de “facilitación”, el cálculo de los tiempos de respuesta resulta trascendental. Tiempos cortos de respuesta garantizarían un

efecto de facilitación libre de intencionalidad y de esfuerzo voluntario de recuerdo. Igualmente, la evaluación de la toma de consciencia de haber producido un ítem estudiado permite hacer la distinción entre los efectos de facilitación “consciente” y de facilitación “inconsciente”. Asimismo, el problema de la contaminación explícita puede ser abordado con el uso de manipulaciones experimentales conocidas por tener efectos disociativos entre la memoria implícita y la memoria explícita (Paller y Kutas, 1992). Como se ha mencionado en el Capítulo 1, este es el caso de la manipulación de la profundidad de tratamiento de la información durante la codificación. Varios estudios han indicado que la manipulación del tratamiento de la información durante la fase de codificación permite la identificación de los correlatos electrofisiológicos específicos a cada tipo de memoria (Fay et al., 2005b).

Los PE permiten el registro de la actividad neural asociada con la memoria implícita de palabras presentadas previamente, a partir de 200-400 ms. después de la presentación del estímulo (Rugg y Nieto-Vegas, 1999; Fay et al., 2005b; Rugg et al., 1998; Osorio, Pouthas, Fay y Ballesteros, in press). Estos trabajos indican asimismo que dicha actividad es topográficamente disociable de aquella correspondiente a la memoria explícita y que se detecta en la misma ventana temporal pero en regiones cerebrales más anteriores.

En resumen, numerosa evidencia confirma la posibilidad del registro electroencefalográfico de los correlatos neurales de la memoria implícita (Rugg, 1995).

2.2.3. Efecto “antiguo/nuevo” de recuperación y memoria explícita

En tareas de recuerdo explícito, los potenciales evocados por los estímulos estudiados que son posteriormente producidos e identificados de manera correcta como “antiguos”,

presentan mayor positividad en comparación a las palabras “nuevas” también correctamente clasificadas como nuevas (Allan y Rugg, 1998). Este efecto “antiguo/nuevo” se inicia alrededor de los 400 ms. después del estímulo y tiene una duración de 400-600 ms.

Debido a esta particularidad (mayor positividad) de los ítems correctamente reconocidos como antiguos, se ha argumentado que el efecto “antiguo/nuevo” podría ser el reflejo de la actividad cerebral que contribuye o que es determinada por la recuperación de la información en pruebas de memoria episódica. Además, dado que estos efectos de memoria no se presentan ni en el caso de los PE por los ítems incorrectamente reconocidos como pertenecientes a la lista de estudios (falsas alarmas) ni por los PE por los ítems elicitados por compleciones correctas pero que no fueron reconocidos como tales (memoria implícita) este “efecto antiguo/nuevo” es considerado como el reflejo neural de la memoria episódica de palabras estudiadas en tareas de recuerdo (Allan et al., 1996; Allan, Robb y Rugg, 2000; Allan y Rugg, 1998). Por otra parte, un amplio número de estudios ha demostrado que en pruebas de memoria explícita los PE por las palabras presentadas previamente son modulados por la condición de estudio (Rugg, 1995; Fay et al., 2005c). En cuanto a la topografía, la distribución en el cuero cabelludo de este efecto de memoria difiere según los estudios. En primer lugar, las investigaciones iniciales encontraron que el “efecto antiguo/nuevo” asociado a tareas de recuerdo señalado era de distribución más bilateral en comparación al “efecto antiguo/nuevo” típicamente encontrado en tareas de reconocimiento (Allan et al., 1996; Allan y Rugg, 1997; Fay et al., 2005c). Mientras los efectos de “recuerdo señalado” parecen incluir contribuciones de los generadores de los *efectos parietal izquierdo y frontal derecho*, estos efectos estarían distribuidos en el cuero cabelludo de manera más difusa que aquellos efectos elicitados por las tareas puramente de “reconocimiento”, que usan como claves de reconocimiento una copia entera y exacta de los ítems estudiados (Allan y Rugg, 1997). De

este modo, los resultados dejan margen a la posibilidad de que mientras los efectos *parietal izquierdo* y *frontal derecho* reflejan las operaciones cognitivas implicadas en muchas tareas que evocan el recuerdo, existen también otros efectos más específicos de la tarea. Así pues, la presencia de un efecto *posterior izquierdo* se asemejaría al clásico componente *parietal izquierdo* de memoria de reconocimiento (Allan y Rugg, 1998; Allan et al., 2001). También otros autores aportan evidencia acerca de un *efecto frontal* lateralizado en el hemisferio derecho que sería consistente con el *efecto frontal derecho* elicitado durante algunas tareas de reconocimiento (Allan y Rugg, 1997; Fay et al., 2005c).

Por otra parte, las diferencias en las latencias de aparición de los componentes del “efecto antiguo/nuevo” pueden ser resultado de las variaciones metodológicas existentes entre los diferentes experimentos. Tal podría ser el caso del efecto de la manipulación del tipo de información durante la codificación (superficial o profunda) o de la dificultad relativa a cada tipo de tarea (duración, número de ítems a recordar, número de distractores).

Todo esto permite afirmar que aunque la técnica de los PE hace posible la identificación de los procesos implicados durante, o como consecuencia, de la recuperación exitosa de la información episódica acerca de una experiencia pasada, en la actualidad la cuestión de la significación funcional del efecto “antiguo/nuevo” permanece sin esclarecer.

CAPITULO 3

AGEING AFFECTS BRAIN ACTIVITY IN HIGHLY EDUCATED OLDER ADULTS: AN ERP STUDY USING A WORD-STEM PRIMING TASK

Alexandra Osorio^{1,2}, Séverine Fay³, Viviane Pouthas¹, and Soledad Ballesteros²

¹ LENA CNRS UPR-640 UPMC - Hôpital de la Salpêtrière, Paris, France

² Department of Basic Psychology II, UNED, Madrid, Spain

³ UMR- CNRS 6234 CeRCA, Université François Rabelais, Tours, France

(Cortex, in press)

<http://dx.doi.org/10.1016/j.cortex.2009.09.003>

Abstract

In this event-related evoked potentials (ERP) study, the neural correlates of a group of highly educated older adults were compared with those of a group of young adults while performing a word-stem completion priming task under semantic and lexical encoding conditions. The results revealed that both age groups exhibited robust priming. The older participants showed better performance than the young adults. Both groups exhibited ERP repetition effects at posterior sites, but only the older adults showed additional frontal activity. The results suggest that highly performing older adults compensate for their lower level of parieto-occipital functioning, reflected by smaller P300 amplitude at posterior sites, by recruiting frontal sites as a mode of brain adaptation.

Key words: Ageing, Awareness, Event-related potential (ERP), Repetition priming, Word-stem priming.

3.1. Introduction

This report presents the results of a behavioural and electrophysiological study that investigated the neural correlates of repetition priming using an incidental word-stem completion task in highly educated older adults and compared their performance with that of a group of young adults matched in years of education. The word-stem completion task is the most widely used repetition priming test and comprises a study (encoding) and test phase. In the study phase, participants are presented with a series of target words. After a brief interval, the test phase starts. In this phase, participants are shown a series of three-letter word stems and instructed to complete these stems with the first word coming to mind. Some of the word stems come from the study list and some from a different list. Repetition priming is shown by the difference between the proportion of stems completed with primed (studied) words and the probability that the stem of a critical word will be completed with that word in the absence of prior study.

Behavioural repetition priming has been assessed using different types of stimuli (e.g., words, pictures, three-dimensional objects) and incidental implicit memory tasks (e.g., word-stem completion, word-fragment completion, picture naming, object naming, picture-fragment completion) and also with stimuli presented to different perceptual modalities (vision, audition, touch, smell). Behavioural results suggest that repetition priming is generally stable with age. In this study, we used EEG to investigate whether the topography and temporal course of brain activity of older people are the same or different from those of younger adults despite preserved perceptual facilitation.

3.1.1. Aged-related behavioural and neural changes

Ageing is a complex process that profoundly affects the cognitive processing and the brain activity and function of all individuals. Until quite recently, the neural and cognitive mechanisms of age-related changes in cognitive function were studied independently. However, in recent years the cognitive neurosciences of ageing has emerged as a new discipline with studies focusing on the relationships between the effects of ageing on cognitive processes, and on the brain areas involved in these processes (see Cabeza et al., 2005).

Declines in many of the main cognitive functions during the ageing process have been well-documented in the literature (Baltes and Lindenberger, 1997; Nilsson, 2003; Park, et al., 2001; Salthouse, 1996). However, this deterioration differs across cognitive functions producing different patterns of decline, stability or gains across the lifespan (e.g., Hedden and Gabrieli, 2004; Mitchell, 1989; Nilsson, 2003; Park et al., 2001, 2002; Rönnlund and Nilsson, 2006; for reviews see Hedden and Gabrieli, 2004; Park and Reuter-Lorenz, 2009). Ageing is accompanied by substantial deficits in declarative memory related to the conscious and intentional recollection of facts and episodes (see Cabeza et al., 2005; Fleischman and Gabrieli, 1998).

Both cross-sectional (Nilsson, 2003; Park et al., 2002) and longitudinal studies (Rönnlund et al., 2008; Schaie, 1996) have shown different patterns of cognitive ageing that vary from decline to stability, and even to growth across the lifespan. It should be noted that it is not only the type of experimental design that is important when evaluating ageing, but also the specific cognitive domain that is assessed (Ballesteros et al., 2009b). Not all cognitive processes deteriorate with age, for example verbal abilities and world knowledge are spared,

or even improve across the lifespan (see Park et al., 2002 for a detailed account). Implicit memory, assessed by repetition priming effects using a wide variety of implicit tests and perceptual modalities, is another cognitive ability that appears stable with age (e.g., Ballesteros and Reales, 2004; Ballesteros et al., 2007; Ballesteros et al., 2009a; Ballesteros et al., 2008; Fay et al., 2005a,b,d; Fleischman and Gabrieli, 1998; LaVoie and Light, 1994; Mitchell, 1989). Behavioural repetition priming refers to better performance in terms of accuracy and/or response times with previously experienced stimuli compared to new stimuli that do not require conscious or intended retrieval of previously encountered information (Graf and Schacter, 1985). Many within-modal studies (using stimuli presented at study and testing the same modality), mostly cross-sectional (e.g., Ballesteros and Reales, 2004; Ballesteros et al., 2008; LaVoie and Light, 1994; Mitchell, 1989), but also one four-year longitudinal study (Fleischman et al., 2004), have shown the stability of behavioural repetition priming with age. Moreover young (e.g., Reales and Ballesteros, 1999) and older adults (Ballesteros et al., 2009a) showed similar magnitudes of priming, both within-modal (vision to vision; touch to touch) and cross-modal (vision to audition, vision to touch, and vice versa), suggesting that not only within-modal but also cross-modal priming is preserved with age. The sparing of this type of non-declarative (non-intentional) memory suggests that the underlying brain structures remain relatively intact in old age (Daselaar et al., 2005; Gabrieli et al., 1994) and even in the first stages of Alzheimer's disease (Ballesteros and Reales, 2004). In contrast, the episodic memory system that relies on the hippocampus and the related medial-temporal lobe system deteriorates (e.g., Fay et al., 2005c; La Voie and Light, 1994; Nilsson, 2003; Park et al., 2002; for reviews see Hedden and Gabrieli, 2004; Park and Reuter-Lorenz, 2009).

At the neural level, recent structural neuro-imaging investigations suggest substantial age-related grey and white matter shrinkage with age, with anterior regions showing greater decline than posterior regions. The greatest reduction in brain structures with ageing occurs in the caudate nucleus, the lateral prefrontal cortex, the cerebellum and the hippocampus, with minimal or no reduction in volume in the occipital cortex and the entorhinal cortex (Raz et al., 2005; for a review, see Dennis and Cabeza, 2008; Park and Reuther-Lorenz, 2009). These structural brain changes correlate with behavioural data showing larger performance declines in tasks mediated by the frontal lobes (Park et al., 2002; West, 1996). Moreover, functional imaging studies suggest a posterior-anterior shift in older adults and a reduction in the asymmetry of brain activity with age (Dennis and Cabeza, 2008). These functional imaging findings have been interpreted as suggesting that the increase in activation in the prefrontal cortex plays a compensatory role for age-related deficits occurring in other brain regions. Older adults may use different strategies than young adults (Friedman, 2003; Park and Gutches, 2005; Park and Reuter-Lorenz, 2009; Reuter-Lorenz, 2002).

3.1.2. ERP components of repetition priming

Recording the electrical activity of the brain using electrodes placed on the surface of the scalp is of considerable interest to determine the relationship between this activity and the psychological processes (Fabiani et al., 2000). Although some studies with young adults have used event-related potential (ERP) methods to investigate the neural correlates of repetition priming and perceptual fluency while participants performed different indirect memory tasks (Curran, 2004; Fay et al., 2005d; Paller, 2000; Rugg and Allan, 2000; Wolk et al., 2004), very little ERP research has been conducted with older adults performing similar tasks to investigate age-related changes. ERP studies of visual word-form priming in young adults

have reported a positive-going shift relative to the ERPs elicited by the first presentations. That is, ERPs to repeated items are characterized by greater positive amplitude relative to new (non-repeated) items. This ERP repetition-priming effect for words has an onset latency of around 300-500 msec post-stimulus and persists for 400msec in young adults, with a focal topography centred at posterior scalp locations (e.g., Fay et al., 2005d; Paller, 2000; Paller and Gross, 1998; Rugg and Allan, 2000). ERPs evoked by stems completed with primed words are more positive-going than those evoked by stems completed with unprimed words. A recent ERP study conducted with young adults comparing primed and unprimed words showed that the ERP were significantly larger and more positive-going for repeated words than when the word first occurred (Li et al. 2008). Interestingly, the same effects occurred during both encoding and retrieval, suggesting that they share similar learning-related automatic processes.

The aim of the present study was to investigate the effect of age in a group of highly educated older adults on long-term repetition priming for words, using a word-stem fragment completion task with two types of encoding (semantic and lexical). We used behavioural and electrophysiological measures because ERP provides fine-grained temporal precision, the critical neural events reflecting age-related differences occurring between 200 and 800 msec post-stimulus (see Friedman, 2003).

Based on the results of previous studies reviewed above, we did not predict any difference between young and older adults in terms of repetition-priming effects, particularly as our older participants were all highly educated. With regard to brain activity, two alternative hypotheses could be put forward: either the sparing of performance in the older adults would be associated with brain activity restricted to the parieto-occipital regions

usually recruited in repetition-priming tasks by young adults, or it would require the recruitment of additional areas, probably frontal. Moreover, given that both explicit and implicit retrieval tend to occur in a word-stem completion task, conventional analyses of old/new event-related potential effects are equivocal. To overcome this problem, as in the study by Fay and colleagues in young adults (Fay et al. 2005c), depth of processing was manipulated using two encoding conditions (semantic and lexical) during the study phase in order to determine whether the impact of this manipulation on the neural correlates of priming is the same for both age groups. Our hypothesis was that in the older adults as in the young ones ERP repetition effects will not differ depending on the encoding conditions.

3.2. Method

3.2.1. Participants

The participants were 17 right-handed older adults with a high educational level recruited through advertisements. They were native French speakers with normal or corrected-to-normal vision. All signed an informed consent form. The study was approved by the French Ethical Committee on Human research (CCPPRB, Hôpital de la Pitié-Salpêtrière) and the experiment was performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki. None of the participants had prior experience of the task. Data from three participants were discarded because there were too few artefact-free trials in at least one critical condition. Performances and ERP data from the 14 remaining participants (7 females, mean age 63.4 years, range 60-69 years) were compared with those of 12 right-handed young adults (8 females, mean age 26.3 years, range 20-32 years) obtained in a study published by Fay et al. (2005d). As shown in Table 3.1, level of education did not differ between groups. The older participants obtained statistically higher scores than the young

adults on the Mill-Hill test, a vocabulary test assessing word knowledge. All the older participants obtained more than the critical score of 27 on the Mini Mental State Examination (Folstein et al., 1975), a screening tool for pathological cognitive impairment in aging, ensuring that none of them suffered from dementia. In fact, all the participants obtained the maximum score (30).

Table 3.1

Demographic Characteristics and Neuropsychological Test Scores

	Younger (<i>n</i> = 12)		Older (<i>n</i> = 14)		<i>p</i>
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	
Age	26.25	3.55	63.43	3.34	-
Years of education	17.00	2.13	16.64	3.59	NS
Mill-Hill	27.50	3.80	30.86	2.74	*
MMSE	-	-	30.00	0.00	-

Note: Level of education did not differ between groups ($t(24) = .30$). Older participants obtained statistically higher scores than young adults on the Mill-Hill vocabulary test ($t(23) = -2.46, p < .05$). All older adults, screened for senile dementia using the MMSE test, scored at 30. *M*: Mean; *SD*: Standard deviation; *: $p < .05$; NS: Non significant; *p* value indicates the significance of age differences.

3.2.2. Material and procedure

Material and procedure were the same as those used with the young adults (Fay et al. 2005c, d). The only difference was that older adults were first given the Mini Mental State Examination as a screening test to discard cognitive impairment. Both the MMSE and the Mill Hill test were administered in a paper and pencil format at the beginning of the session. Then, participants performed a word-stem completion task following two different study tasks

(lexical or semantic, as described below). The experiment consisted of six study/test blocks. Successive iterations of study/test phases were carried out in order to obtain enough events to allow event-related potentials (ERPs) to be averaged.

The stimuli used in the present experiment were drawn from a pool of 360 French words. Items were six- to ten-letter singular nouns presented visually. The first three letters, or stem, of each word were never the same, and each stem could be completed with at least five different words (the target was never the most common response). The 360-item pool was used to form six lists of 60 critical items for the six study/test blocks of the experiment. On average, the mean frequency of occurrence for words of each list was comparable ($M = 116.58$, $SD = 93.13$ per 100 million; Brulex, database for French language; Content et al., 1990). Each list of 60 items was divided into three lists of 20 words (also comparable in terms of mean frequency of occurrence). Two of these three lists were presented during the study phase and the third was used to produce a mean baseline completion rate (the list that served as baseline was counterbalanced). Thus, each study list consisted of 40 critical items. Twenty-four additional items were chosen, of which two were presented at the beginning and end of each study list as primacy and recency buffers. Three of the six study lists were studied with one study task and three with the other. The task order was alternated so that participants never did the same study task in two successive study/test blocks. Half of the participants started with the lexical task and the other half with the semantic task, so that ideally each word was presented equally often in each condition. This was the case for the group of 12 young adults: a multiple of 6 participants being required in order that everything was counterbalanced. Because the study on the older adults comprised 17 subjects, the counterbalance was incomplete. Nevertheless, the counterbalance was complete for 12 subjects out of the 14 retained subjects. A test list consisted of 60 word stems, 20

corresponding to items drawn from the unstudied word pool, and the remaining 40 to the 40 items presented at study. All stimuli appeared in white on a black background in upper case in the centre of a computer screen.

All older participants were tested by the same highly trained experimenter. The present experiment was run exactly in the same way and with the same methodology as the one with young adults (Fay et al., 2005d). We used exactly the same stimulus set, experimental procedure and the same equipment. Both studies were conducted less than two years apart. Both were run in the same laboratory assisted by the same highly trained technician. Once the electrode cap had been fitted, participants were seated comfortably in a sound-attenuated, electrically shielded room facing a computer monitor placed about 70 cm from them. Before beginning the experiment proper, participants performed a short practice (ten trials) for the stem-completion task. In each trial, a single stem was presented on the monitor (as in the test phase, see Figure 3.1b). The participants were instructed to complete each stem with the first name of a city that came to mind. As soon as they were able to provide an answer, they were asked to press a button with the right thumb just before saying their answer. Once the practice phase had been successfully completed, they were informed that their vocabulary knowledge level would be tested, and the first study/test block began. Participants were given a study task consisting of 44 stimuli. Each word of a study block was studied using the same task: the “shallow” (lexical) task involved counting the syllables of each word, and the “deep” (semantic) task was to judge whether the meaning of the word was pleasant, neutral, or unpleasant. Participants were instructed to press a button before saying their answer aloud. The duration of each study phase was 3 min 18 sec, followed by a 1-min rest interval before the test phase which lasted about 7 min (6420 msec x 60 stems).

On each trial of the test phase, a word stem was presented on the screen. Participants were informed that their task was to try to complete each stem with the first suitable word that came to mind. They were also informed that it was possible that they might sometimes produce a word that they had already seen and that it was not a problem if that was the first word that came to mind. They were instructed to press a button as soon as they had found an answer. This simultaneously put a marker on the EEG track, which, with the stimulus onset, allowed the response time to be computed. When participants did not provide an immediate verbal response after the key press, the trial was excluded from the average. At the end of each list, once all the stems had been completed, participants had to indicate for each produced word if they had noticed during the completion that it was an old one, in other words that they had previously seen the word in the study list. This question made it possible to differentiate between aware and unaware priming effects so that the ERPs could be averaged separately for items that participants did and did not show awareness of.

Each study phase started with a 1000 msec presentation of a fixation cross, followed immediately by a word presented in the centre of the screen for 500 msec. A period of 3000 msec was allocated for answering before the start of the next trial (Fig.3.1a). The test phase also started with the presentation of a fixation cross for 1000 msec. The screen was then blanked for 120 msec, after which a word stem was displayed for 300 msec, centred on the position occupied by the fixation cue. The screen was then blanked for 2700 msec to allow for the response, after which a signal (xxx) was displayed for 300 msec to indicate that the trial was over. After a 2000 msec interval, the fixation cross reappeared to begin the next trial (Fig. 3.1b).

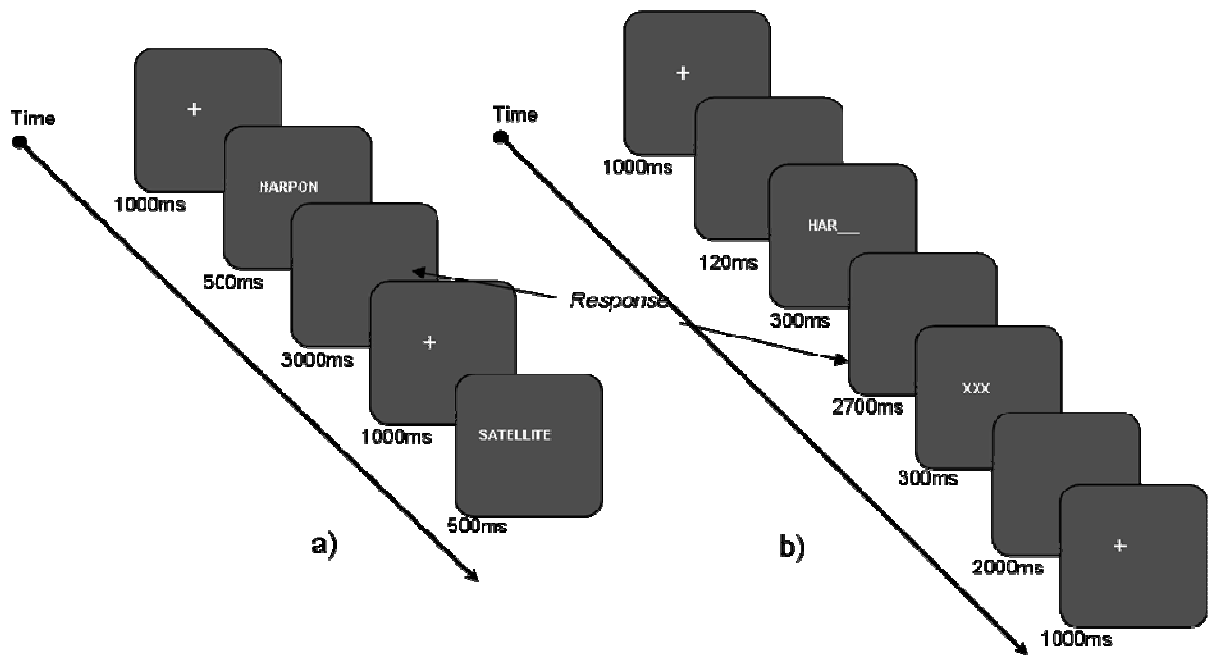


Figure 3.1. Illustration of the experimental design showing the sequence of events in each trial during the study phase (a) and the test phase (b).

3.2.3. ERP recording

The EEG activity was recorded with tin electrodes mounted in an elastic cap (Electro-cap International) from 62 scalp sites of the extended 10–20 system. Electrode labelling was based on the standard nomenclature. Participants wore an elastic chest band attached to the cap to ensure it stayed in place. Vertical electro-oculogram (EOG) was recorded from electrodes placed above and below the director eye, and the horizontal EOG from electrodes at the outer canthus of each eye. Electrode impedance was kept below 5 k Ω . All scalp electrodes were off-line referenced to both earlobes. EEG and EOG were recorded continuously within a band pass of .16 to 170 Hz and were A–D converted with 16 bit resolution at a sampling rate of 512 Hz. Participants were asked to remain as relaxed as possible during the test phase trials to minimize EEG artefacts due to head and body movements. They were also instructed to refrain from blinking between the display of the

fixation cross and the button press in order to minimize the effect of eye-movement artefacts on the EEG.

3.3. Data analysis

3.3.1. Behavioural data

Priming was computed as the difference between the proportion of studied words produced and the baseline rate. The baseline rate was an estimate of the probability that the stem of a critical word would be completed with that word without prior study. It was calculated for each participant by an analysis of the responses made to the stems belonging to the set of 120 critical items that had not been presented during the study phases. In other words, we counted the number of unprimed stems (stems extracted from the non-studied list) that were completed with the "correct" word. The number of these "guesses" divided by the total number of unprimed stems corresponds to the "baseline rate". This baseline rate can thus be used to determine whether completion rates for primed words were significantly higher than chance. The number of primed words produced with awareness was also calculated.

To assess the facilitation effect, response times were computed according to item type (primed vs. unprimed) and study task (lexical vs. semantic).

3.3.2. ERP data

In the test phase, ERPs were computed for each participant at all recording sites with epochs ranging from the onset of the word presentation to 3000 ms after onset. The average potential in the 200 msec preceding stimulus presentation served as a baseline. For each study task, ERP repetition effects were analyzed by contrasting ERPs for stems completed

with studied items (known as primed items, irrespective of the awareness judgement) and for stems completed with unstudied items (unprimed items). Instances in which an unprimed word was produced when a primed word could be produced were not included. Prior to averaging, each epoch was scanned for EOG and other artefacts. In the young adult group, the mean number of trials contributing to ERPs for the “primed” and “unprimed” item type was respectively 23 (range = 13–32) and 46 (range = 39–54) in the lexical encoding condition, and 28 (range = 17–40) and 45 (range = 35–53) in the semantic encoding condition. In the older adult group, the mean number of trials contributing to ERPs for the “primed” and “unprimed” item type was respectively 32 (range = 21–58) and 46 (range = 39–56) in the lexical encoding condition, and 35 (range = 18–53) and 42 (range = 29–54) in the semantic encoding condition. The averages were low-pass filtered below 12 Hz in order to increase the signal-to-noise ratio by eliminating those frequencies that were irrelevant to the measurements of interest. A selected subset of the full electrode montage was chosen to allow the magnitude of differences between item types to be assessed as a function of the anterior/posterior and hemisphere location of the electrode sites. The selected sites were the same as those chosen for the study with young adults: anterior (left: F3, FC3, F5, FC5; right: F4, FC4, F6, FC6) and posterior (left: P5, P3, PO1, PO7; right: P4, P6, PO2, PO8). Differences in ERP amplitude were evaluated using the average potential of these electrode groups. Visual inspection of the topography and waveforms showed that the broad latency period of 400–800 msec selected in the study with younger adults (Fay et al. 2005d) was also relevant for examining the ERP repetition effect in the older adults. Therefore, ANOVAs were performed on this latency period. To examine the age-related differences, we used ANOVAs with ‘group’ (young vs. older adults) as between-subjects factor, and ‘item type’ (primed vs. unprimed) x study task (lexical vs. semantic) x location (anterior vs. posterior) x hemisphere (left vs. right) as within-subjects factors. Only effects that involved the item type

factor (ERP repetition effect) are reported. All *post-hoc* tests used the Newman-Keuls method with a significance level of $p < .05$.

Visual inspection of waveforms also suggested that there were age-related differences at the P300 latency, i.e. between 200-400 msec. Therefore, in order to assess the age effect on evoked potentials by primed and unprimed words at the P300 latency, additional analyses were performed at the 200-400 msec latency period with the same electrode sites selected for the 400-800 msec latency period (see above).

3.4. Results

3.4.1. Behavioural Results

3.4.1.1. Priming

Table 3.2 summarises the performance measures in terms of the proportion of word-stem completions according to item type (primed vs. unprimed), the type of study task (lexical vs. semantic), and the baseline rate for the young and older adult groups. The primed words completion rate corresponds to the number of primed words produced divided by the total number of primed words presented (120). The unprimed words completion rate corresponds to the number of unprimed words produced divided by the total number of unstudied words presented (60). Baseline completion was estimated for each participant by analysing the responses to the stems in the set of 120 critical items that had not been presented during the study phases.

The difference between the proportion of “primed” words produced and the baseline rate was highly significant indicating a robust priming effect for both age groups: young group [$t(22) = 15.01$; $p < .0001$] and older group [$t(26) = 15.34$; $p < .0001$].

Table 3.2

Mean proportion of word-stem completions for young and older adults on lexical and semantic encoding conditions

	Younger ($n = 12$)		Older ($n = 14$)		p
	M	SD	M	SD	
Lexical					
Priming rate	.15	.07	.21	.06	*
Studied words completion rate	.21	.06	.28	.06	**
Not studied words completion rate	.87	.07	.90	.10	NS
Baseline completion rate	.05	.03	.07	.03	NS
Semantic					
Priming rate	.20	.05	.27	.08	*
Studied words completion rate	.26	.05	.34	.08	**
Not studied words completion rate	.86	.07	.93	.03	NS
Baseline completion rate	.06	.01	.07	.03	NS
Overall					
Priming rate	.18	.04	.24	.05	**
Studied words completion rate	.23	.04	.31	.06	***
Not studied words completion rate	.86	.06	.92	.06	NS
Baseline completion rate	.05	.01	.07	.02	NS

Note: The rates of word-stem completion and the rates of priming according to the type of study task (lexical or semantic), to the item type produced (studied vs. not studied) for both age groups. Priming rate is the studied words completion rate minus the baseline completion rate. Baseline rates according to the type of study task are also indicated. M: Mean; SD:

*Standard deviation; *: $p < .05$; **: $p < .01$; ***: $p < .001$; NS: Non significant; p values indicate the significance of age differences.*

A mixed two-factor ANOVA was conducted on priming scores with 2 age group (young vs. older adults) x 2 study task (lexical vs. semantic) as repeated measure. There was a main effect of age [$F(1,24) = 9.69, p < .005$], indicating that the proportion of priming was higher for older (.24) than young adults (.18). A main effect of study task was also obtained [$F(1,24) = 10.65, p < .005$]. The results show that the facilitation effect was greater under the semantic (.23) than the lexical condition (.18). No interaction was found between age and study task [$F(1, 24) = .25, NS$], suggesting that the age effect did not differ as a function of the study task.

Once the completion task of the whole list of word-stems had been accomplished, we assessed the participants' awareness of having produced studied words. Table 3.3 shows the data regarding the participants' state of awareness. The two-way ANOVA with 2 age group (young vs. older adults) x 2 study task (lexical vs. semantic) conducted on the proportion of awareness revealed a main effect of the study task [$F(1,24) = 130.18, p < .0001$], the level of awareness being higher in the semantic than lexical condition. There was neither an effect of age [$F(1, 24) = .02, NS$], nor an interaction between age and study task [$F(1, 24) = .15, NS$], suggesting that the effect of study task on awareness of having produced an old (primed) word was similar in both age groups.

Table 3.3

Mean aware and unaware completion rates on the word-stem completion task for young and older adults on lexical and semantic encoding conditions

	Younger (<i>n</i> = 12)		Older (<i>n</i> = 14)		<i>p</i>
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	
Lexical					
Aware completion rate	.26	.20	.28	.26	NS
Unaware completion rate	.74	.20	.72	.26	NS
Semantic					
Aware completion rate	.73	.09	.72	.15	NS
Unaware completion rate	.27	.09	.28	.15	NS
Overall					
Aware completion rate	.49	.11	.52	.17	NS
Unaware completion rate	.51	.11	.48	.17	NS

Note: The rates of word-stem completion as function of the state of awareness (aware or unaware) according to the type of study task (lexical or semantic) for both age groups. *M*: Mean; *SD*: Standard deviation; *: $p < .05$; **: $p < .01$; ***: $p < .001$; NS: Non significant; *p* values indicate the significance of age differences.

3.4.1.2. Response times

Table 3.4 shows the average response times for completion depending on the type of items produced for the two study tasks in both age groups. The ANOVA performed on the response times of the two groups as a function of item type and study task showed a significant effect of age, with older participants responding faster than younger ones [$F(1,24) = 6.56, p < .05$]. The main effect of item type on response times was also statistically significant [$F(1,24) = 25.33, p < .0001$], indicating that response times were slower for

unprimed than primed words (facilitation or priming effect). There was neither a main effect of study task [$F(1,24) = 2.31$, NS], nor any significant interaction.

Table 3.4

Mean response times (ms) of each age group for primed and unprimed item type as a function of encoding condition

	Younger ($n = 12$)		Older ($n = 14$)		p
	M	SD	M	SD	
Lexical					
Old items	948	239	683	271	*
New items	1046	273	755	326	*
Semantic					
Old items	975	315	700	269	*
New items	1074	295	767	306	*

Note: Response times as a function of the state of awareness (aware or unaware) pooled across encoding tasks are also indicated.

Additionally, primed words with and without awareness were produced faster than unprimed words in both age groups. In the young group, the analyses show that primed words both with (956 msec) and without awareness (982 msec) were produced more rapidly than unprimed words (1059 msec) [$t(11) = -4.53$, $p < .001$ and $t(11) = -3.30$, $p < .001$, respectively]. In the older group, primed words with (692msec) and without awareness (724 msec) were produced faster than unprimed words (759 msec) [$t(13) = -2.16$ $p < .05$ and $t(13) = -1.92$, $p = .08$, respectively]. A two-way ANOVA with age (older adults vs. young adults) x state of awareness (aware vs. unaware) revealed a main effect of age [$F(1,24) = 5.2$, $p < .05$], showing that the older adults were faster than the young participants. The awareness

effect was not statistically significant [$F(1,24) = 1.60$, NS]. More interestingly, the interaction between age and awareness was not significant [$F(1,24) = 0.02$, NS], suggesting that response times for primed words were not affected by awareness in either the young or older adult groups.

These results show that the priming effect (completion rates for primed words) was greater for the older adults. Surprisingly, the older participants were significantly faster than the young participants, suggesting that they also had a larger vocabulary at their disposal.

3.4.2. ERP results

3.4.2.1. The old/new effect (400-800 ms latency period)

Figure 3.2 shows average ERPs evoked by primed and unprimed words over frontal and parietal electrodes as a function of study task (lexical in Fig. 3.2A and semantic in Fig. 3.2B) for both age groups¹.

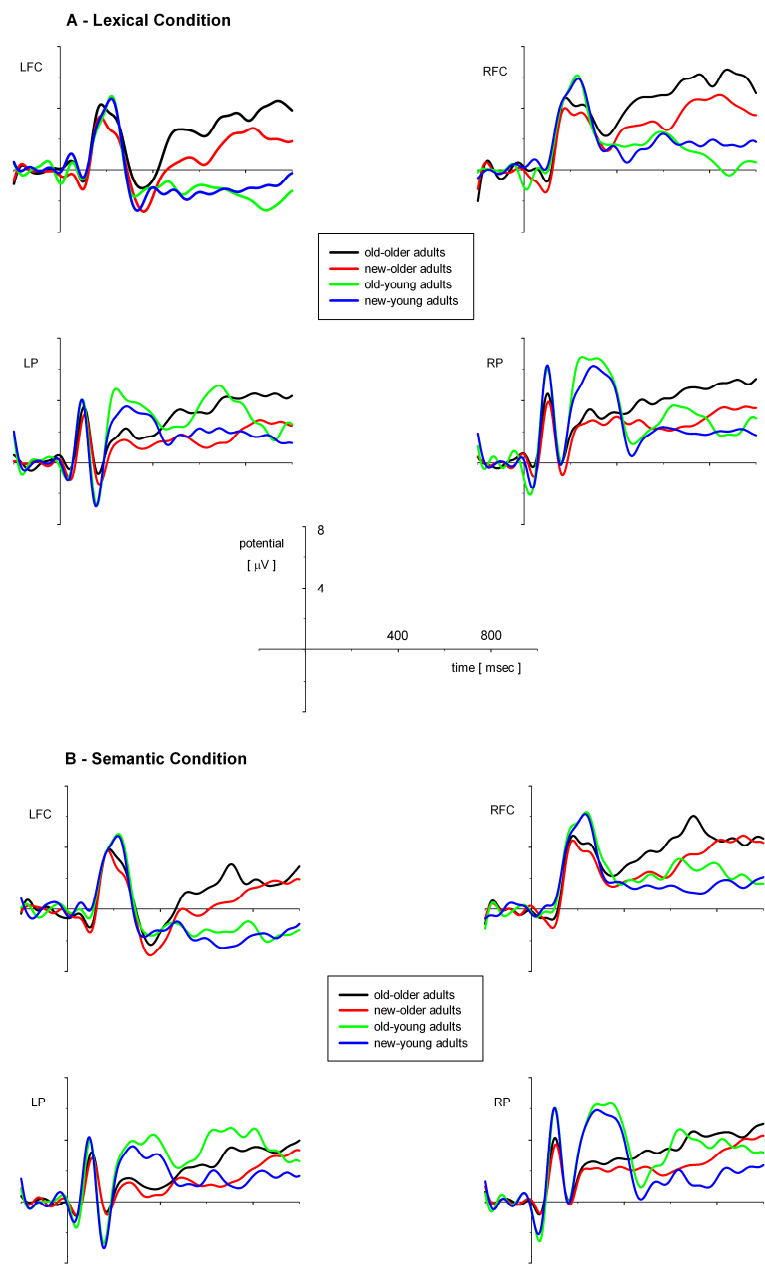


Figure 3.2. Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems completed with studied (old) items, together with ERPs evoked by stems completed with unstudied (new) items in the lexical (A) and semantic (B) encoding conditions for both age groups.

Abbreviations: LFC: left frontocentral (F5, F3, FC5, FC3); RFC: right frontocentral (F4, F6, FC4, FC6); LPO: left parietooccipital (P5, P3, PO7, PO1); RPO: right parietooccipital (P4, P6, PO2, PO8).

A five-way mixed ANOVA was conducted with 2 (age group) x 2 (study task) x 2 (item type) x 2 (hemisphere) x 2 (location), the first being the between-subject factor while the last four were within-subject factors. Hemisphere factor was excluded from subsequent analyses because it did not show any interaction with item type. The four-way ANOVA with 2 (age group) x 2 (study task) x 2 (item type) x 2 (location) revealed a main effect of item type [$F(1,24) = 35.09, p < .0001$], i.e. an ERP repetition effect. ERPs elicited by stems completed with primed items showed greater positivity than those elicited by unprimed items. There was no effect of age [$F(1, 24) = .44, NS$] and no interaction of item type x age [$F(1, 24) = 1.12, NS$], suggesting that the ERP repetition effect did not differ between older and young adults. Neither the two-way interaction between item type and encoding type, nor the three-way interaction between item type, encoding type and age, were significant [$F(1, 24) = .22, NS$; $F(1,24) = 1.73, NS$, respectively]. Manipulation of the encoding condition did not modulate the ERP repetition priming effect in either group of participants (young: [$F(1,11) = 1.69, NS$]; older adults: [$F(1,13) = .35, NS$]). However, interestingly, the three-way interaction between item type, age and location was significant [$F(1, 24) = 6.29, p < .05$]. Separate ANOVAs were then conducted for each location. The ANOVA for anterior sites showed an ERP repetition effect [$F(1,24) = 13.06, p < .005$] and a marginally significant interaction between item type and age approached significance [$F(1,24) = 3.32, p < .08$]. Post-hoc analyses (Newman-Keuls) revealed that the ERP repetition effect was significant in the older group ($p < .005$) but not in the younger group ($p = .62$). The ANOVA for posterior sites showed an ERP repetition effect [$F(1,24) = 59.17, p < .0001$], and no significant interaction between item type and age [$F(1,24) = .05, NS$].

3.4.2.2. ERPs as a function of awareness judgment (400-800 ms latency period)

Figure 3.3 displays the grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems

completed with primed items with awareness, together with ERPs evoked by stems completed by primed items without awareness for both age groups. We focused our analyses on potentials evoked only by the completion of previously primed words (with and without awareness)¹. Implicit completions with and without awareness were pooled across lexical and semantic conditions to obtain sufficiently consistent data for analysis. A three-way ANOVA, 2 age (young vs. older adults) x 2 awareness judgment (aware vs. unaware) x 2 location (anterior vs. posterior) showed neither a main effect of age [$F(1,24) = .59$, NS] nor an effect of awareness [$F(1,24) = .01$, NS]. The interaction between age and awareness was also not significant [$F(1,24) = .38$, NS].

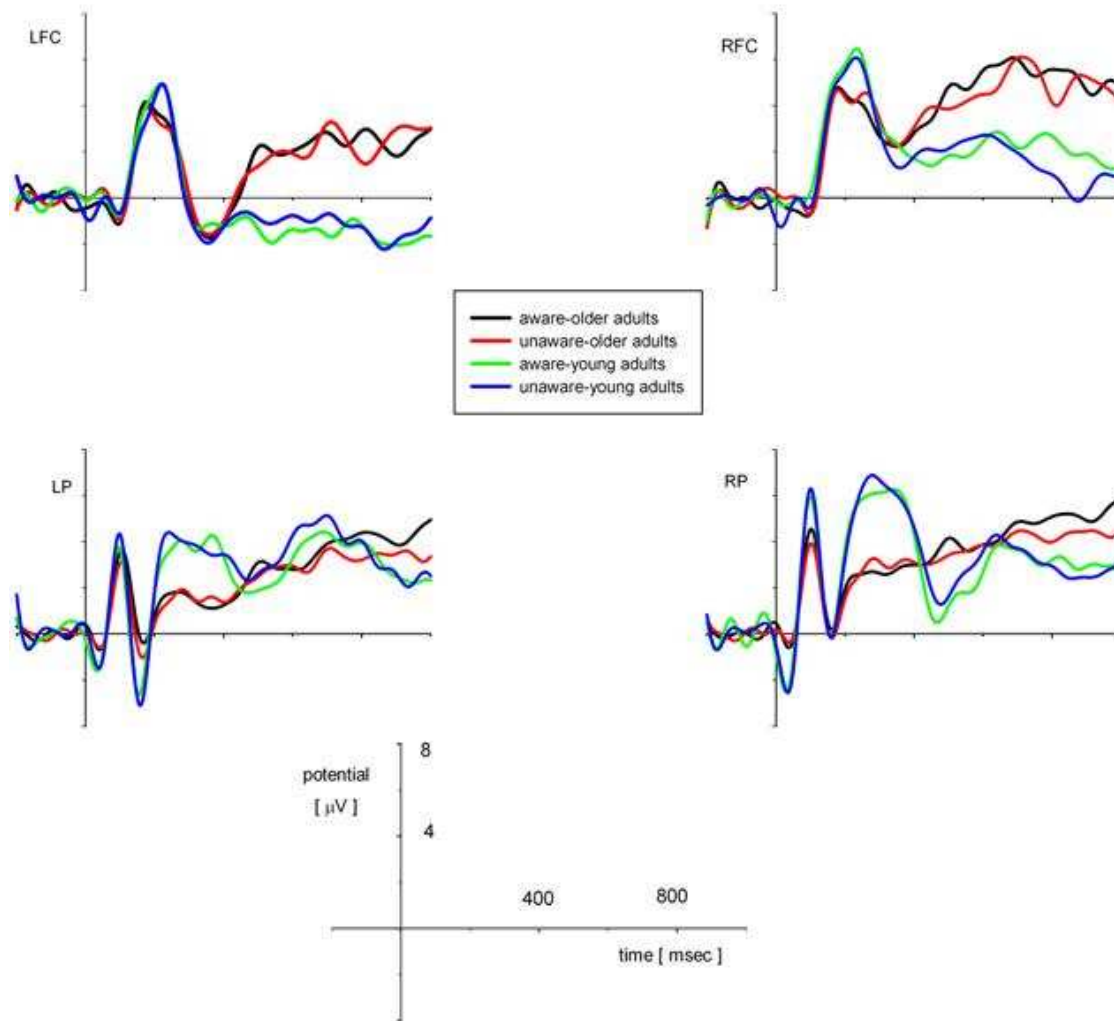


Figure 3.3. Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems completed with studied items accompanied by awareness (aware), together with ERPs evoked by stems completed with studied items unaccompanied by awareness (unaware) for both age groups. Abbreviations: LFC: left frontocentral (F5, F3, FC5, FC3); RFC: right frontocentral (F4, F6, FC4, FC6); LPO: left parietooccipital (P5, P3, PO7, PO1); RPO: right parietooccipital (P4, P6, PO2, PO8).

3.4.2.3. ERPs during the temporal window of the P300 component over frontal and parieto-occipital sites (latency period 200-400ms)

Figures 3.2A and 3.2B show the P300-like component activity corresponding to the lexical and semantic priming effects for both age groups. A five-way mixed ANOVA was conducted on averaged ERPs between 200 and 400 msec with 2 age group (young vs. older adults) x 2 study task (lexical vs. semantic) x 2 item type (primed vs. unprimed) x 2 location

(anterior vs. posterior) x 2 hemisphere (right vs. left). The main effect of age was statistically significant [$F(1,24) = 4.28, p < .05$], showing that P300-like component amplitude was higher in the young than in the older group for both studied and unstudied words. Three other main effects were significant, study task [$F(1,24) = 8.92, p < .001$], location [$F(1,24) = 5.06, p < .05$], and hemisphere [$F(1,24) = 100.78, p < .0001$], showing that the P300 amplitude was higher in the lexical condition, at posterior sites and in the right hemisphere. The two-way interaction between location and laterality was significant [$F(1,24) = 5.37, p < .05$]. The three-way interaction between item type, location and laterality was also significant [$F(1,24) = 4.38, p < .05$]. Post-hoc analyses showed that the P300 amplitude was greater for primed than unprimed items at posterior sites bilaterally (left, $p < .005$; right, $p < .005$) and did not differ at anterior sites (left, $p = .11$; right, $p = .10$). More importantly, the three-way interaction between age, study task and location was significant [$F(1,24) = 4.38, p < .05$]. Therefore, to investigate the effect of age-related differences in the P300 component at the anterior and posterior sites, we conducted two separate ANOVAs for the two sites. The ANOVA conducted on the ERPs recorded over the fronto-central electrode sites did not reveal any effect of age [$F(1,24) = .34, NS$], showing that the P300 component did not differ in the two age groups over the fronto-central sites. There was a main effect of study task [$F(1,24) = 5.09, p < .05$] and a main effect of laterality [$F(1,24) = 59.51, p < .0001$], suggesting that the amplitude of the P300 was greater for the lexical than the semantic condition, and at right than left electrodes. No other main effect or any interaction was statistically significant. By contrast, the ANOVA carried out on ERPs recorded over the parieto-occipital sites showed a main effect of age [$F(1,24) = 6.07, p < .05$]. The P300 component was higher in young than older participants. The main effect of study task [$F(1,24) = 11.12, p < .005$] and hemisphere [$F(1,24) = 39.28, p < .0001$] were both significant. The amplitude of the P300 component was higher in the lexical than semantic

condition and was lateralized in the right hemisphere. Interestingly, the effect of item type approached significance [$F(1,24) = 3.45, p < .07$], the P300 amplitude being higher for primed than unprimed items. This suggests that the priming effect could occur as early as the P300 latency. None of the interactions were significant.

In sum, ERP data showed a robust repetition effect for both age groups. This effect was located at parieto-occipital sites for the young adults, whereas in the older adults it was located at both parieto-occipital and fronto-central sites. The P300-like component was reduced at parieto-occipital sites in the older group.

3.5. Discussion

The aim of the present study was to investigate the effect of age on long-term repetition priming for words using a word-stem completion task under two encoding conditions (semantic and lexical). This study compared behavioural measures of repetition priming (number of completed words and response times for primed and unprimed words) and evoked potentials elicited by primed and unprimed items in young and older adults. The four main results of this study were: (1) both age groups showed robust priming effects (in terms of word-stem completion rates and ERP repetition effect); priming assessed by response times was not affected by level of processing, as lexical (shallow) and semantic (deep) encoding produced the facilitation effect; (2) Older participants showed higher levels of completion rates for primed words than young adults with the same educational level; (3) both groups showed ERP repetition effects at parieto-occipital sites, but only the older participants exhibited additional frontal activity; and (4) interestingly, the amplitude of the P300-like component was more positive-going at parieto-occipital sites in the young than in

the older participants for studied and unstudied words.

3.5.1. Priming effects were obtained in both young and older adults but were higher in the older adults

We expected the same level of priming effects in the two age groups. However, the older adults were significantly better and faster than the young adults in completing both primed and unprimed words. This could be explained by the fact that all the participants in the older adult group had a high level of education and had been engaged in complex work. They also obtained higher scores on the Mill-Hill test than the young adults indicating superior verbal abilities and word knowledge. A number of studies have linked sustained cognitive engagement and performing intellectually complex jobs throughout professional life to higher levels of cognitive functioning in old age (Park and Reuter-Lorenz, 2009; Schooler et al., 1999). As reported recently by Verhaeghen (2003) in a meta-analysis of 210 articles, old adults obtained significantly higher scores than young adults on vocabulary tests, including word-stem completion. Moreover, well designed studies conducted with very large samples have also shown improved crystallised verbal abilities across the lifespan compared to other mental abilities that showed a steady decline with age (see Park et al., 2002; Park and Reuther-Lorenz, 2009). Therefore, the higher priming rates of the older adults would be due to their higher verbal abilities rather than to an age effect².

The present findings are also in agreement with the results of a previous explicit memory study by our team (Osorio et al., 2009) in which the same verbal material was used, and in which the performance of a different group of older participants with a high level of education did not differ from that of young adults. Thus, it appears that some kind of

hierarchy is maintained: i.e. in the literature young people are generally observed to be better than older adults in explicit memory tasks, whereas they are equal to older adults in implicit memory tasks. However, in our previous study, older participants obtained a similar level of performance to young adults in a word-stem cued-recall task (Osorio et al., 2009), and in our present study, they had a higher level of performance on priming tasks.

Events for repetition priming as a form of implicit memory are difficult to disentangle from conscious retrieval of facts and events (declarative memory), as both types of information recovery tend to occur concurrently (Paller et al., 2003). It is widely acknowledged that the comparison between “old” (primed) and “new” (unprimed stimuli) is not sufficient to discard explicit contamination (Rugg and Allan, 2000). The entire pattern of results obtained in the present study does not allow to ruling out the contamination hypothesis of explicit memory in the present study. Indeed, the proportion of completed primed words was unexpectedly higher following a deep semantic encoding than a shallow lexical encoding. This finding is at odds with numerous previous studies in the literature showing that deep semantic encoding has no advantage over shallow lexical encoding (physical, structural) in implicit memory tasks for words as well for visual and haptic objects, (e.g., Ballesteros et al., 1999; Fay et al., 2005a,b,d; Jacoby and Dallas, 1981; Schacter et al., 1992) for Alzheimer’s disease patients (Gabrieli et al, 1994; Beaugard et al., 2001), and with cross-modal priming studies with young (e.g., Reales and Ballesteros, 1999; Richardson-Klavehn and Gardiner, 1996) and older adults (Ballesteros et al., 2009a). However, a similar priming effect on response times was observed whether participants were aware or not. Therefore, these results suggest that stem-completion priming reflects involuntary rather than voluntary retrieval, even though it is accompanied by awareness that the produced words are studied words (Fay et al. 2005 b). Neither the young nor the older adults would have used voluntary retrieval strategies

that could contaminate unintentional recovery of information. These findings suggest that not only young (Fay et al., 2005b, d; Richardson-Klavehn and Gardiner, 1995) but also older adults show priming that reflects involuntary retrieval. Our results are not in line with those of other researchers reporting that younger adults improved their performance on some implicit tests using explicit recovery strategies (e.g., Geraci, 2006; Mitchell and Bruss, 2003).

3.5.2. Age effects on topography of brain activity during word-stem completion

At the 400-800 msec time window, the ERP data support the hypothesis that the older group of participants recruited frontal regions to perform the word-stem completion task, in addition to the parieto-occipital areas generally recruited by young adults. This repetition effect was present in both encoding tasks. Two alternative explanations could account for this frontal repetition effect in the older adults. First, frontal activity could reflect the recruitment of areas devoted to verbal behaviour, such as Broca's area, and involved in semantic knowledge. This explanation is consistent with the finding of superior word knowledge in the older adults as assessed by their higher scores at the Mill Hill test. Second, our ERP results also showed a dramatic reduction in the P300 amplitude at parieto-occipital sites in older adults compared to the young participants. Thus, they are consistent with previous findings in the literature that increased activation in the prefrontal cortex may play a compensatory role for age-related deficits occurring in other brain regions (Park and Gutchess, 2005; Reuter-Lorenz, 2002; Reuter-Lorenz and Lustig, 2005). The additional compensatory frontal recruitment suggests a great flexibility and reorganization in neural networks with ageing (Park et al., 2007). Our results are consistent with the posterior-anterior shift hypothesis (Dennis and Cabeza, 2008) in older adults. The increased frontal activation with age has been interpreted as a marker of brain adaptation, the older adult brain compensating for declining

neural structures and function by recruiting frontal areas (Park and Reuter-Lorenz, 2009). Our results suggest that older adults compensate for their lower level of parieto-occipital functioning (as reflected by their smaller P300 amplitude at posterior sites) by recruiting anterior frontal sites as a mode of adaptation. The reduced P300 activity may reflect a deficit in working memory and/or a decrease in attentional resources. Older adults may use different strategies than young adults (Friedman, 2003; Park and Gutchess, 2005; Park and Reuter-Lorenz, 2009; Reuter-Lorenz, 2002). The frontal activity observed at the 400-800 msec time window in the older adults of the present study may compensate for such deficits and play a role in successfully maintaining word information in working memory. The frontal activity may reflect the maintenance of word representation in working memory in order to perform the task efficiently (Friedman, 2003).

Ageing is a diverse phenomenon, but a number of theoretical approaches and psychological theories, such as the “overall theory of successful (adaptive) psychological ageing” (Baltes et al., 2005), consider ageing as a dynamic set of gains and losses. Cognitive research has relied until very recently upon behavioural measures of cognitive performance (mainly accuracy and response time). However, recent advances in neuroimaging techniques have allowed the relationship between cognitive performance and brain activity to be investigated. Recent fMRI studies have consistently shown that older adults present a pattern of more bilateral recruitment in the frontal lobes than young adults (see Cabeza, 2002), which is accompanied by reduced activity in the occipito-temporal region (Davis et al., 2008; Park et al., 2004). This bilateral recruitment of anterior cortical regions in old age may be a way of compensating for early deficits in sensory processing areas (Grady et al., 1994; Gutchess et al., 2005; 2007). Both our behavioural and ERP data are congruent with the idea that older

individuals, at least those who are highly verbal, may “compensate” for the negative effects of ageing (Cabeza et al., 2002; Li et al., 2008; Park and Gutchess, 2005).

In sum, our behavioural results showed that the older adult group performed even better than the young group, despite a similar education level, and we can speculate that their high level of performance might have been achieved by recruiting different and more anterior brain regions than those recruited by the younger adults.

Acknowledgements

The research reported in this paper was supported by Integrated Action Spain-France Picasso grant 13576ZK to Viviane Pouthas and HF2006-0037 to Soledad Ballesteros. Dr. Pouthas was also supported by ANR-06-BLAN-0241-01. SB also acknowledges the support of the Comunidad de Madrid (MULTIMAG: 2006/BIO-170). The authors thank Jean Didier Lemarechal, Laurent Hugueville, Florence Bouchet and Jean-Claude Bourzeix for their technical assistance and José Manuel Reales for methodological advice. They also wish to thank all the participants, particularly the older adults, without whom this study could not have been conducted. Finally, we are very grateful to three anonymous reviewers for their thoughtful and very constructive comments that helped us to improve the article.

Footnotes

1. It should be highlighted that the segmenting of the wave forms happened during the test phase, so the awareness concerns the subjective feeling that participants experience at the time of retrieval. We did not record during the encoding phase, so we cannot infer the different strategies at encoding. In fact, the strategies could have been different at encoding. Nevertheless, the fact that an oriented task was proposed to the participants has probably limited the possibility to do other processing than the one required (lexical or semantic).
2. In our study, the age effect is unlikely to be due to a difference in Mill Hill scores between young and older adults. To address this issue, an ANCOVA was performed with the Mill Hill as a common predictor. When the Mill Hill is controlled, the age effect remains significant [$F(1,23) = 6.51, p = .02$] (even if the threshold is lower, in the ANOVA it was $p < .005$). Considering the ERPs, our main result (the interaction Old/New x Location x Age) remains statistically significant when scores on the Mill Hill were controlled.

CAPITULO 4

THE EFFECT OF AGE ON WORD-STEM CUED RECALL: A BEHAVIORAL AND ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDY

Alexandra Osorio ^{a, b}, Soledad Ballesteros ^b, Séverine Fay ^c and Viviane Pouthas ^a

^a CRICM Université P. and M. Curie
CNRS UMR-7225
Hôp. de la Salpêtrière, Paris, France

^b Department of Basic Psychology II, UNED, Madrid, Spain

^c UMR- CNRS 6234 CeRCA, Université François Rabelais, Tours, France

Osorio, A., Ballesteros, S., Fay, S. y Pouthas, V. (2009). The effect of age on word-stem cued recall: A behavioral and electrophysiological study. *Brain Research*, 1289, 56–68.

Abstract

The present study investigated the effects of aging on behavioral cued-recall performance and on the neural correlates of explicit memory using event-related potentials (ERPs) under shallow and deep encoding conditions. At test, participants were required to complete old and new three-letter word stems using the letters as retrieval cues. The main results were as follows: (1) older participants exhibited the same level of explicit memory as young adults with the same high level of education. Moreover older adults benefited as much as young ones from deep processing at encoding; (2) brain activity at frontal sites showed that the shallow old/new effect developed and ended earlier for older than young adults. In contrast, the deep old/new effect started later for older than for young adults and was sustained up to 1000 ms in both age groups. Moreover, the results suggest that the frontal old/new effect was bilateral but greater over the right than the left electrode sites from 600 ms onward; (3) there were no differences at parietal sites between age groups: the old/new effect developed from 400 ms under both encoding conditions and was sustained up to 1000 ms under the deep condition but ended earlier (800 ms) under the shallow condition. These ERP results indicate significant age-related changes in brain activity associated with the voluntary retrieval of previously encoded information, in spite of similar behavioral performance of young and older adults.

Key words: Aging, ERP old/new effect, Explicit memory, Deep/shallow encoding, Wordstem cued recall

4.1. Introduction

In the present study, we investigated the neural correlates of explicit memory by using a cued-recall word-stem completion task in a group of high performing older adults (with a high educational level and still professionally active), and we compared their behavioral and electrophysiological data with that of a group of young adults matched for years of education.

The word-stem cued-recall task has received much attention during the last two decades and has been widely used to assess explicit memory in behavioral (e.g., Richardson-Klavehn and Gardiner, 1995, 1996) and electrophysiological studies (e.g., Allan et al., 1996, 2000, 2001; Allan and Rugg, 1997, 1998; Angel et al., 2009; Fay et al., 2005c). The task involves two phases: study (encoding) and test (retrieval). In the study phase, participants are presented with a series of target words on which they generally have to perform a task which mainly implies either shallow (perceptual or lexical) or deep (semantic) processes. In the levels-of-processing paradigm, participants are oriented to engage in either shallow or deep encoding (Craik & Lockhart, 1972). Incoming words can be processed at different levels of analysis.

Shallow encoding (processing words based on their orthographic or phonemic components) leads to a fragile memory trace susceptible to rapid forgetting. In contrast, deep encoding (semantic or meaning based processing) leads to a more durable memory trace. After a brief interval, the test phase starts. In this part of the task, participants are

shown a series of threeletter word stems (e.g., SOL____) which they are asked to complete using the previously studied words (e.g., SOLEIL), in other words, they use the word stems as retrieval cues. Some of the word stems come from the previously studied list and some from an unstudied list. In short, participants are required to complete each stem with a studied word or, if this is not possible, with any suitable word that comes to mind.

4.1.1. Cognitive neuroscience of aging

Several recent theoretical approaches consider aging as a complex phenomenon better understood as a dynamic set of “gains” and “losses” (see Baltes et al., 2005). Cognitive research has relied until very recently upon behavioral measures of cognitive performance (mainly accuracy and response time). However, advances in electrophysiology and neuroimaging techniques have made it possible to investigate the relationship between cognitive performance and brain activity. Recent structural neuroimaging research suggests that the age-related decline of grey and white matter is greater in anterior brain regions than in more posterior regions (Raz et al., 2005; Dennis and Cabeza, 2008). These results correlate with behavioral findings showing larger performance declines in tasks mediated by the frontal lobes (see Park et al., 2002; West, 1996). Moreover, according to the HAROLD (hemispheric asymmetry reduction in older adults) model (Cabeza, 2002) functional imaging studies show a reduction in the asymmetry of brain activity in elderly adults. These consistent results suggest that increased activation in the prefrontal cortex and/or hemispheric asymmetry reduction play a compensatory role for age-related deficits in other brain regions, suggesting that older adults use different strategies than young adults

when performing difficult tasks (Park and Gutchess, 2005; Park and Reuter-Lorenz, 2009; Reuter-Lorenz, 2002; Reuter-Lorenz and Lustig, 2005).

An extensive literature suggests that aging is accompanied by a decline in episodic memory, i.e. the retrieval of an item accompanied by contextual information about the episode in which this item was encountered (e.g., Spencer and Raz, 1995; Zacks et al., 2000). By contrast, retrieval in semantic memory (knowledge of language, rules and concepts) is generally preserved in older adults (e.g., Balota et al., 2000; Mayr and Kliegl, 2000; Nessler et al., 2006). The term explicit memory refers to the conscious and intentional recollection of facts and episodes (e.g., Cabeza et al., 2005; Fleischman and Gabrieli, 1998; Nilsson, 2003; Park et al., 2002; Park and Gutchess, 2005). However, a large body of research has shown that with strong cues, recollection can be automatic (see, Richardson-Klavehn and Gardiner, 1995). Although there is considerable inter-subject variability (Duarte et al., 2006; Guillaume et al., 2009), episodic memory seems more vulnerable to aging than other forms of long-term memory such as implicit memory (e.g., Ballesteros and Reales, 2004; Ballesteros et al., 2007, 2008, 2009; Fleischman and Gabrieli, 1998; LaVoie and Light, 1994; Mitchell, 1989; Mitchell and Bruss, 2003; Osorio et al., in press) or familiarity-based recognition (e.g., Li et al., 2004; Yonelinas, 2001).

4.1.2. Age-related changes in ERP components of explicit memory

Recording the electrical activity at different brain sites using tin electrodes placed on the surface of the scalp is a very useful way to assess neural activity associated with

episodic memory retrieval (Fabiani et al., 2000). Studies of young adults have identified ERPs that dissociate explicit retrieval and recognition of recently encountered items from correct production and rejection of new items (“old/new effect”). The ERP old/new effect normally starts at 300 ms post-stimulus and lasts for several hundred ms post-stimulus. ERPs elicited by stems attracting explicit retrieval of studied items are modulated by a sustained positivegoing shift compared to those elicited by stems completed with unstudied words (Allan et al., 1996; Trott et al., 1999). Allan and Rugg (1997) interpreted this old/new effect (or cued recall effect) as a correlate of retrieval success associated with explicit memory. The old/new effect can be separated into three components: 1) an early frontal effect, starting at around 300 ms after stimulus onset, thought to reflect familiarity-based retrieval processes (Morcom and Rugg, 2004; Wegesin et al., 2002; Duarte et al., 2006; Ranganath, 2006); 2) a parietal old/new effect occurring between 300 and 800 ms which is maximal at left parietal sites in recognition tasks but which is not always lateralized in cued-recall tasks (Johnson, 1995; Rugg, 1995, for reviews). The authors linked this (left) parietal effect with retrieval of items and contextual information from memory, operations supported by the medial temporal system. 3) A late frontally distributed old/new effect, focused on right prefrontal sites presumably related to post-retrieval processes. Some age-related findings during the performance of explicit memory tasks suggest that the early frontal old/new effect and the left-sided posterior old/new effect are generally similar in young and older adults. By contrast, the later right-sided prefrontal old/new effect associated with the search and /or retrieval of item-contextual information (i.e. source memory) has been found to be either of the same magnitude in the two age groups (Li et al., 2004; Mark and Rugg, 1998; Morcom and Rugg, 2004), or smaller or even absent in the waveforms of older adults. The spared early frontal old/new effect is

consistent with intact familiarity-based memory performance observed in recognition tasks (see Yonelinas, 2001, for a review). The relative preservation of the posterior old/new effect has been interpreted as showing that medial temporal memory functions are not affected by normal aging but that the diminished late frontal old/new effect reflects impaired source memory mechanisms in the elderly (Friedman, 2000; Gutchess et al., 2007).

Moreover, it has been assumed that both behavioral and electrophysiological measures of explicit memory are sensitive to depth-of-processing manipulations at encoding. Allan et al. (1996, 2000) examined event-related potential correlates of word-stem cued recall for items studied under two different encoding conditions: a “shallow” task (to judge whether the vowels in each word were in alphabetic order) and a “deep” task (to judge whether the meaning of the word was pleasant or unpleasant). These authors failed to find differences in the scalp distribution of the retrieval ERP effects between the two encoding conditions. A possible explanation for this lack of difference could be that in these studies the encoding manipulation was a randomized variable which may not have allowed participants to reinstate at retrieval the cognitive operations engaged at encoding. Indeed, in two further studies by Rugg, Allan, and Birch (2000) and Fay et al (2005c), the encoding task was a blocked variable. Rugg et al (2000) showed differences between ERPs elicited by correctly classified old and new words (old/new effects) in two recognition memory test blocks, preceded in one case by a “shallow” study task and in the other by a “deep” task. Old/new effects varied in magnitude, being largest in the semantic condition. Scalp distributions also differed: for deeply studied words, the old/new effect resembled that found in previous ERP studies of recognition memory (parietal and right frontal

effects) whereas old/new effects for shallowly studied words were confined to a late-onsetting right frontal positivity. In Fay et al (2005c) results showed parietal and right frontal effects between 400–800 ms and 800–1100 ms poststimulus for deeply studied words whereas for shallowly studied words, the parietal old/new effect was absent in the latter latency window. ERPs associated with episodic retrieval differed qualitatively as a function of the encoding history of the retrieved information, the encoding manipulation being a blocked variable. Thus, participants may have adopted more obvious retrieval strategies specific to each class of item during each test block. In sum, when the words were presented in separate study/test blocks, there were temporal and topographic differences between old/new effects for shallowly and deeply encoded words (Rugg et al 2000; Fay et al, 2005c).

The main purpose of the present study was thus two-fold. First, we investigated the effect of age on cued-recall and the neural correlates of voluntary, intentional retrieval from explicit memory (the ERP old/new effect) among participants with a high level of education. Secondly, to date there is no ERP-aging studies on the effects of levels-of-processing. This is precisely what motivated the present study. Therefore, based on findings showing that electrophysiological and behavioral measures of explicit memory are sensitive to manipulations of depth-of-processing at encoding (Allan et al., 1996; Craik and Lockhart, 1972; Fay et al., 2005c; Reales and Ballesteros, 1999), we studied whether the effect of age on behavioral measures and neural correlates of explicit cued-recall could be modulated by the processing level (deep or shallow) at encoding.

4.2. Results

4.2.1. Behavioral Data

Table 4.1 summarizes the performance measures for each type of encoding task (lexical vs. semantic) and the baseline completion rate for young and older adult groups. The baseline is an estimate of the probability that the stem of a critical word will be completed with that word in the absence of prior study. The proportion of hits for stems of shallowly and deeply studied items were both significantly greater than the baseline completion rate in the two age groups (all $ps < 0.001$). The hit rate corresponds to the proportion of correct completions with old words that were correctly recognized as studied (hits). A mixed two-factor ANOVA was conducted on this variable with 2 Age group (young vs. old adults) x 2 Encoding task (lexical vs. semantic) as factors. The main effect of Age was not significant [$F(1,22) = 1.9, p = 0.18$]. There was a highly significant main effect of Encoding task [$F(1,22) = 64.92, p < 0.0001$], indicating that the hit rate was higher under the semantic (0.43) than the lexical encoding condition (0.25). No interaction was found between Age and Encoding [$F(1,22) = 0.009, p = 0.77$], suggesting that the effect of encoding was similar in the two age groups. The falsealarm rate was the proportion of completions with unstudied words falsely judged to be studied. Although the proportion of false alarms was higher for the older (0.06) than the young adults (0.03), the difference was not statistically significant [$F(1,22) = 2.62, p = 0.12$], probably due to large individual differences. The main effect of Encoding condition was significant [$F(1,22) = 7.50, p < 0.05$], but this factor did not interact with Age [$F(1,22) = 0.23, p = 0.63$]. There were more false alarms for lexically than semantically encoded words in both age groups. The ANOVA conducted on recognition accuracy (Pr: hits – false alarms) showed that Encoding

task was highly statistically significant [$F(1,22) = 68.90, p < 0.0001$], but neither the effect of Age [$F(1,22) = 0.25, p = 0.62$] nor the interaction between Age and Encoding were significant ($p = 0.89$), indicating that accuracy was higher for the semantic than for the lexical condition in both age groups. Response bias corresponds to false alarms/(1-recognition rate). The ANOVA conducted on this variable showed a marginal effect of age [$F(1,22) = 3.13, p = 0.09$] and no effect of Encoding [$F(1,22) = 2.49, p = 0.13$].

Interestingly, a marginally significant interaction between these two factors was found [$F(1,22) = 3.15, p = 0.08$]; t tests were performed to qualify this interaction. These analyses showed that older adults were more liberal than young adults in the semantic encoding condition ($t = 2.4, p < 0.05$), but there was no difference in the response bias of the two groups in the lexical condition ($t = -0.96, p = 0.34$).

The conditional probabilities of correctly recognizing a produced old word did not differ with Age [$F(1,22) = 1.45, NS$], but the effect of Encoding condition was highly significant [$F(1,22) = 91.10, p < 0.0001$], meaning that these probabilities were greater for semantic than for lexical encoding. No interaction was found between Age and Encoding [$F(1,22) = 0.001, NS$]. The new completion rate (when participants produced a word which was correctly recognized as new) did not differ as a function of Age [$F(1,22) = 1.68, NS$] or Encoding condition [$F(1,22) = 0.50, NS$].

Table 4.1

Performance measures for each age group on the semantic and the lexical encoding conditions.

	Young adults		Older adults	
	<i>(n = 12)</i>		<i>(n = 12)</i>	
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>
Lexical encoding				
Hits	0.23	0.06	0.27	0.11
False-Alarm	0.04	0.02	0.07	0.08
Pr (Hits – False Alarms)	0.19	0.09	0.20	0.17
Response Bias (Br)	0.14	0.06	0.19	0.20
Conditional probability of recognition	0.74	0.08	0.71	0.16
New completion	0.80	0.07	0.94	0.44
Semantic encoding				
Hits	0.41	0.05	0.46	0.13
False-Alarm	0.02	0.01	0.05	0.06
Pr (Hits – False Alarms)	0.39	0.06	0.40	0.19
Response Bias (Br)	0.08	0.04	0.20	0.17
Conditional probability of recognition	0.97	0.05	0.93	0.07
New completion	0.81	0.06	0.86	0.10
Baseline				
Completion rate	0.06	0.02	0.06	0.02

In summary, there was no age effect on performance measures. Moreover, as expected, performance was better for semantically than for lexically studied words in both age groups, suggesting that the effect of encoding condition did not differ between young and older adults.

The mean response times for each word type completion (old vs. new) under the two encoding conditions for young and older adults are shown in Table 4.2. The (2 x 2 x 2) mixed factor ANOVA conducted on Response times with Age group as between-subject factor and Item type and Encoding condition as within-subject factors showed a main effect of Age [$F(1,22) = 8.72, p < 0.05$], suggesting that older adults were significantly faster than young adults. The main effect of Item type was also significant [$F(1,22) = 51.37, p < 0.0001$], indicating that response times were faster for old than new words. Neither the main effect of Encoding condition [$F(1,22) = 0.02, NS$] nor the interaction between Age and Encoding condition were statistically significant [$F(1,22) = 2.40, NS$]. However, the interaction between Item type and Age was highly significant [$F(1,22) = 15.33, p < 0.001$]. Post-hoc Newman-Keuls tests showed that old words were faster than new ones for both groups ($p < 0.0001$ for young adults; $p < 0.05$ for older adults), but the difference between the two types of words was smaller for older than young adults (421 ms and 112 ms for young and older adults respectively). Moreover, the difference between the two age groups was 253 ms for old words and 562 ms for new words, which indicates that older adults were particularly faster than young adults in producing new words.

Table 4.2**Response times (ms) of each age group for each item type on the two encoding conditions.**

	Younger		Older	
	<i>(n = 12)</i>		<i>(n = 12)</i>	
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>
Lexical				
Old items	1225	317	881	308
New items	1562	441	1004	433
Semantic				
Old items	1121	173	917	339
New items	1590	420	1031	400

4.2.2. ERP Data

Figure 4.1 displays the grand-averaged ERPs at frontal and parietal sites evoked by stems completed with old and new words that were correctly identified as such, for young and elderly adults. Inspection of the waveforms suggests that there was a robust old/new ERP effect for young and older adults in both lexical and semantic encoding conditions. ERPs evoked by stems completed with old words elicited more positivity than those evoked by new words. The temporal course of the effect seemed to differ between the two age groups for both shallow and deep encoding conditions. Additionally, visual inspection of the waveforms and preliminary analyses suggested that the broad latency period of 400–1100 ms selected in the study with younger adults (Fay et al. 2005c) was also relevant for

examining the old/new effect in the elderly. Based on this visual inspection and the usual distinction of the old/new effects into frontal and parietal effects, analyses were therefore conducted separately for three time windows included in the latency period of 400–1100 ms (400-600 ms, 600-800 ms and 800-1000 ms) at frontal and parietal sites, respectively. For each time window an ANOVA was conducted with 2 Age group, 2 Item type, 2 Encoding condition and 2 Hemisphere, the first being a between-subject factor and the last three within-subject factors. Only effects that involved the Item type or Age factors, or any significant interaction that included one of these factors, are reported.

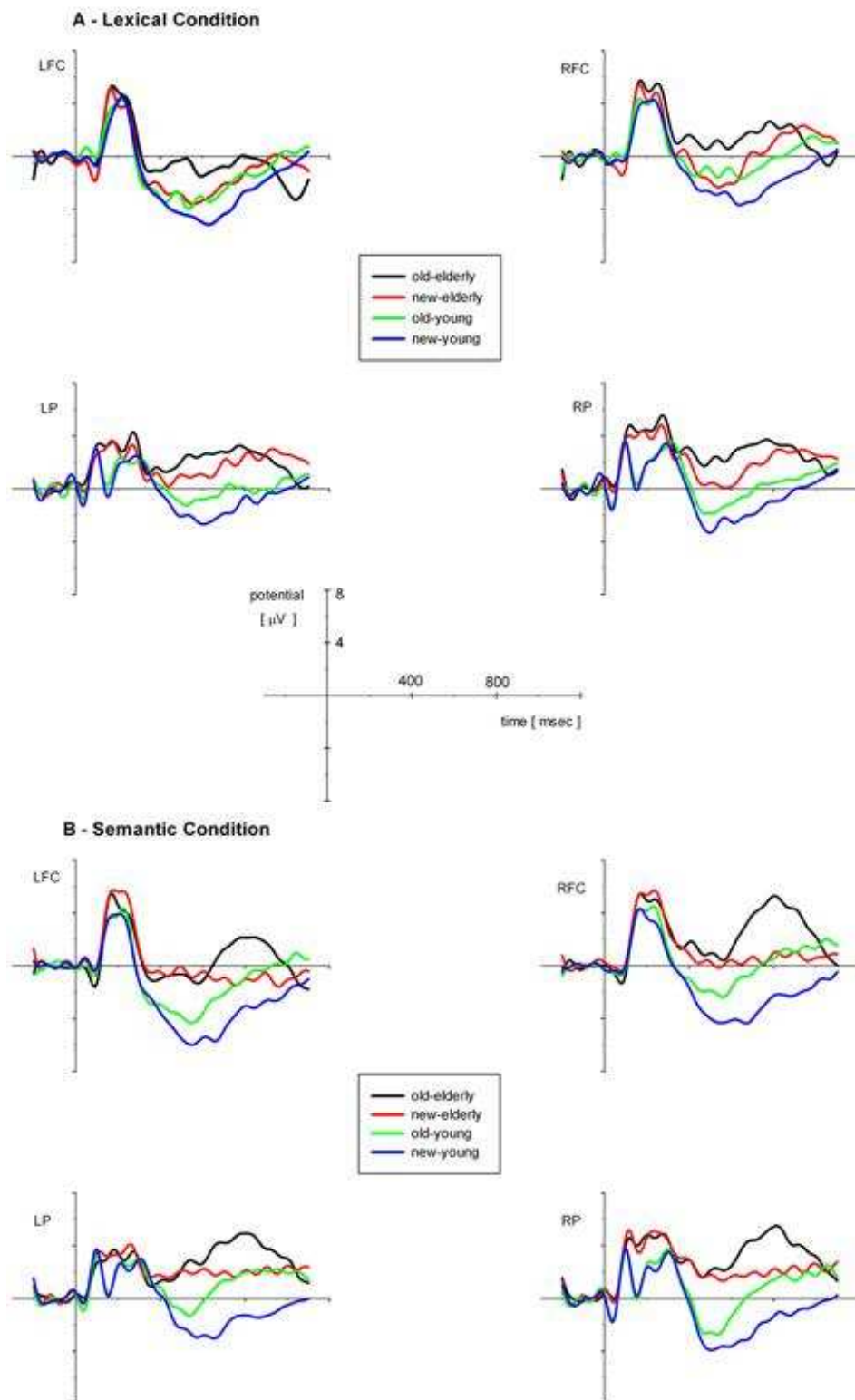


Figure 4.1. (A). Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems completed with studied (old) items, together with ERPs evoked by stems completed with unstudied

(new) items in the lexical encoding condition for both age groups. (B) Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems completed with studied (old) items, together with ERPs evoked by stems completed with unstudied (new) items under the semantic encoding condition for both age groups. Abbreviations: LFC, left frontocentral (F3, FC3); RFC, right frontocentral (F4, FC4); LP, left parieto-occipital (P3, P5); RP, right parieto-occipital (P4, P6).

4.2.2.1. ERP frontal old-new effect as a function of age and encoding task.

For the **400-600 ms** time window, the analysis showed a significant main effect of Item type [$F(1,22) = 15.68, p < 0.005$]. Interestingly, there was a significant three-way interaction between Age, Item type and Encoding condition [$F(1,22) = 6.64, p < 0.05$]. Post-hoc tests revealed that for the lexical encoding condition the old/new effect was only significant in the older group [$p < 0.001$], whereas in the semantic condition it was only significant in the young adults [$p < 0.05$].

For the **600-800 ms** time window, there was a significant old/new effect [$F(1,22) = 21.03, p < 0.005$]. The ANOVA also showed a significant interaction between Item type and Hemisphere [$F(1,22) = 11.66, p < 0.005$], indicating that the old-new effect was bilateral but larger over right (2.65 μV) than left sites (1.97 μV) in both age groups, while the two-way: Item type x Age and the three-way: Item type x Age x Hemisphere interactions were not significant.

For the **800-1000 ms** time window, the ANOVA showed that there was a significant old/new effect, [$F(1,22) = 17.79, p < 0.005$]. This effect interacted with Encoding task [$F(1,22) = 6.94, p < 0.05$]. At this latency window, post-hoc analyses showed that the

old/new effect was significant in the semantic condition [ddl=22, $p < 0.005$] but not in the lexical condition [ddl=22, $p = 0.36$]. Moreover, although there was no reliable three-way interaction (Age X Item type X Encoding condition) [$F(1,22) = 1.03$, $p = 0.32$], post-hoc tests showed that there was an old/new effect in the semantic encoding condition in both age groups (young adults, $p < 0.05$; older adults, $p < 0.005$), whereas in the lexical encoding condition the old/new effect was significant only for young adults (young adults, $p < 0.05$; older adults, $p = 0.67$). As for the 600-800 ms time window, the ANOVA showed an interaction between Item Type and Hemisphere factors [$F(1,22) = 4.71$, $p < 0.05$], suggesting the old/new effect was larger at right electrode sites. Post-hoc analyses showed that the old/new effect was bilateral, [ddl=22, $p < 0.005$] but larger over right (2.05 μV) than left electrode sites (1.7 μV).

In summary, at **frontal sites**, the lexical old/new effect developed and ended earlier for older than young adults. In contrast, the semantic old-new effect started later for older than young adults and was sustained up to 1000 ms in both age groups. Moreover, the results suggest that the old/new effect was bilateral but larger over the right than left electrode sites from 600 ms onward in both age groups.

4.2.2.2. ERP parietal old-new effect as a function of age and encoding task

For both the **400-600 ms** and the **600-800 ms** time windows, the analyses showed a highly significant old/new effect ([$F(1,22) = 14.09$, $p < 0.005$] and [$F(1,22) = 43.60$, $p < 0.0001$] for the 400-600 ms time window and 600-800 ms time window, respectively). For

these two latencies, there was neither a significant interaction between Item type and Age, nor a reliable interaction between these two factors and Encoding or Hemisphere factors. This suggests first that the old/new effect was not affected by aging, and secondly that for both age groups the old/new effect did not differ between the two encoding conditions or between the two hemispheres.

For **the 800-1000 ms** time window, the ANOVA revealed a main old/new effect [$F(1,22) = 15.58, p < 0.005$]. In contrast to the other two time windows, a significant interaction between Item type and Encoding was obtained. Post-hoc tests showed that only the semantic old/new effect was significant [ddl=22, $p < 0.005$]. Moreover, they indicated that there was an old/new effect in the semantic encoding condition in both age groups (young adults, $p < 0.0001$ and older adults, $p < 0.005$), whereas no significant old/new effect was found in the lexical encoding condition for either young ($p = 0.26$) or older adults ($p = 0.86$).

In summary, there were no differences **at parietal sites** between the two age groups: the old/new effect developed from 400 ms in both encoding conditions and was sustained up to 1000 ms in the semantic condition, whereas it ended earlier (800 ms) in the lexical condition. No asymmetry was found at parietal sites.

4.2.2.3. Early latency ERP component [N1] as a function of age and encoding task

Based on visual inspection of ERPs we conducted a three-way ANOVA for Age, Encoding condition and Hemisphere at the temporal window of the N1 component (latency period 150-200 ms) over parieto-occipital sites for both age groups. This analysis showed a significant main effect of Age [$F(1,22) = 8.20, p < 0.01$]. Neither other main effect nor any interaction reached significance. The results indicated that the amplitude of the N1 component in both encoding conditions was lower for the older than the young group (Figure 4.2).

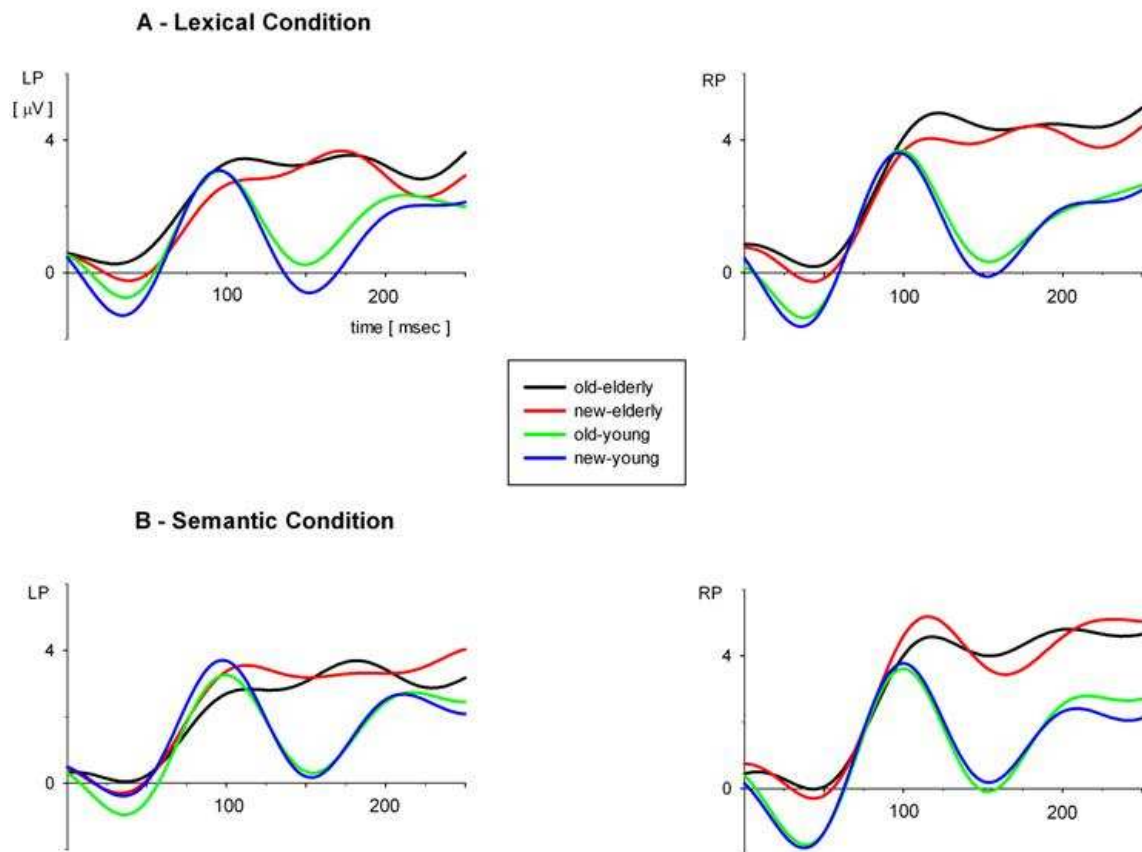


Figure 4.2. Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems at the temporal window of the N1 component over parieto-occipital sites. Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by stems completed with studied (old) items, together with ERPs evoked by stems completed with unstudied (new) items in the lexical encoding condition (A) and in the semantic condition (B) for both age groups at the temporal window of the N1

component over parieto-occipital sites. Abbreviations: LP, left parieto-occipital (P3, P5); RP, right parieto-occipital (P4, P6).

4.3. Discussion

This study was motivated by the lack of ERP-aging studies on the effects of levels-ofprocessing in explicit memory tasks. So, in the present study we investigated the effects of aging on behavioral cued-recall performance and the neural correlates of explicit memory using event-related potentials (ERPs) under shallow and deep encoding conditions. At test, participants were instructed to attempt to complete each stem with a studied item or with any suitable word if a studied word could not be retrieved. Participants were also required to judge whether or not the item appeared in the study list. Thus only completions by words that were explicitly recognized contributed to the “old” ERPs. The main results of the present study were: (1) older participants exhibited the same level of explicit memory as young adults with the same education level; (2) performance was better for semantically than lexically studied words in both age groups; (3) the two age groups showed a robust old/new ERP effect in both lexical and semantic encoding conditions; (4) at frontal sites, the temporal course of the effect differed between the two age groups: the lexical old/new effect developed and ended earlier in older than young adults, whereas the semantic effect started later for older than young adults and was then sustained up to 1000 ms in both age groups; (5) by contrast, there were no differences between the two age groups at parietal sites; and (6) interestingly, results showed that the amplitude of the N1 component was lower for the older than the young group in both encoding conditions. These results and their implications are discussed in more detail below.

4.3.1. Explicit cued-recall is maintained in highly educated and active older Adults

Behavioral results show that the episodic memory of highly educated and professionally active older adults, assessed by a verbal cued-recall test, did not differ from that of young adults. Our behavioral results are in agreement with several recently published results. For example, Guillaume et al. (2009), using visually famous faces, showed that episodic memory performance did not change before the age of 65. Similarly, Gutchess et al. (2007; see also Gutchess and Park, 2009), in a task consisting of recognition of scenes, did not find any age differences in the signal detection non-parametric measure A' when considering high confidence, low confidence, or all types of responses. Nessler et al. (2006) also showed that older adults performed as fast and as accurately as young adults. However, in a task very similar to the one used in the present study young adults performed more accurately than older participants (Angel et al., 2009). The discrepant results could not be explained by a different level of education which was also relatively high in Angels' study. Two explanations could thus be proposed. The first is that participants had been engaged in complex work and some of them were still professionally active (researchers or university professors). A higher level of cognitive functioning in old age has been related to cognitive engagement and performing intellectually complex jobs throughout professional life (Park and Reuter-Lorenz, 2009; Schooler et al., 1999). The second explanation is supported by the Mill-Hill scores which did not differ between age groups in Angel et al.'s study, whereas in the present study, scores were higher for older adults, indicating superior verbal abilities and general knowledge (see Daselaar et al., 2005). Furthermore, in a meta-

analysis of 210 articles, Verhaeghen (2003) reported that older adults obtained significantly higher scores than young adults on vocabulary tests, including word-stem completion, and that performance was better for semantically than lexically studied words in both age groups, suggesting that the effect of encoding condition does not differ as a function of age. Numerous studies have shown that semantic (deep) encoding normally produces better performance than lexical (shallow) encoding in subsequent memory tasks (Craik and Lockhart, 1972). In this word-stem recall task, semantic encoding increased the recall and recognition rates, in both elderly and young adults. This means that the elderly benefited as much as young adults from semantic encoding, suggesting that the preserved ability to encode words deeply enabled them to optimize their memory performance. One can even reason that older adults might have worse explicit memory in general. However, no age-related difference was found and older adults were faster in producing words in this verbal memory task probably because participants had superior verbal abilities. Despite the high performance of the older adults on the word-stem cued recall task, it is interesting to note that they exhibited a higher, though not significant, number of false alarms. Moreover, older adults tended to show a greater response bias than the young adults, particularly in the semantic condition. Similar findings have been reported in recent studies (e.g., Nessler et al., 2008; Guillaume et al., 2009; Gutchess and Park, 2009). For example, Guillaume et al. (2009) found that older adults had a more liberal response bias for the Know responses than the young adults and also reported that age was positively correlated with response bias. This tendency towards identifying items as previously studied might reflect a deficit of explicit memory or different strategies in the retrieval of verbal information. Nessler et al. (2008) interpreted this bias as a reaction of the elderly to their more impoverished memory traces and the lack of recollection. Gutchess and Park (2009) recently conducted three

experiments and found that aging exerts little influence on associative memory for complex pictures. Interestingly, they found that older adults committed more false alarms than young adults (Experiment 3). These findings suggest that picture memory remains relatively intact with age and that associative deficits do not characterize all types of memory loss with age. Neuropsychological studies of healthy elderly and patient populations point to impaired frontal function as underlying increased false alarms and difficulty distinguishing old from new items with age (Rubin et al., 1999; Swick and Knight, 1999).

Unexpectedly, older adults were faster than young adults, for both old and new words, which might reflect different retrieval strategies. Moreover, the difference between the two types of word was smaller for older than for young adults (421 ms vs. 112 ms for the young and older adults respectively). The older adults were particularly faster in producing new words. This could reflect the fact that the time dedicated to retrieval mechanisms was short, i.e. not prolonged when an studied word could not be recalled rapidly. Presumably, when the memory search was not successful, older adults abandoned it and quickly produced a new word. An alternative explanation could be that older adults were faster at word-stem cued recall because of their better vocabulary level that could have facilitated the access to the memory trace. So, the faster response times of older adults, contradictory with motor and cognitive slowing down usually associated with aging, might not be related to age per se but to superior verbal abilities.

4.3.2. Age-related changes on ERP old/new effect

First, it must be emphasized that the performance level was similar in both age groups; the number of events was equivalent in each condition, which gave strength to the statistical analyses of the ERP old/new effects. In order to obtain an equivalent performance in groups of young and older adults, some studies manipulated the number of study presentations and the difficulty of the tasks (Morcom et al., 2007). Here, in both equally performing age groups, ERPs elicited by stems which were completed by explicitly retrieved studied items were modulated by a sustained positive-going shift compared to those elicited by stems completed with unstudied words. This old/new effect (or cued-recall effect) has been interpreted as reflecting retrieval processes associated with explicit memory (Allan et al., 1996). At parietal sites, the old/new effect that is believed to reflect outputs of the medial temporal lobe (Wilding and Rugg, 1996) was similar in the two age groups. This is in line with Schacter and colleagues's conclusion (Schacter et al., 1996) that hippocampal activation reflects age-invariant memory processing. Moreover, in the present study, explicit cued-recall was the same for both age groups. The association between a spared parietal old/new effect and intact recollection has also been observed in high performing elderly adults (Duarte et al., 2006).

By contrast, the temporal course of the frontal old/new effect did differ between young and older adults in the two encoding conditions: the old/new effect began earlier in the older than in the young adult group in the lexical condition, and vice versa in the semantic condition. This difference might reflect different retrieval strategies in young and older adults (Schacter et al., 1996). Our results are also consistent with those reviewed by Friedman (2000) showing that the posterior old/new effect (approximately at 500-800 ms) obtained while participants performed direct explicit memory tests were equivalent in

young and older adults, whereas the later right-sided prefrontal old-new effect was smaller or absent in the waveforms of the older adults. In the present study it was shorter. The posterior effect has been associated with spared item retrieval mechanisms in the elderly, presumably supported by medial temporal lobe structures. Conversely, age affects the anterior old/new effect, suggesting that the mechanisms that support contextual retrieval, probably mediated by prefrontal cortical structures, are impaired in the elderly (Friedman, 2000; Gutchess et al., 2007). It must be noted that the cued-recall effect was not lateralized in the parietal regions. Other studies using word-stem completion tasks did not find any asymmetric parietally distributed difference between ERPs evoked by correctly identified old and new words. Allan and Rugg (1997) compared word-stem cued-recall and recognition memory tasks and concluded that the distribution of the ERP cued-recall effects appeared markedly more diffuse than that typically observed in recognition memory tasks. Interestingly, the time course of the frontal old/new effect differed markedly between the two age groups depending on the encoding condition. While we did not find any differences between young and older participants in behavioral performance, ERPs constitute a more sensitive measure than behavior for studying age-related changes in explicit retrieval.

In the young adults, the frontal effect was observed from 400 ms after stem onset in the semantic condition, whereas it only developed 600 ms after stem onset in the lexical condition; it was then sustained up to 1000 ms in both conditions. Conversely, in the older adults, the old/new effect under the lexical condition developed and ended earlier than in the young adults (400 ms and 800 ms respectively), whereas under the semantic condition it began later (600ms) than in the young adults but lasted up to 1000 ms, as in the young

group. Although there were differences between the temporal course of the frontal old/new effect exhibited by young adults and by high performing older adults, they were not directly related to cued-recall and probably reflected differences in retrieval strategies. It must also be emphasized that the frontal effect was bilateral but larger over the right than left electrode sites from 600 ms onward in both age groups. This suggests that two components of the frontal old/new effect might have overlapped: an early bilateral effect and a later rightlateralized one. This latter effect is consistent with the HERA (Hemispheric Encoding/Retrieval Asymmetry) model developed by Tulving et al. (1994) according to which, left prefrontal cortex (PFC) is more involved than right PFC in episodic memory encoding, whereas right PFC is more involved than left PFC in episodic memory retrieval. In recognition tasks, the early frontal effect has generally been interpreted as reflecting familiarity-based performance (Morcom and Rugg, 2004; Wegesin et al., 2002; Duarte et al., 2006; Ranganath, 2006). It is surprising that familiarity processing to retrieve information was enhanced in the lexical encoding condition and weak, delayed or absent in the semantic one for the older adults, whereas it seemed to be the reverse for the young age group, i.e. early familiarity processing was mainly observed in the semantic condition. This suggests that young and older adults relied on familiarity-based retrieval mechanisms in different conditions: the young adults based recollection on familiarity after deep encoding, i.e. when the memory trace was vivid and the contextual cues sufficiently numerous to check the retrieved information, whereas the older adults relied on familiarity when the trace was weaker, i.e. in the lexical encoding condition. The late right frontal effect has been associated with processing the products of a successful post-retrieval operation (see Wilding and Rugg, 1996). A decrease in the late frontal effect may be related to the decline in strategic and monitoring processes, as well as to age-related frontal lobe dysfunction

(Gutchess et al., 2007). However, there are too few ERP studies to reach a firm conclusion as to whether the mechanisms that support source memory, presumably mediated by prefrontal cortical structures, are impaired in the elderly. A tentative explanation of the present findings is that depending on whether the processing of words was shallow or deep at encoding, elderly adults used a strategy mainly based on familiarity or on context retrieval. In the lexical condition, the older adults could initially have retrieved words mainly relying on an automatic processing of surface attributes (which would have created a feeling of familiarity). This strategy allowed them: 1) to retrieve the item relatively easily, probably before looking for related contextual information; and 2) to perform as well as, or even faster than the young adults. In contrast, in the semantic condition they probably used a context-retrieval strategy.

This costly but efficient strategy would have given them the opportunity to retrieve more words than in the lexical condition and achieve a similar memory performance to that of the young adults. However, due to monitoring and strategic memory impairments, probably related to frontal lobe dysfunction, older adults tended to show more liberal response criteria than young adults.

4.3.3. Age effects on exogenous visual ERP component.

The amplitude of the N1 component under both encoding conditions was lower for the older than the young group. This finding is consistent with the majority of visual evoked potential (VEP) studies which have found decreased amplitude of early latency

components (P1, N1) with aging (Dustman and Snyder, 1981; Dustman et al., 1981; Snyder et al., 1981).

The lower VEP amplitude could be due to activation deficits, in accordance with fMRI data which provide evidence of diminished activity in primary visual cortices (Cabeza et al., 2004; Grady et al., 1994; Nielson et al., 2002; Park et al., 2004). Nevertheless, the behavioral decline in visual perceptual abilities with age (Baltes and Lindenberger, 1997; Spear, 1993) may be functional rather than structural (Spear, 1993; Ceponiene et al., 2008). Decreased exogenous visual ERP components may be the sign of compromised elementary perceptual processes and different attentional modulation of the early components. Park et al. (2004) reported less neural specialization for several stimulus categories in older adults compared to young adults, and decreased neural selectivity within the ventral visual cortex (the object recognition pathway). Recently, Park and Reuter-Lorenz (2009) have suggested that the pervasive increase of frontal activation with age is a mark of brain adaptation in response to the challenges posed by declining neural structures and function. Higher-order cognitive activity may compensate for inefficient perceptual processing (Cabeza et al., 2002; Czigler and Balazs, 2005). The cost of this increased load on cognitive processes may explain the delayed old/new effect in the semantic encoding condition, while in the lexical condition, the early frontal effect reflecting retrieval based on familiarity could have compensated for impaired perceptual information.

4.4. Conclusions

The present study showed that the episodic memory of highly educated and still professionally active older adults assessed with a verbal cued-recall test did not differ from that of young adults. Moreover, older adults benefited as much as young adults from deep processing at encoding. Both age groups completed more stems after deep than shallow encoding. Significantly, despite preserved episodic memory in the older adults, ERP results point to age-related changes in brain activity, particularly at frontal sites. Thus, the activity associated with item retrieval at parietal sites did not differ between the two age groups. By contrast, the temporal course of the frontal old/new effect did differ between young and older adults in the two encoding conditions: in the older adults the lexical old/new effect began earlier than in the young adults, and *vice versa* in the semantic condition. These differences might reflect different retrieval strategies: the elderly might use a strategy mainly based on familiarity in the lexical condition but rely on context retrieval in the semantic condition. These age-related changes in brain activity allowed the older adults to perform as well as the young adults in an episodic memory task.

4.5. Experimental Procedure

4.5.1. Participants

Fifteen right-handed older adults were recruited through advertisements sent via intranet to the personnel of research departments in the Hôpital de la Pitié-Salpêtrière (Paris). The study was approved by the French Ethical Committee on Human Research (CCPPRB, Hôpital de la Pitié-Salpêtrière) and the experiment was performed in accordance

with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki. All participants signed an informed consent form. Data from three participants were discarded because there were too few artifact-free trials in critical conditions. The mean age of the 12 remaining participants (8 females) was 63.8 years (range 60-70 years). All participants had French as their native language, and normal or corrected-to-normal vision. None had prior experience of the task.

Performances and ERP data were compared with those of 12 right-handed young adults (8 females, mean age 25.3 years, range 22-33 years). These data were originally published by Fay et al. (2005c). As shown in Table 4.3, level of education did not differ between the two age groups. The elderly participants obtained significantly higher scores than the young adults on the Mill-Hill vocabulary test. All the older participants obtained more than the critical score of 27 on the Mini Mental State Examination (Folstein et al., 1975), a screening tool for pathological cognitive impairment in aging, ensuring that none of them suffered from dementia. None of the participants were taking any medication that might have affected their brain activity.

Table 4.3

Demographic Characteristics and Neuropsychological Test Scores

	Younger (<i>n</i> = 12)		Older (<i>n</i> = 12)		<i>p</i>
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	
Age	25.33	3.08	63.75	3.55	
Years of education	16.42	1.38	16.08	1.37	NS
Mill-Hill	27.50	3.34	31.50	1.51	**
MMSE	-	-	29.83	0.39	

Note: Level of education did not differ between groups ($t(22) = .59$). Elderly participants obtained statistically higher scores than young adults on the Mill-Hill vocabulary test ($t(22) = -3.78, p < .01$). All elderly adults, screened for senile dementia using the MMSE test, obtained scores greater than 27. *M*: Mean; *SD*, Standard deviation; **: $p < .01$; NS, Non significant.

4.5.2. Design and procedure

Each volunteer participated in a single experimental session. The experimental design included one between-subject factor (Age: young and older adults) and one within-subject factor (Encoding task: lexical and semantic). It included several study/test blocks. Successive iterations of study/test phases were carried out in order to obtain enough events to allow for the averaging of event-related potentials (ERPs). Stimuli and procedure were the same as those used with the young adults (Fay et al., 2005c).

Participants performed a word-stem cued-recall task following two different encoding tasks (lexical or semantic). The lexical task involved counting the syllables of

each word, and the semantic task was to judge whether the meaning of the word was pleasant, neutral or unpleasant. The experiment consisted of six study/test blocks. The items were six- to ten-letter singular nouns presented visually. The 360-item pool was used to form six lists of 60 critical items for the six study/test blocks of the experiment. The test lists consisted of 60 word stems, 20 corresponding to items drawn from the non-studied word pool, and the remaining 40 to the 40 items presented at study. All stimuli were presented in upper case in white on a black background in the centre of a computer screen. The encoding task order was counterbalanced across participants. Participants were asked to complete each stem with a studied item, and failing that, to complete the stem with the first suitable word that came to mind. They were instructed to press a button as soon as they had found a suitable completion for the stem. This simultaneously put a marker on the EEG track, which, with the stimulus onset, allowed the response time to be computed. If no verbal response was provided immediately after the key press, the trial was excluded from the average. Each study phase started with a 1000 ms presentation of a fixation cross, followed immediately by a word presented in the centre of the screen for 500 ms. A period of 3000 ms was allocated for answering before the start of the next trial (Fig. 4.3A). The test phase also started with the presentation of a fixation cross for 1000 ms. The screen was then blanked for 120 ms, after which a word stem was displayed for 300 ms, centered on the position occupied by the fixation cue. The screen was then blanked for 2700 ms to allow for the response, after which a signal (xxx) was displayed for 300 ms to indicate that the trial was over. After a 2000 ms interval, the fixation cross reappeared to begin the next trial (Fig. 4.3B).

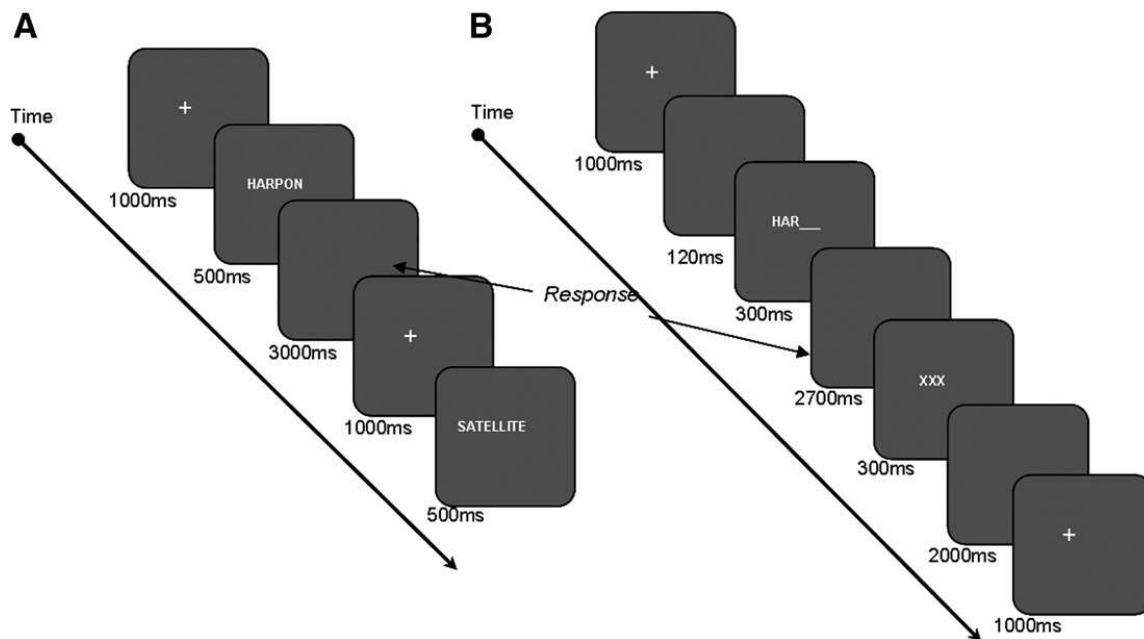


Figure 4.3. Illustration of the experimental design showing the sequence of events in each trial during the study phase (A) and the test phase (B).

4.5.3. EEG recording

The procedure for EEG and EOG recordings and artifact handling was the same as described in Fay et al. (2005c). Continuous EEG activity was recorded with tin electrodes mounted in an elastic cap (Electro-cap International) from 62 scalp sites of the extended 10–20 system. Electrode labeling was based on the standard nomenclature. Electrode impedance was kept below 5 k Ω . All scalp electrodes were off-line referenced to both earlobes. EEG and EOG were recorded continuously within a band-pass of .16 to 170 Hz and were A–D converted with 16 bit resolution at a sampling rate of 512 Hz.

In the test phase, ERPs were computed for each participant at all recording sites with epochs extending from 200 ms before onset of word presentation to 3000 ms after

onset. For each encoding condition, ERP correlates of explicit retrieval were analyzed by contrasting the ERPs for correctly completed and recognized stems (termed old) and those for stems completed with unstudied items given a correct recognition judgment (termed new). Instances in which a new word was produced when a study word could be recalled were not included.

The mean number of trials contributing to ERPs for the “old” and “new” item type in the lexical encoding condition was 27 (range = 11–58) and 38 (range = 23–53) for older and young adults respectively, and 44 (range = 11–70) and 37 (range = 18–50) for older and young adults respectively in the semantic encoding condition. The average potential in the 200 ms preceding stimulus presentation served as a baseline. Prior to averaging, each epoch was scanned for EOG and other artifacts. The averages were low-pass filtered below 12 Hz in order to increase the signal-to-noise ratio by eliminating the frequencies which were irrelevant to the measurements of interest. A selected subset of the full electrode montage was chosen to allow the magnitude of differences between item types to be assessed as a function of the anterior/posterior and hemisphere location of the electrode sites. ANOVAs were conducted on averages of paired electrodes. The selected sites were the same as those chosen in the study with young adults: they were located at lateral frontal (left: F3, FC3; right: F4, FC4) and lateral parietal (left: P5, P3; right: P4, P6) sites.

Acknowledgements

The research reported in this paper was supported by Integrated Action Spain-France Picasso grant 13576ZK to Viviane Pouthas and grant HF2006-0037 to Soledad Ballesteros. Dr. Pouthas was also supported by ANR-06-BLAN-0241-01. SB also acknowledges the support of the Comunidad de Madrid (MULTIMAG: 2006/BIO-170). The authors thank Jean Didier Lemarechal, Laurent Hugueville, Florence Bouchet and Jean-Claude Bourzeix for their technical assistance. They also wish to thank all the participants, particularly the older adults, without whom this study could not have been conducted.

CAPITULO 5

CONCLUSIONES

5.1. Efecto de la edad en la memoria implícita

El objetivo del presente trabajo, en lo que se refiere a la memoria implícita (ver Estudio 1), ha sido estudiar la influencia del envejecimiento sobre la memoria implícita evaluada a través del efecto de “facilitación” (o “priming” de repetición), con una orientación doble y complementaria: conductual y electrofisiológica. Para ello, hemos utilizado una tarea de compleción de trigramas en la que se manipuló el tipo de tratamiento de la información durante la fase de codificación del material verbal a dos niveles: superficial (o léxico) y profundo (o semántico). Se indicó a los participantes que debían completar cada trígama presentado durante la fase de prueba, con la primera palabra que les viniera a la mente. Al final de la fase de prueba se les pidió adicionalmente que indicaran si el ítem producido pertenecía a la lista de palabras presentadas. De esta forma, pudimos comparar tanto una serie de medidas conductuales del “priming” de repetición (tasa de palabras completadas y tiempos de respuesta para palabras antiguas y nuevas) como los potenciales evocados por los ítems antiguos y nuevos en adultos jóvenes y mayores con un elevado nivel de estudios.

Los cuatro resultados principales de este estudio han sido los siguientes:

1) Ambos grupos de edad mostraron efectos sustanciales de “facilitación” (en términos de tasas de compleción de palabras y en tiempos de respuesta). Asimismo, esta “facilitación” no se vió afectada por el nivel de procesamiento durante la codificación ya que ambos tipos de codificación de la información (superficial y profunda ó léxica y semántica, respectivamente) produjeron los mismos efectos de “priming”.

2) De manera inesperada los participantes mayores obtuvieron niveles superiores de “priming” conductual (con tasas de compleción superiores y tiempos de respuesta más rápidos) en comparación a los jóvenes que tenían niveles de educación equivalentes.

3) A nivel electroencefalográfico, tanto jóvenes como mayores mostraron efectos de repetición ERP en posiciones parieto-occipitales, pero solamente los participantes mayores mostraron una actividad frontal adicional.

4) Por ultimo, la amplitud del componente P300 fue más positiva en posiciones parieto-occipitales en los jóvenes que en los mayores, tanto para las palabras antiguas como para las nuevas.

Los resultados de este estudio han sido aceptados para su publicación en la revista Cortex, en un número especial sobre envejecimiento cognitivo.

5.1.1. Efectos de “priming” presentes tanto en jóvenes como en mayores, aunque más pronunciados en los mayores

Una de las hipótesis iniciales de nuestro trabajo fue la de encontrar un efecto de “priming” equivalente en ambos grupos de edad. Sin embargo, los adultos mayores fueron significativamente más precisos y más rápidos que los jóvenes a la hora de completar palabras tanto antiguas como nuevas. Una posible explicación a este resultado podría ser el alto nivel educativo de los participantes y el tipo de tarea verbal que realizaron. Los mayores obtuvieron también mejores resultados que los jóvenes en el test de vocabulario de Mill-Hill, lo que evidencia mejores habilidades verbales de su parte (Daselaar et al., 2005). Estudios anteriores han relacionado la actividad cognitiva sostenida a lo largo de la vida y la realización de trabajos intelectualmente complejos, con niveles de rendimiento cognitivo elevados a edades avanzadas (Park y Reuter-Lorenz, 2009; Schooler, Mulatu y Oates, 1999). Tal y como lo muestra el meta-análisis de Verhaeghen (2003) realizado con 210 artículos, los adultos mayores obtuvieron puntuaciones significativamente superiores a las de los jóvenes en tests de vocabulario, incluidas las tareas de compleción de palabras. Existen igualmente estudios que muestran la estabilidad de las habilidades verbales, en comparación con otras capacidades mentales que muestran un deterioro gradual con la edad (Park y Birge, 2002).

Los resultados del presente estudio confirman los de un trabajo anterior sobre la memoria explícita y el efecto de la edad (Osorio, Fay, Ballesteros y Pouthas, 2008; Osorio, Ballesteros, Fay y Pouthas, 2009) para el que se utilizó el mismo material verbal. En este trabajo, el nivel de rendimiento no se vio afectado por la edad cuando se compararon dos

grupos de edad con niveles de educación equivalentes. Parece ser que en relación con los resultados descritos en la literatura, nuestros resultados sugieren la existencia de cierta jerarquía en los niveles de actuación. La literatura describe que en tareas de memoria explícita los jóvenes obtienen, en general, mejores puntuaciones que los mayores; mientras que sus resultados en tareas de memoria implícita suelen ser equivalentes. En nuestros resultados, con pruebas de memoria explícita, el grupo de participantes mayores (de alto nivel intelectual y profesional) obtuvo un nivel de actuación similar al de los jóvenes (Osorio et al., 2008; Osorio et al., 2009) mientras que, con pruebas de memoria implícita, los mayores lograron niveles de actuación superiores (Osorio et al., in press). En otras palabras, en las pruebas de memoria implícita, se esperaba que los mayores mantuvieran un mismo nivel de actuación que los jóvenes, pero nuestros participantes mayores fueron mejores; y con pruebas de memoria explícita, con las que se esperaba que fueran peores, obtuvieron los mismos niveles de rendimiento que los jóvenes.

Los procesos de memoria implícita, en concreto el efecto de “priming” de repetición, son difíciles de disociar de la recuperación consciente de hechos y eventos (memoria explícita) dado que ambos tipos de recuperación de información tienden a darse de manera simultánea (Paller, Hutson y Boehm, 2003). Además, la comparación entre los estímulos estudiados o “facilitadores” (“antiguos”) y los no estudiados o “no facilitadores” (“nuevos”) no es suficiente para descartar posibles procesos de contaminación explícita (Rugg y Allan, 2000). Sin embargo, los resultados de esta Tesis sugieren que ni las medidas conductuales de “priming” verbal ni sus correlatos electrofisiológicos reflejan la recuperación explícita de información (lo que parecería excluir la hipótesis de contaminación de la memoria implícita con estrategias de recuerdo explícito).

En primer lugar y como era de esperar, los resultados conductuales, en términos de tiempos de respuesta y proporción de palabras completadas, no se vieron influenciados por el tipo de codificación. Nuestros resultados indican que la codificación semántica (profunda) produjo el mismo nivel de “priming” (facilitación) que la codificación léxica (superficial) tanto para jóvenes (Fay et al., 2005c) como para mayores. Este resultado es coherente con los de otros estudios publicados que han mostrado que la codificación semántica (profunda), en tareas de memoria implícita con estímulos verbales, visuales y hápticos (Ballesteros, Reales y Manga, 1999; Fay et al., 2005a; Fay et al., 2005b; Fay, Pouthas, Ragot y Isingrini, 2005d; Jacoby y Dallas, 1981; Schacter et al., 1992) no produce más facilitación que la codificación de tipo léxica (superficial). Nuestros resultados, por tanto, son congruentes con otras investigaciones que revelan que la codificación semántica tiene un efecto positivo en tareas de memoria explícita pero no en tareas de memoria implícita.

En segundo lugar, nuestros resultados sugieren que ni los jóvenes ni los mayores utilizaron estrategias voluntarias de recuerdo que pudieran contaminar la recuperación involuntaria de la información, dado que los datos (tanto en términos de tiempo de respuesta como en tasas de completación) no se ven modulados por el nivel de consciencia que tuvieron los participantes de haber producido un ítem antiguo. En otras palabras, obtuvimos un efecto de “priming” similar, (con tiempos de respuesta y tasas de completación equivalentes) independientemente de que los participantes fueran conscientes o no de haber producido una palabra estudiada. Estos resultados sugieren que no solamente los jóvenes (Fay et al., 2005b; Fay et al., 2005d; Richardson-Klavehn y Gardiner, 1995), sino que

también los mayores, muestran un efecto de facilitación, que podría ser el reflejo de la recuperación involuntaria. Nuestros resultados no corroboran las investigaciones que afirman que los adultos jóvenes mejoran sus niveles de actuación en pruebas de memoria implícita debido probablemente a que utilizan estrategias de recuperación explícita (ver Geraci, 2006; Mitchell y Bruss, 2003).

5.1.2. Efectos de la edad en la topografía de la actividad cerebral durante la compleción de trigramas

En la ventana temporal 400-800, los datos EEG demuestran que los participantes mayores utilizan el reclutamiento de regiones frontales adicionales para realizar la tarea de compleción de palabras, posiblemente en suplemento de las áreas parieto-occipitales, que parecen ser las únicas utilizadas por los jóvenes durante la realización de la tarea. En este intervalo temporal, el efecto “antiguo/nuevo” se presentó en ambas condiciones de codificación. Nuestros resultados son consistentes con otros resultados publicados que sugieren que el aumento de activación en el córtex prefrontal podría jugar un papel compensatorio de los déficits relacionados con la edad presentes en otras zonas cerebrales (Park y Gutchess, 2004; Reuter-Lorenz, 2002; Reuter-Lorenz y Lustig, 2005). Este reclutamiento frontal complementario, que ha sido interpretado como un marcador de la adaptación del cerebro durante el proceso de envejecimiento (Park y Reuter-Lorenz, 2009), sugiere la existencia de una gran flexibilidad y capacidad de reorganización de las redes neurales con la edad (Park, Gutchess, Meade y Stine-Morrow, 2007).

Por otra parte, nuestros resultados electrofisiológicos muestran además, en el grupo de los adultos mayores, una reducción importante de la amplitud P300 en posiciones parieto-occipitales, en comparación a los jóvenes. Esta reducción de la actividad P300 podría reflejar un déficit en la memoria de trabajo o bien una disminución de los recursos atencionales. Paralelamente, nosotros proponemos que la actividad frontal observada en los mayores en la ventana temporal 400-800 ms. podría compensar estos déficits y jugar un posible rol en el mantenimiento de la información verbal en la memoria de trabajo. En otras palabras, esta actividad frontal podría reflejar el mantenimiento de la representación de las palabras en la memoria de trabajo con el objetivo de realizar la tarea de manera más eficiente (Friedman, 2003).

Como ya hemos señalado anteriormente, el envejecimiento es un fenómeno muy heterogéneo que se caracteriza por una variabilidad interindividual superior en comparación a la de personas más jóvenes. El envejecimiento es considerado por un gran número de teorías psicológicas, entre otras la “teoría general del envejecimiento psicológico exitoso (adaptativo)”, como un conjunto dinámico de ganancias y pérdidas (Baltes, Freund y Li, 2005). Hasta muy recientemente, la investigación cognitiva ha dependido principalmente de medidas conductuales (principalmente precisión de la respuesta y tiempos de respuesta). Sin embargo, los avances recientes en las técnicas de neuroimagen han posibilitado la investigación de las relaciones entre los niveles de actuación en tareas cognitivas y la actividad cerebral correspondiente.

Estudios recientes de resonancia magnética funcional (*functional magnetic resonance imaging*, fMRI) han demostrado de manera consistente que los adultos mayores

presentan un patrón de reclutamiento cerebral más bilateral en los lóbulos frontales que los adultos jóvenes (Cabeza et al., 2002). Este patrón resulta acompañado frecuentemente de una actividad reducida en la región occipito-temporal (Davis, Dennis, Daselaar, Fleck y Cabeza, 2008; Park y Gutchess, 2004). En conjunto, este modelo de activación podría significar una forma de compensación de déficits tempranos en áreas cerebrales encargadas del procesamiento sensorial (Grady et al., 1994; Gutchess et al., 2005; Gutchess et al., 2007).

Por otra parte, nuestros resultados tanto conductuales como electrofisiológicos son congruentes con la idea de que los adultos mayores que tienen altos niveles de conocimientos verbales podrían preservar ciertas capacidades cognitivas y compensar los efectos negativos del envejecimiento gracias al reclutamiento adicional de otras áreas cerebrales (Cabeza et al., 2002; Li, Guo y Jiang, 2008; Park y Gutchess, 2004).

En este sentido, la hipótesis de la “reserva cognitiva” permite explicar la preservación de las capacidades cognitivas con la edad (Christensen, Anstey, Leach y Mackinnon, 2008). El concepto de “reserva cognitiva” (Satz, 1993) se propuso por primera vez en un modelo expresado en términos neuroanatómicos (número de sinapsis, volumen cerebral, etc.). Inicialmente esta hipótesis fue apoyada por observaciones que demostraron una relación positiva entre el tamaño del cerebro y el nivel de funcionamiento cognitivo en pacientes con enfermedad de Alzheimer. Los pacientes que presentaban una patología confirmada, pero con un alto peso cerebral y un elevado número de neuronas, manifestaron un rendimiento cognitivo equivalente al de los sujetos sin patología cerebral. Esta ausencia de manifestaciones clínicas fue atribuida a la extraordinaria capacidad de “reserva cerebral”

de estas personas (Katzman et al., 1988; Reynolds, Johnston, Dodge, DeKosky y Ganguli, 1999; MacLulich et al., 2002). Esta hipótesis fue propuesta en su origen para esclarecer la ausencia de relación directa entre la severidad del daño cerebral y su manifestación clínica, en el sentido de que, por ejemplo, algunos pacientes afectados con neuropatías importantes (generalmente asociadas con la demencia de Alzheimer) no presenten signos clínicos (Katzman, 1993; Stern, 2002). Dicho de otro modo, esta hipótesis supone que un alto nivel de "reserva cognitiva" podría constituir una forma de protección contra los efectos de una patología cerebral o contra los efectos paulatinos del envejecimiento normal (Cohen, 2000).

Más recientemente, Stern (2002) ha propuesto que se reconsidere de manera particular el concepto de "reserva cognitiva" referente a sujetos normales y a pacientes con daño cerebral. En este caso, la reserva cognitiva resulta redefinida como la capacidad de "reorganización" del uso de las redes cerebrales para optimizar el rendimiento. Esta reorganización de redes neurales permitiría el uso de diferentes estrategias cognitivas. La teoría de la "reserva cognitiva" se apoyaría así, sobre el desarrollo de mecanismos de compensación cerebral (uso de estructuras cerebrales o redes neurales que no son utilizados normalmente en el cerebro sano con el fin de compensar un déficit) y cognitivos (uso de estrategias cognitivas alternativas).

Por otra parte, la reserva cognitiva se relaciona con factores como el nivel de educación, el cociente intelectual premorbido, el nivel de vocabulario, la profesión y la actividad intelectual cotidiana. Sin embargo, en la actualidad no existe acuerdo acerca de la mejor manera de objetivizar el concepto de "reserva cognitiva". En cualquier caso, la hipótesis de la reserva cognitiva supone que un alto nivel de inteligencia o de educación, o

incluso un estilo de vida activo, constituyen capacidades de reserva susceptibles de proteger contra los efectos del envejecimiento normal o de ciertas patologías cerebrales (Cohen, 2000). En relación a la reserva cognitiva y al funcionamiento cognitivo durante el envejecimiento normal, la hipótesis de la “reserva cognitiva” propone que un alto nivel de reserva cognitiva (en la mitad de la vida), ejerce un rol “protector” retrasando el inicio del deterioro de ciertas funciones cognitivas o disminuyendo el efecto del envejecimiento, gracias a la capacidad de reorganización cerebral de los adultos mayores sanos de alto nivel. En otras palabras: un alto nivel de reserva cognitiva puede permitir una mayor capacidad de reorganización o de compensación cognitiva y cerebral, la cual daría lugar a un mejor mantenimiento del rendimiento cognitivo.

La hipótesis de la reserva cognitiva ha sido apoyada por varias observaciones recientes realizadas en estudios de neuroimagen cerebral que demuestran que en diferentes tipos de pruebas de memoria existe un nivel de activación neuronal bilateral más importante en los adultos mayores que en los jóvenes (Anderson, Iidaka, Kapur, Cabeza y Craik, 2000; Cabeza et al., 1997; Park, Polk, Mikels, Taylor y Marshuetz, 2001; Prull, Gabrieli y Bunge, 2000; Reuter-Lorenz, 2002; West, 1996; Raz, 2000; Raz et al., 2006) . Los resultados que demuestran una reducción de la asimetría hemisférica al nivel de las regiones prefrontales en las personas mayores han sido recogidos en el seno del modelo HAROLD, de « **H**emispheric **A**symmetry **R**eduction in **OL**Der adults » (Cabeza et al., 2002). El hecho de que una activación superior del hemisferio contralateral sea más marcada en las personas mayores que obtuvieron los mejores rendimientos en las pruebas cognitivas ha permitido interpretar estos resultados como la marca de un proceso neurocognitivo de compensación mediante la reorganización de las redes neurales.

5.1.3. Conclusiones

En resumen, nuestros resultados conductuales del Estudio 1 (Capítulo 3 de esta Tesis) han mostrado que en la tarea verbal de compleción de palabras no existe deterioro con la edad en el rendimiento cuando se compararon los niveles de actuación de dos grupos de edades con niveles de educación equivalentes; dándose el caso de que, el grupo de mayores logró mejores tasas de compleción y tiempos de respuesta más cortos que los jóvenes. Los resultados electroencefalográficos obtenidos permiten especular que los mayores alcanzan estos resultados gracias a mecanismos de reorganización cerebral y, en particular, al reclutamiento adicional de regiones cerebrales más anteriores.

5.2. Efecto del envejecimiento en la memoria explícita

El Estudio 2 de esta Tesis (Capítulo 4) ha investigado el efecto de la edad sobre la memoria episódica, también con un doble enfoque conductual y electrofisiológico. En este estudio utilizamos la misma tarea de compleción de palabras, bajo dos condiciones de codificación (profunda y superficial). La única diferencia fue que se variaron las instrucciones proporcionadas a los participantes. En este estudio evaluamos los correlatos neurales de la memoria explícita mediante el registro de potenciales evocados durante la fase de prueba de memoria. En esta fase del experimento, se pidió específicamente a los participantes que intentaran recordar las palabras estudiadas para completar los trigramas. En caso de que tuvieran dificultad para recordar, se les indicó que debían completar los

trigramas con la primera palabra que se les ocurriera. Una vez finalizada la fase de prueba, se les pidió adicionalmente que juzgaran si el ítem que habían producido pertenecía a la lista de palabras estudiadas. De este modo, solamente las compleciones con palabras estudiadas y que fueran, además, reconocidas como antiguas (estudiadas) contribuyeron a los potenciales evocados (PE) “antiguos” (“old”).

Los principales resultados de este experimento fueron los siguientes:

1) En la prueba de memoria explícita, en dos grupos de edades con niveles de educación equivalentes, los participantes mayores mostraron el mismo nivel de rendimiento que los jóvenes.

2) En ambos grupos de edad se obtuvieron mejores niveles de actuación cuando las palabras fueron estudiadas semánticamente que cuando fueron estudiadas de manera léxica.

3) Jóvenes y mayores mostraron un efecto “antiguo/nuevo” sustancial en las dos condiciones de codificación léxica y semántica.

4) Los resultados electroencefalográficos mostraron que en posiciones frontales el curso temporal del efecto “antiguo/nuevo” fue diferente en los dos grupos de edad. El efecto “antiguo/nuevo” léxico comenzó y terminó antes en los participantes mayores que en los jóvenes. Sin embargo, el efecto “antiguo/nuevo” semántico comenzó más tarde en los mayores que en los jóvenes. Para ambos grupos de edad se mantuvo activo hasta los 1000

ms. Por el contrario, en posiciones parietales no se detectaron diferencias de activación entre ambos grupos de edad.

5) En último lugar, la amplitud del componente N1 a nivel parieto-occipital en ambas condiciones de codificación fue menor en el grupo de los participantes mayores.

Los resultados de este estudio han sido publicados en la revista de neurociencias *Brain Research* (Osorio et al., 2009). En las próximas secciones discutiremos estos resultados y sus implicaciones.

5.2.1. El recuerdo guiado explícito se mantiene en adultos mayores de alto nivel de educación e intelectual cotidiano.

Los resultados conductuales obtenidos en el Estudio 2 han demostrado que la capacidad de memoria episódica, evaluada mediante una prueba verbal de recuerdo guiado, de un grupo de adultos mayores con elevado nivel de educación y profesionalmente activos no difiere de la de los adultos jóvenes. Estos resultados conductuales confirman los resultados obtenidos en otros estudios recientemente publicados en los que se han utilizado diversos tipos de tareas tales como tareas visuales con caras de personas famosas (Guillaume et al., 2009), o tareas de reconocimiento de escenas (Gutchess et al., 2007) en los que no se encontraron diferencias con la edad. Asimismo, Nessler et al. (2006) también han informado que los adultos mayores actuaban igual de rápido y con la misma precisión en sus respuestas como los adultos jóvenes.

Sin embargo, debemos señalar que en una tarea muy similar a la que hemos utilizado en nuestro estudio, los adultos jóvenes tuvieron un rendimiento significativamente superior al de los mayores (Angel, Fay, Bouazzaoui, Granjon y Isingrini, 2009). La discrepancia entre nuestros resultados y los descritos por Ángel y colaboradores creemos que no puede deberse a diferencias en el nivel educativo, dado que sus participantes y los nuestros presentaban niveles de educación equivalentes.

En un intento de explicación proponemos dos posibles alternativas. La primera se relacionaría con la relación descrita por diversos trabajos en la literatura entre los niveles altos de rendimiento cognitivo en edades avanzadas y la realización de trabajos intelectualmente complejos y que necesitan de un considerable esfuerzo mental (Park y Reuter-Lorenz, 2009; Schooler et al., 1999). Es oportuno señalar que la tarea verbal de compleción de palabras que hemos utilizado en este estudio exige un esfuerzo cognitivo considerable por parte de los participantes. Asimismo, en nuestro grupo de mayores participaron personas intelectualmente muy activas, que habían sido (o continúan siéndolo) investigadores o profesores universitarios.

La segunda posible explicación que proponemos se apoya en los resultados del test neuropsicológico de vocabulario Mill-Hill. En el trabajo de Ángel y colaboradores, los jóvenes y los mayores obtuvieron resultados equivalentes en las pruebas de nivel de vocabulario Mill-Hill (Angel et al., 2009). Sin embargo, en nuestro estudio los adultos mayores obtuvieron mejores puntuaciones en este tipo de prueba que los jóvenes, lo que indica habilidades verbales superiores en los mayores (Daselaar et al., 2005). En esta

misma línea, varios estudios demuestran que los adultos mayores obtuvieron mejores puntuaciones que los jóvenes en tests de vocabulario, incluidos los tests de compleción de trigramas (ver meta-análisis de Verhaeghen, 2003).

Por otra parte, en ambos grupos de edad, el rendimiento fue superior en el caso de las palabras estudiadas de manera semántica en comparación a la codificación léxica. Estos resultados son congruentes con los de numerosos estudios que demuestran que la codificación semántica produce normalmente mejores tasas de actuación que la codificación léxica (Craik y Lockhart, 1972). Nuestros resultados indican que el efecto del tipo de codificación no difiere con la edad y que los mayores de alto nivel de estudios se benefician al igual que los jóvenes de la condición de codificación semántica. Se podría decir entonces que los participantes mayores disfrutaban de una capacidad “preservada” de elaborar procesamientos profundos que les permite optimizar su rendimiento en estas pruebas de memoria explícita.

Conviene señalar que a pesar de los altos niveles de rendimiento, los adultos mayores mostraron un número mayor, aunque no significativo, de falsas alarmas (identificación incorrecta de los ítems nuevos como si hubieran sido estudiados). Los mayores presentaron la tendencia a mostrar un sesgo en sus respuestas mayor que el de los jóvenes, en particular para la condición semántica. Otros estudios recientes han encontrado resultados similares. Guillaume et al. (2009) encontraron que los adultos mayores en comparación a los jóvenes, tenían un sesgo más liberal para las respuestas “Know” (relacionadas con los procesos de “familiaridad”). Además, también encontraron que la edad correlaciona positivamente con el sesgo de las respuestas. Esta tendencia a identificar

erróneamente ítems nuevos como si hubiesen sido previamente estudiados podría corresponder, o bien a un déficit de memoria explícita, o bien a diferentes estrategias en la recuperación de la información verbal. Por otra parte, Nessler y sus colaboradores han interpretado este sesgo como una posible reacción de los mayores hacia un empobrecimiento inicial de su memoria y a las dificultades de recuperación de la información (Nessler, Johnson, Bersick y Friedman, 2008). Estudios neuropsicológicos realizados en diversos tipos de poblaciones de mayores apuntan a un déficit funcional frontal como una de las causas probables del incremento con la edad de falsas alarmas y del aumento en la dificultad de distinguir los ítems antiguos de los nuevos (Rubin, Van Patten, Glisky y Newberg, 1999; Swick y Knight, 1999).

Aunque no lo esperábamos, en este estudio los adultos mayores obtuvieron tiempos de respuesta más rápidos que los jóvenes, tanto para las palabras nuevas como para las antiguas. Esto podría reflejar el uso de estrategias de recuperación diferentes por parte de jóvenes y mayores. Es más, la diferencia de los tiempos de respuesta entre las palabras estudiadas y las nuevas fue menor para los mayores que para los jóvenes (421 ms. para los jóvenes *contra* 118 ms. para los mayores). Los mayores fueron particularmente más rápidos en el momento de producir palabras nuevas. Este resultado sugiere que cuando los mayores no podían recordar una palabra estudiada, el tiempo que dedicaban a los mecanismos de producción de una palabra nueva era más corto. Así pues, aparentemente cuando la búsqueda en la memoria no era exitosa los mayores la abandonaban y producían rápidamente una palabra nueva.

5.2.2. Influencia de la edad sobre el efecto “antiguo/nuevo”

En primer lugar es importante destacar que, además de que se obtuvieron niveles de rendimiento equivalentes entre ambos grupos de edad, el número de eventos registrados fue similar en cada condición de codificación, lo cual refuerza los análisis estadísticos correspondientes a los efectos “antiguo/nuevo” de los potenciales evocados. Por otra parte, en algunos estudios publicados, para eliminar las diferencias en los niveles de rendimiento y conseguir equiparar los niveles de actuación de ambos grupos de edad se ha tenido que manipular sea el número de presentaciones de los ítems, sea la dificultad de las tareas y/o el tiempo permitido para realizarlas (Morcom, Li y Rugg, 2007). En nuestro trabajo dicha equivalencia en nivel de rendimiento tuvo lugar de manera natural, sin realizar ningún tipo de manipulación entre los grupos de edad de alto nivel intelectual y de estudios.

Los resultados electrofisiológicos obtenidos en esta investigación indican que en posiciones parietales el efecto “antiguo/nuevo”, normalmente relacionado con la actividad cerebral proveniente del lóbulo temporal medial (Wilding y Rugg, 1996), fue similar en ambos grupos de edad. Estos resultados son coherentes con las investigaciones que sugieren que la activación hipocámpica refleja procesamientos de memoria invariables (Schacter, Alpert, Savage, Rauch y Albert, 1996). Asimismo, como ya se ha mencionado, en el presente estudio el nivel de rendimiento resultó ser equivalente entre ambos grupos de edad. La combinación de la conservación del efecto “antiguo/nuevo” parietal y una recuperación invariable con la edad también se ha observado anteriormente en adultos con elevados niveles de actuación cognitiva (Duarte et al., 2006).

Por el contrario, el curso temporal del efecto “antiguo/nuevo” *frontal* sí fue diferente entre ambos grupos de edad y según las dos condiciones de codificación. En la condición léxica, el efecto “antiguo/nuevo” comenzó antes en los mayores que en los jóvenes mientras que en la condición semántica ocurrió lo contrario. Esto es, el efecto comenzó antes en los jóvenes que en los mayores. Estas diferencias podrían corresponder al uso de estrategias de recuperación diferentes en jóvenes y mayores (Schacter et al., 1996).

Nuestros resultados concuerdan con los revisados por Friedman que demuestran que el efecto “antiguo/nuevo” *parietal* (aproximadamente a 500-800 ms), obtenido también en pruebas de memoria explícita, es semejante en jóvenes y mayores (Friedman, 2000). Al contrario, el efecto “antiguo/nuevo” *prefrontal derecho* más tardío es más pequeño o incluso está ausente en las ondas de los adultos mayores. En nuestro estudio, este efecto es más breve en los mayores que en los jóvenes. El efecto *frontal* derecho tardío se ha relacionado con el procesamiento de los productos de la recuperación exitosa u operación post-recuperación (Wilding y Rugg, 1996). Se ha propuesto que una disminución en el efecto frontal tardío podría estar relacionada con el deterioro de los procesos estratégicos y de control, así como con posibles alteraciones producidas durante el envejecimiento en el lóbulo frontal (Gutchess et al., 2007).

En resumen, el efecto *parietal*, frecuentemente identificado con mecanismos de recuperación voluntaria de los ítems que sería presumiblemente controlado por estructuras del lóbulo temporal medial, estaría conservado en los adultos mayores mientras que el efecto “antiguo/nuevo” *frontal* si resulta afectado durante el envejecimiento. Esto sugiere

que los mecanismos que soportan la recuperación contextual, basados probablemente en estructuras corticales prefrontales, presentan modulaciones durante el envejecimiento (Friedman, 2000; Gutchess et al., 2007).

Por otra parte, hay que señalar que el efecto “antiguo/nuevo” no aparece lateralizado en las regiones parietales. Es importante señalar que otros estudios que utilizaron tareas de compleción de trigramas tampoco han encontrado diferencias de distribución parietal asimétrica entre ambos grupos de edad. Allan y Rugg (1997) compararon tareas de recuerdo guiado de compleción de trigramas y tareas de reconocimiento y llegaron a la conclusión de que la contribución de los efectos de recuerdo guiado aparecía de una manera más difusa que lo que típicamente se observa en tareas de memoria de reconocimiento. Es interesante volver a señalar que en el presente estudio, el curso temporal del efecto “antiguo/nuevo” frontal difiere marcadamente entre ambos grupos de edad dependiendo de la condición de codificación. Dado que no obtuvimos diferencias conductuales en el rendimiento entre los participantes jóvenes y mayores, podemos afirmar que los potenciales evocados constituyen una medida que nos permite un estudio más detallado de los cambios en la recuperación explícita relacionados con el envejecimiento.

Así pues, los datos EEG obtenidos indican que en los adultos jóvenes el efecto *frontal* se observó en la condición semántica ya desde los 400 ms. después de la presentación del estímulo mientras que en la condición léxica no aparece hasta los 600 ms. En ambas condiciones, permanece activo hasta los 1000 ms. En los adultos mayores el efecto “antiguo/nuevo” en la condición léxica comienza (400 ms.) y termina (600 ms.), antes que para los jóvenes. Por el contrario, en la condición semántica empieza más tarde

(600 ms.) que en los jóvenes (400 ms.) pero permanece, como para los jóvenes, hasta los 1000 ms en la región parietal. Ver Tabla 5.1.

Tabla 5.1. Resumen de las características principales (ventanas temporales de significatividad y hemisferios (R: Right; L: Left)) del efecto “antiguo/nuevo” en los potenciales evocados por la prueba en memoria explícita.

	Jóvenes		Mayores	
	Frontal	Parietal	Frontal	Parietal
Léxica	Bilateral 600-1000	Bilateral 600-800	Bilateral 400-600	Bilateral 400-600
Semántica	Bilateral 400-1000	Bilateral 400-1000	R: 400-1000 L: 800 -1000	Bilateral 600 - 1000

Hay que subrayar también que en los mayores el efecto “antiguo/nuevo” *frontal* en la condición semántica resultó inicialmente lateralizado a la derecha entre 400-800 ms, (a partir de 800-1000 ms. el efecto “antiguo/nuevo” fue bilateral). Esto sugiere que dos componentes del efecto “antiguo/nuevo” *frontal* podrían haberse superpuesto: un efecto temprano, lateralizado a la derecha y uno bilateral más tardío. Este resultado concuerda con el modelo de asimetría hemisférica para la codificación y la recuperación (modelo “HERA”), desarrollado por Tulving y colaboradores (Tulving, Kapur, Craik, Moscovitch y Houle, 1994).

En tareas de “reconocimiento” el efecto frontal temprano ha sido interpretado generalmente como el reflejo de la actuación basada en la “familiaridad” (Morcom y Rugg,

2004; Wegesin, Friedman, Varughese y Stern, 2002; Duarte et al., 2006; Ranganath, 2006). En este sentido, resulta sorprendente que en el grupo de participantes mayores los procesamientos de “familiaridad” para recuperar la información se vean favorecidos por la condición de codificación léxica y resulten más atenuados o incluso estén ausentes en la condición semántica. Por el contrario, parece que en los jóvenes el procesamiento temprano basado en la “familiaridad” no se observa más que en la condición semántica. Todo esto sugiere que los jóvenes y los mayores se sirvieron de los mecanismos de “familiaridad” en condiciones de codificación diferentes. Los jóvenes basaron la recuperación en la “familiaridad” después de una codificación profunda; esto es, cuando el rastro dejado en la memoria era profundo y las pistas contextuales lo suficientemente numerosas para poder después corroborar la información recuperada. Por el contrario, los mayores se sirvieron de la “familiaridad” cuando el rastro en la memoria era presumiblemente “menor” durante la codificación léxica.

En un intento de explicación de estos hallazgos, podemos aventurar que dependiendo de si el procesamiento de las palabras fue “superficial” o “profundo” durante la fase de codificación, los adultos mayores utilizaron una estrategia basada principalmente ya sea en la “familiaridad” ya en la “recolección” de la información y del contexto. En la condición léxica puede que los adultos mayores hayan recuperado las palabras en un principio basándose principalmente en un procesamiento automático de los atributos superficiales (lo que podría haber creado un sentimiento de “familiaridad”). Dicha estrategia les habría permitido: (1) recuperar el ítem de una manera relativamente sencilla, probablemente antes de tener que buscar su información contextual asociada; y (2) alcanzar un nivel de rendimiento equivalente e incluso más rápido que el de los jóvenes. Por otra parte, en la

condición semántica, estos adultos mayores habrían utilizado probablemente una estrategia de “recuperación del contexto”. Esta estrategia costosa, pero también eficiente, les ofrecía la oportunidad de recuperar más palabras que en la condición léxica, haciendo que su actuación conductual fuera equivalente a la de los jóvenes. De todos modos, debido probablemente a déficits de control de la información recuperada relacionados con alteraciones del lóbulo frontal, los adultos mayores tuvieron tendencia a mostrar criterios de respuesta más liberales que los jóvenes.

Desafortunadamente, todavía no existen suficientes estudios que hayan utilizado la técnica de los potenciales evocados que permitan establecer una conclusión firme acerca de si los mecanismos que soportan determinados tipos de procesamientos mnésicos (presumiblemente mediados por estructuras corticales prefrontales) se encuentran afectados con la edad.

5.2.3. Efectos de la edad en la componente visual exógena de los potenciales evocados.

La amplitud del componente N1 en ambas condiciones de codificación fue menor en el grupo de los adultos mayores. Este hallazgo es consistente con la mayoría de los estudios con Potenciales Evocados Visuales (VEP - *Visual Evoked Potentials*) que han encontrado una disminución de la amplitud de las respuestas de latencia temprana (P1, N1) en función de la edad (Dustman y Snyder, 1981; Dustman, Snyder y Schlehuber, 1981; Snyder, Dustman y Shearer, 1981). Varios estudios que han utilizado fMRI han mostrado una disminución de la actividad en la corteza visual primaria. De aquí que se haya propuesto que una amplitud menor de los potenciales evocados visuales podría deberse a déficits de

activación general (Cabeza et al., 2004; Grady et al., 1994; Nielson, Langenecker y Garavan, 2002; Park et al., 2004).

En cualquier caso, el deterioro de las facultades perceptivas visuales durante el envejecimiento (Baltes y Lindenberger, 1997; Spear, 1993) podría ser funcional más que estructural (Spear, 1993; Ceponiene, Westerfield, Torki y Townsend, 2008). La disminución de los componentes exógenos visuales de los potenciales evocados podría significar procesos perceptivos comprometidos y modulaciones atencionales de los componentes tempranos diferentes. Park y colaboradores (Park et al., 2004) han descrito una menor especialización neural para varias categorías de estímulos en los adultos mayores en comparación a los jóvenes, así como una menor selectividad neural al interior del córtex visual ventral (el circuito de reconocimiento de objetos). Recientemente, Park y Reuter-Lorenz (2009) han propuesto que el aumento generalizado de actividad *frontal* con la edad es un marcador de la adaptación del cerebro en respuesta a los desafíos lanzados por el debilitamiento de ciertas estructuras y funciones neurales. La actividad cognitiva de nivel superior podría compensar el procesamiento perceptivo ineficiente (Cabeza et al., 2002; Czigler y Balazs, 2005). El coste de este incremento de carga en los procesos cognitivos podría explicar el efecto “antiguo/nuevo” retardado en la condición de codificación semántica, mientras que, en la condición léxica, el efecto frontal temprano, que refleja la recuperación basada en la familiaridad, podría haber compensado una información perceptiva alterada.

5.2.4. Conclusiones

En el presente trabajo de investigación sobre el efecto de la edad en la memoria episódica hemos encontrado que en los adultos mayores de alto nivel educativo, la memoria explícita evaluada con una prueba verbal de recuerdo guiado no se diferenció de la de los adultos jóvenes. Asimismo, los mayores se beneficiaron en la misma medida que los jóvenes del procesamiento profundo durante la fase de codificación. Ambos grupos de edad completaron más trigramas después de una codificación profunda (o semántica) en comparación a la codificación superficial (o léxica). Es importante señalar que a pesar de que la capacidad de la memoria episódica se encontró preservada en los mayores, los resultados electroencefalográficos revelan cambios relacionados con la edad en la actividad cerebral, en particular en posiciones frontales. En las regiones parietales la actividad neural asociada con la recuperación de los ítems resultó ser similar en los dos grupos de edad.

Por el contrario, el curso temporal del efecto “antiguo/nuevo” *frontal* difirió entre los jóvenes y los mayores en las dos condiciones de codificación. Esto es, en la condición léxica en los adultos mayores el efecto “antiguo/nuevo” comenzó antes que en los jóvenes y se dio el caso contrario en la condición semántica. Estas diferencias podrían corresponder a estrategias de recuperación diferentes entre ambos grupos: los mayores, en la condición léxica, podrían estar utilizando una estrategia de recuerdo basada principalmente en la “familiaridad” mientras que en la condición semántica se basarían en la “recuperación del contexto”. Igualmente, los cambios con la edad descritos en la actividad cerebral, podrían

estar facilitando el logro en los participantes mayores de tasas de rendimiento equivalentes a las de los jóvenes en una tarea de memoria episódica.

5.3. Promoción de la salud mental para un envejecimiento óptimo

Para la promoción de un envejecimiento saludable resulta necesaria una mejor comprensión tanto de los cambios que ocurren durante el envejecimiento cognitivo, como del impacto que las conductas sanas y de bienestar pueden ejercer en dicho envejecimiento. Este apartado se propone examinar algunas de las alternativas existentes para incrementar o fortalecer un envejecimiento de “calidad”.

Aunque parece estar bien establecido que durante el envejecimiento la memoria empieza a sufrir fallos recurrentes: la capacidad de almacenamiento, de procesamiento y de manipulación de la información disminuye; resulta intrigante el saber por qué mientras algunas personas mayores presentan déficits pronunciados en funciones como la percepción, la atención y la memoria, otras alcanzan niveles de actuación, tan buenos o a veces mejores que los de los adultos más jóvenes. ¿Qué podría explicar el envejecimiento óptimo (o exitoso) descrito en algunas personas, comparadas con otras que sufren de graves afecciones cognitivas?

La investigación en neurociencia cognitiva del envejecimiento no ha aportado aún respuestas definitivas. Sin embargo, se sabe con certeza que los cambios ocurridos en el cerebro de una persona mayor están mucho más diversificados de lo que inicialmente se

pensaba. El cerebro es mucho más flexible y adaptable. Con la edad, el cerebro continúa generando nuevas células nerviosas y haciendo uso de otras regiones, lo que resulta en una reorganización de las distintas interconexiones neurales a lo largo de la vida del individuo. Durante el envejecimiento el cerebro sufre un proceso de reducción de volumen, pierde gradualmente células nerviosas y procesa la información más lentamente. Sin embargo, algunos aspectos de la función cognitiva parece que se encuentran preservados con la edad. Por ejemplo, estudios recientes sobre el efecto de la edad en el riesgo y en la toma de decisiones no han encontrado diferencias con la edad en comportamientos relacionados con la salud y las finanzas (Kennedy y Mather, 2007). Aunque los cambios en las funciones cognitivas que ocurren durante el envejecimiento sugieren, por ejemplo, que los procesos cognitivos relacionados con la toma de decisiones también se deterioran con la edad, no siempre es éste el caso (Peters, Hess, Västfjäll y Auman, 2007; Kovalchik, Camerer, Grether, Plott y Allman, 2005). En este mismo sentido, Kovalchik y sus colaboradores, en un estudio reciente también sobre la toma de decisiones postulan que el exceso de confianza de los adultos jóvenes afecta en alto grado la toma de decisiones en comparación a las personas mayores, que parecen haber aprendido a hacer uso de la experiencia vivida para atenuar el exceso de confianza económica (Kovalchik et al., 2005). De este modo, los mayores se comportan en cierto sentido como “expertos” y tienen creencias más acertadas acerca de sus limitaciones y de sus niveles de conocimientos.

Como hemos mencionado anteriormente, existe abundante evidencia en la literatura que muestra que en las personas mayores el tratamiento de la información se hace de manera diferente a como lo hacen los adultos más jóvenes. Durante la realización del mismo tipo de tareas cognitivas, las personas mayores muestran activaciones de regiones

cerebrales distintas a las que muestran los jóvenes (Cabeza et al., 2002; Park, Polk, Mikels, Taylor y Marshuetz, 2001). Por ejemplo, cuando los participantes realizan tareas cognitivas que requieren del buen funcionamiento del córtex frontal, como ocurre en tareas de identificación de caras o de recuerdo de palabras, las técnicas de neuroimagen han demostrado la existencia de diferencias relacionadas con la edad en relación con las áreas cerebrales implicadas. En algunos casos, los mayores utilizan áreas cerebrales adicionales dentro de la misma región cerebral a las utilizadas por los adultos jóvenes. Tal es el caso de la activación bilateral del lóbulo prefrontal, en lugar de la activación lateralizada a la izquierda propia del grupo de los jóvenes. En otros casos, los mayores muestran activaciones de las mismas áreas cerebrales activadas por los jóvenes más ciertas activaciones de otras regiones cerebrales adicionales no relacionadas. Finalmente, las personas mayores algunas veces utilizan regiones que son completamente distintas de aquellas utilizadas por los jóvenes durante la realización del mismo tipo de tarea (Reuter-Lorenz y Cappell, 2008). Así pues, la literatura sugiere que la actividad cerebral no disminuye simplemente con la edad sino que se reorganiza reinstaurando nuevas conexiones que resultan en una facilitación o en una pérdida en los niveles de rendimiento de los mayores.

Por otra parte, la investigación ha demostrado que del mismo modo que ciertos tipos de actividad física y cierto tipo de hábitos alimenticios favorecen la constitución de un cuerpo sano, las distintas pautas de conductas y de hábitos saludables se relacionan con la estructura física cerebral. Este tipo de investigación deja abiertos nuevos horizontes a la optimización de las funciones cerebrales durante el envejecimiento y permite explicar el posible rol protector de la experiencia y del ejercicio físico y cognitivo contra los efectos

perjudiciales de la edad avanzada. Los estudios con modelos animales que demuestran que las ratas viejas que tienen acceso a ambientes estimulantes muestran nuevas generaciones neurales, así como el descubrimiento de que el cerebro con la edad hace uso de diferentes circuitos neurales, sugieren un enorme potencial de flexibilidad sináptica durante el envejecimiento. Los estudios demuestran que ciertos ambientes y experiencias cognitivas pueden incrementar el buen funcionamiento cerebral o al menos protegerlo contra los efectos menoscabantes de la edad (Ball et al., 2002).

5.3.1. La estimulación de la memoria

Es importante distinguir los conceptos de “estimulación” de aquellos de “reeducación” y de “rehabilitación”. Estas dos últimas se aplican a pacientes que presentan un déficit cognitivo como consecuencia de lesiones cerebrales localizadas y pretenden la reinstauración, la compensación o la adaptación de procesos cognitivos degradados como resultado de un proceso patológico. Por su parte, la “estimulación” (o el entrenamiento de la memoria) se dirige a personas mayores *sanas* que pueden presentar ciertos fallos funcionales propios del envejecimiento fisiológico. En definitiva, el objetivo de la estimulación sería el de la “optimización” cognitiva. Es decir, la estimulación de la memoria hace uso de ciertos componentes del sistema cognitivo que puedan incrementar la eficacia y el establecimiento de un bienestar psicológico y social en lo cotidiano, sin los cuales no se podría hablar de progreso cognitivo pertinente (de Rotrou, 2002). Son numerosos los trabajos epidemiológicos que demuestran que cierto conjunto de actividades estimulantes, tanto cognitivas como sociales y físicas, están asociadas a un menor riesgo de demencia y pueden ayudar a mantener en buen nivel el potencial cognitivo. Dentro de estas,

destacan *el nivel de educación* además de la *experiencia profesional* y *las actividades de ocio*, que refuerzan ciertas habilidades cognitivas (memoria de trabajo, rapidez) y estimulan a su vez la planificación y la toma de decisiones. Aunque la investigación acerca de las terapias de entrenamiento del cerebro para mantener un alto nivel de funcionamiento es reciente, existen resultados muy alentadores. Por ejemplo, un estudio realizado en Taiwan, durante un periodo de seguimiento de siete años (Glei et al., 2005) demuestra que en la población mayor *la participación en actividades sociales* puede preservar varias de las funciones cognitivas. En este estudio, los adultos mayores que participaban en dos o más actividades sociales distintas, tuvieron un 13% menos de fallos en el nivel de actuación de varias tareas cognitivas que aquellos que no tenían actividades sociales. Dichas actividades sociales incluían juegos de sociedad, voluntariado, participación en grupos religiosos, asociaciones y/o organizaciones para jubilados. Los participantes que estaban implicados en tres o más actividades, tuvieron un 30% menos de fallos en las tareas. En consecuencia, parece que la participación en cierta clase de actividades sociales puede ayudar a prevenir, o al menos a ralentizar, el debilitamiento cognitivo durante el envejecimiento.

Otro estudio, un poco más reciente, demuestra que *el ejercicio mental* puede mejorar la memoria, la capacidad de razonamiento y la velocidad de procesamiento de la información en las personas mayores (Willis et al., 2006). Las personas que se favorecieron de un entrenamiento específico de ciertas funciones cognitivas (como la memoria, la rapidez de procesamiento y el razonamiento), presentaron menores dificultades, en la realización de actividades de la vida diaria (resolución de problemas cotidianos, la capacidad de identificar la información de los prospectos de medicamentos, el uso de la guía telefónica y la reacción a la señalización de tráfico) en comparación al grupo de

control cinco años después del entrenamiento. Por otra parte, la naturaleza específica de la estimulación, las clases de ejercicios a proponer y la utilidad real del entrenamiento cognitivo son cuestiones que no se encuentran del todo establecidas y que se articulan en relación a la noción de “neuroplasticidad” y de “reserva cognitiva”. *La neuroplasticidad cerebral* corresponde a la capacidad de modificación estructural cerebral (desarrollo sináptico y neurogénesis) o a la adaptación funcional de nuevas estrategias. *La reserva cerebral* estaría relacionada con elementos estructurales del cerebro como su tamaño, su peso, el número de neuronas y de conexiones sinápticas. A pesar de la disminución progresiva del número de células nerviosas, el envejecimiento normal se acompaña de un aumento de las conexiones sinápticas lo que sugiere una plasticidad neuronal estructural y en consecuencia, la posibilidad de regeneración o de adaptación, incluso a edades avanzadas (Buell y Coleman, 1981).

Por su parte, *la reserva “cognitiva”*, como hemos señalado, hace referencia a un proceso activo de neuroplasticidad que facilita la optimización de los niveles de actuación, sea mediante el reclutamiento de otras regiones cerebrales, sea gracias al uso de estrategias cognitivas nuevas o alternativas. La consecuencia estructural de este potencial de aprendizaje se evidencia con el aumento de la densidad de arborización dendrítica y sináptica de los sistemas neurales implicados en las funciones cognitivas estimuladas por las experiencias nuevas. Las pruebas biológicas de la neuroplasticidad son aportadas por varios estudios de neuroimagen cerebral funcional. La literatura demuestra que a eficacias mnésicas comparables, los sujetos mayores presentan activaciones de redes neurales más extensas que lo observado en jóvenes. Esto se da en particular a nivel de la región frontal y de manera acentuada cuando se proporcionan instrucciones estratégicas específicas a los

mayores (Cabeza et al., 2002). Actualmente se sabe que el desarrollo de la neuroplasticidad cognitiva es posible en todas las edades (Croisile, 2003; Kliegel, Zimprich y Rott, 2004).

La controversia práctica fundamental se refiere al carácter específico de las estrategias de estimulación de memoria a utilizar. Si bien es conocido que la repetición mental de una lista de palabras refuerza significativamente su recuerdo, la eficacia de este tipo de técnica decrece con la edad. Por el contrario, la literatura ha demostrado que en las personas mayores la eficacia de técnicas que se basan principalmente en *la categorización, la jerarquización semántica y la imaginación mental* es mayor (Lemaire y Bherer, 2005). Así pues, es importante evitar que las personas mayores realicen aprendizajes basados en auto-repeticiones mecánicas del material que desean aprender. Los ejercicios de estimulación de la memoria deben, por una parte, reforzar las estrategias cognitivas naturales ya establecidas y, por otra, ayudar a mejorar el aprendizaje a través del desarrollo y el mantenimiento de nuevas estrategias basadas en la lógica y el razonamiento. Estas estrategias deben, además, facilitar la adquisición y la recuperación de las informaciones a retener. Para ello, es necesario analizar la información y favorecer la codificación pertinente y en su caso determinar el establecimiento de indicios eficaces de ayuda a la recuperación. Por otra parte, estudios longitudinales (Hultsch et al., 1999) demuestran que el mantenimiento de *un estilo de vida activo*, así como la participación en nuevas actividades intelectualmente estimulantes se asocian a una menor degeneración cognitiva. Un estilo de vida activo favorece el mantenimiento global de las funciones cognitivas al ejercer un impacto positivo sobre la memoria de trabajo. A su vez, el mantenimiento cognitivo facilita la implicación personal en actividades de vida social eficientes. En esta

línea, estudios con participantes mayores centenarios demuestran que la influencia del nivel de estudios sobre el envejecimiento cognitivo ha sido modulado positivamente por *la conservación de actividades cognitivamente estimulantes* a lo largo de sus vidas (Kliegel et al., 2004). Independiente del nivel de estudios o de la profesión, las actividades intelectualmente estimulantes practicadas a edades avanzadas contribuyen a mantener un buen nivel de actuación en ciertas funciones cognitivas, como la memoria verbal y la rapidez cognitivo-perceptiva (Wilson, Barnes y Bennett, 2003).

En cuanto a la estimulación por medio de *ejercicios cognitivos*, en un meta-análisis de una treintena de experimentos se ha mostrado que la memoria de las personas mayores puede mejorarse gracias al entrenamiento (Verhaeghen, Marcoen y Goossens, 1992). Sin embargo, la clase de entrenamiento que resultaría más eficaz y las características de las personas que se beneficiarían en mayor medida de estos entrenamientos no están aún establecidas.

En resumen, tanto el nivel de educación de los participantes como el entrenamiento de diversas funciones cognitivas relacionadas con la memoria (la atención, la organización de la información, la imaginación y la relajación) favorecen el rendimiento en diversos tipos de tareas (Lemaire y Bherer, 2005). En general, la literatura demuestra la persistencia de un potencial cognitivo de aprendizaje en las personas mayores de alto nivel, que requiere una explotación adecuada.

Las investigaciones futuras deberían centrarse en (1) identificar el tipo de intervenciones idóneas para las diferentes poblaciones de mayores, (2) determinar los

modos posibles de potenciar el uso de técnicas de entrenamiento y (3) confirmar los efectos positivos del entrenamiento de funciones cognitivas básicas sobre la actuación en tareas relevantes de la vida real.

CAPITULO 6

RESUMEN DE LA TESIS EN FRANCÉS

Effets du vieillissement sur la mémoire implicite et la mémoire explicite: études comportementales et électrophysiologiques chez des adultes jeunes et âgés de haut niveau d'études

6.1. Résumé

Le présent travail avait pour but d'étudier les effets du vieillissement sur la mémoire explicite et la mémoire implicite. Nous avons utilisé un protocole mis au point par S. Fay et collègues au sein du laboratoire LENA (CNRS UPR-640, PARIS), (Fay, Isingrini, Ragot & Pouthas, 2005c; Fay, Pouthas, Ragot & Isingrini, 2005d). Ce protocole présente l'intérêt de permettre l'étude simultanée du comportement (performances mnésiques et temps de réponses) et de l'activité cérébrale (potentiels évoqués), dans des tâches de complètement de trigrammes. Il permet également de s'assurer que la version implicite de cette épreuve de complètement de trigrammes n'est pas contaminée par des stratégies volontaires de récupération.

Nous avons examiné l'hypothèse de l'affaiblissement progressif liée au vieillissement de la performance en mémoire explicite, en comparant les performances de sujets jeunes de haut niveau d'études à celles d'un groupe de sujets âgés de même niveau et ayant une activité intellectuelle soutenue. Nous nous sommes intéressés également au rôle

de la profondeur de traitement, notamment à l'effet facilitateur d'un encodage profond. Nous avons ensuite examiné l'hypothèse de la préservation avec le vieillissement de la performance en mémoire implicite. Finalement, nous avons évalué l'effet de la profondeur de traitement de l'information pendant la phase d'encodage sur la tâche implicite.

Nos résultats ont montré que les sujets âgés de haut niveau obtiennent, dans nos tests verbaux, des performances mnésiques égales (en mémoire explicite) ou supérieures (en mémoire implicite) à celles des jeunes adultes, mais que leurs activités cérébrales diffèrent, notamment au niveau frontal. Nous supposons que ces différences pourraient refléter des compensations cérébrales (avec l'utilisation de structures ou réseaux cérébraux qui ne sont pas normalement utilisés) et/ou le recours à des stratégies cognitives différentes.

6.2. Introduction

6.2.1. Vieillesse et mémoire à long terme

Tulving a proposé un modèle structural de la mémoire dans lequel il distingue cinq systèmes de mémoire organisés de façon hiérarchique, à la fois en termes d'origine phylogénétique et en termes de prépondérance au sein du système cognitif (Tulving, 1995). Les systèmes inférieurs auraient un fonctionnement quasi indépendant alors que beaucoup d'opérations des systèmes les plus élevés dépendraient des opérations des niveaux inférieurs. Selon les systèmes, leur action peut être automatique (et non consciente) ou

contrôlée (et volontaire). La mémoire procédurale constitue, selon ce modèle, le plus ancien et le plus important des systèmes de mémoire, puisque son intégrité est nécessaire au fonctionnement des autres systèmes. Le système de représentation perceptive (SRP) contiendrait des ébauches perceptives des éléments constitutifs de la mémoire sémantique. La mémoire sémantique fait référence à l'ensemble des représentations sur les connaissances générales sur le monde. La mémoire de travail permet le maintien temporaire et la manipulation de l'information. Et, finalement, la mémoire épisodique concerne les représentations des événements situés dans le temps et dans l'espace.

D'autre part, le modèle structural de la mémoire de Squire (Squire, 1992; Squire et al., 1992) est basé sur le niveau de conscience et d'intentionnalité des processus d'apprentissage et de récupération de l'information et intègre les structures cérébrales associées aux différents systèmes de mémoire. Dans ce modèle, Squire inclut approximativement la distinction faite à l'origine entre mémoire procédurale et mémoire déclarative (Cohen & Squire, 1980) pour proposer une nouvelle terminologie qui confronte la modalité de mémoire implicite (ou système non déclaratif) à celle de la mémoire explicite. Les contenus de la mémoire explicite peuvent être portés à la conscience de façon volontaire et consciente, sous la forme de mots ou d'images mentales. Ce type de mémoire nécessite l'attention consciente pour le stockage des faits et des événements par le biais de l'apprentissage par l'individu. Pour ce type de mémoire sont essentiels l'intégrité et le bon fonctionnement de l'hippocampe, des structures qui lui sont associées dans les lobes temporaux médiaux et dans le diencephale, et du néocortex (lieu de stockage final pour la mémoire déclarative). La mémoire non déclarative (implicite ou procédurale) est définie dans ce modèle comme celle qui concerne aussi bien la mémoire procédurale, que le

phénomène de «l'amorçage» ou de «facilitation» (identification des stimuli perçus inconsciemment préalablement), et aussi le conditionnement classique et l'apprentissage associatif (Squire, Knowlton & Musen, 1993). Ce type de mémoire correspond à la mémoire d'habilités manuelles ou de capacités cognitives apprises qui ne peuvent être expliquées par une déclaration explicite et consciente, d'une manière précise, mais seulement à travers des comportements et des actions.

L'identification des structures cérébrales associées à la mémoire implicite est complexe parce que ce type de mémoire est constitué de processus et d'habilités indépendantes. Par exemple, la capacité d'apprentissage sensorimoteur semble dépendre des ganglions de la base et du cervelet, tandis que la capacité d'apprentissage perceptif implique le cortex pariétal droit et le cortex occipito-temporal inférieur gauche. Les régions du cerveau impliquées dans l'amorçage perceptif dépendent de la modalité sensorielle concernée. L'amorçage visuel semble recruter les régions occipito-temporales bilatérales. Par contre, l'amorçage conceptuel recrute le néocortex frontal gauche.

Parmi les différentes capacités mentales qui se détériorent en fonction du vieillissement, la mémoire est un cas particulièrement intéressant. Dans ce contexte, la distinction entre mémoire explicite et mémoire implicite s'est révélée être une source d'information très riche dans la caractérisation des différences de l'évolution des capacités mnésiques en fonction de l'âge. Il existe un accord dans la littérature pour affirmer que la mémoire épisodique (qui concerne les faits autobiographiques) est détériorée au cours du vieillissement. Ainsi, le niveau de performance lors de la réalisation des différentes tâches épisodiques (rappel libre, rappel indicé et reconnaissance), semble être affecté par l'âge

(Isingrini & Tacconnat, 1997 ; Van der Linden, Brédart & Beerten, 1994). Au contraire, il n'existe pas de conclusion simple concernant les effets du vieillissement sur la mémoire implicite. D'une part, plusieurs études indiquent que les effets d'amorçage sont souvent préservés chez les sujets âgés. Cependant, plusieurs méta-analyses ont montré que l'effet d'amorçage pouvait rester sensible au vieillissement (Light, Prull, La Voie & Healy, 2000b). En tout cas, tout bien considéré, les performances implicites s'avèrent peu sensibles aux effets de l'âge (Fleischman & Gabrieli, 1998; Isingrini, 1998) et lorsqu'elles le sont, les différences jeunes-âgés sont moins marquées qu'en mémoire explicite (Light et al., 2000b).

D'autre part, grâce aux travaux de Craik & Lockhart, nous savons que la qualité du rappel d'une information retenue dépend du traitement de cette information lors de l'encodage (Craik & Lockhart, 1972). Si l'empreinte mnésique est plus grande, la nature du souvenir sera plus efficace et complète. Dans les épreuves classiquement utilisées en psychologie, le niveau de profondeur du traitement de l'information est manipulé à deux niveaux: un niveau profond (ou sémantique) et un niveau superficiel (lexical). Un encodage sémantique (ou profond), qui demande une élaboration de la signification du stimulus (tâche de jugement d'agrément, par exemple), produit un avantage significatif sur les performances de mémoire explicite par rapport à un encodage lexical (peu profond) dans lequel on dirige l'attention du sujet sur les caractéristiques physiques des items (compter le nombre de voyelles). En revanche, dans les épreuves implicites, l'effet de la profondeur de traitement est souvent atténué et non significatif (Graf, Squire & Mandler, 1984 ; Jacoby & Dallas, 1981).

Selon Craik, les personnes âgées présentent des difficultés par rapport aux jeunes quand il s'agit d'initier des processus d'encodage et de récupération efficaces (Craik, 1986). Il semble que les personnes âgées montrent des difficultés pour l'encodage de l'information contextuelle, et par conséquent, pour l'utilisation de ces informations comme des indices éventuels pour la récupération. La littérature signale que les personnes âgées effectuent un traitement de l'information moins profond que les jeunes, ou, en tout cas, que les personnes âgées n'encodent pas l'information de la même manière que les jeunes.

6.2.2. Rôle protecteur d'un haut niveau d'études

Un certain nombre d'études ont établi un lien entre, d'un côté, des engagements cognitifs durables et la réalisation de tâches intellectuellement complexes tout au long de la vie professionnelle, et d'un autre côté des niveaux plus élevés de performance cognitive pendant la vieillesse (Park & Reuter-Lorenz, 2009 ; Schooler, Mulatu & Oates, 1999). Dans une méta-analyse de 210 articles, Verhaeghen a indiqué récemment que les adultes âgés obtiennent des scores significativement plus élevés que les jeunes adultes sur les épreuves de vocabulaire y compris les épreuves de complètement de trigrammes (Verhaeghen, 2003). Des études ont également montré l'amélioration tout au long de la vie des capacités verbales « cristallisées », par rapport à d'autres capacités mentales qui ont subi une décroissance continue avec l'âge (Park et al., 2002).

Afin d'expliquer cette préservation des capacités cognitives avec l'âge, une hypothèse très utilisée est celle de la « réserve cognitive » (« *cognitive reserve* »

hypothesis »), définie comme la capacité de "réorganisation" de l'utilisation des réseaux neuronaux afin d'optimiser les performances cognitives (Christensen, Anstey, Leach & Mackinnon, 2008). Cette réorganisation des réseaux neuronaux serait le reflet de l'utilisation de stratégies cognitives différentes.

En outre, la réserve cognitive est liée à des facteurs tels que le niveau d'éducation, le quotient intellectuel pré-morbide, le niveau de vocabulaire, la profession et l'activité intellectuelle quotidienne. Cette hypothèse suppose qu'un niveau élevé d'intelligence ou d'éducation ou même un mode de vie actif sont susceptibles de constituer une forme de protection contre les effets d'une pathologie cérébrale ou du vieillissement normal du cerveau (Cohen, 2000).

Cet effet protecteur de la réserve cognitive s'expliquerait par la capacité de réorganisation du cerveau des personnes âgées en bonne santé à haut niveau intellectuel. En d'autres termes, un haut niveau de réserve cognitive induit une plus grande possibilité de redressement ou de compensation cognitive et cérébrale, qui à son tour conduit à une meilleure préservation de la performance cognitive.

Cette hypothèse de la réserve cognitive a été corroborée par plusieurs observations récentes dans des études réalisées en utilisant de méthodes d'imagerie cérébrale, lesquelles indiquent que lors de la réalisation de différents types de tests de mémoire, il y a un niveau plus important d'activation neuronale bilatérale chez les personnes âgées que chez les jeunes (Anderson, Idaka, Kapur, Cabeza & Craik, 2000; Cabeza, McIntosh, Tulving,

Nyberg & Grady, 1997; Park, Polk, Mikels, Taylor & Marshuetz, 2001; Prull, Gabrieli & Bunge, 2000; Reuter-Lorenz, 2002; West, 1996; Raz, 2000; Raz et al., 2006) .

Cabeza et ses collaborateurs ont utilisé la technique PET pour mesurer l'activité dans le cortex préfrontal chez des adultes jeunes, chez des âgés peu performants et chez des âgés très performants lors de la réalisation d'une tâche verbale de rappel et de mémoire de la source (Cabeza, Anderson, Locantore & McIntosh, 2002). Ils ont montré que, chez les jeunes, la mémoire de la source était associée à une activation préfrontale droite. Les âgés peu performants ont montré des patrons d'activation similaires aux jeunes, c'est-à-dire, latéralisés à droite. Par contre, les adultes âgés très performants ont montré une activation préfrontale bilatérale. Ces résultats confirment l'hypothèse de compensation et sont inconsistants avec l'hypothèse de la dédifférenciation, puisque la réduction de l'asymétrie d'activation apparaît seulement chez les participants âgés très performants, mais pas chez les âgés peu performants. Ces résultats suggèrent que les adultes âgés peu performants recrutent un réseau neuronal similaire à celui des jeunes, mais qu'ils l'utilisent de manière peu efficace, tandis que les adultes âgés très performants ont contourné le déclin associé à l'âge grâce à la réorganisation des réseaux neurocognitifs.

6.2.3. PE et effet old/new

Un moyen d'étudier l'activité cérébrale dans les tâches de mémoire et leur éventuelle évolution au cours du vieillissement est l'analyse de potentiels évoqués. La technique des potentiels évoqués permet d'enregistrer, d'une manière non invasive, les

activités cérébrales avec une excellente résolution temporelle (de l'ordre de la milliseconde). Elle est donc une méthode bien adaptée à l'étude du déroulement temporel des activités cérébrales successives liées aux processus cognitifs. L'étude des potentiels évoqués a permis de mieux connaître les mécanismes qui sous-tendent la récupération mnésique, notamment au travers de ce que les chercheurs ont appelé l'effet « old/new ». Les variations du potentiel cortical associées à un événement donné (potentiel évoqué, PE), représentent les activations neuronales successives qui sous-tendent les différents processus psychologiques mis en œuvre dans le traitement de cet événement. L'intérêt principal d'enregistrer les potentiels évoqués réside dans le fait que leurs paramètres (latence, amplitude et topographie) peuvent être utilisés comme variables dépendantes permettant l'étude du déroulement temporel des processus mnésiques.

Avec l'enregistrement des potentiels évoqués, aussi bien en rappel indicé par des trigrammes qu'en tâche de reconnaissance (« ERP cued recall effect »), Allan et ses collaborateurs ont identifié un effet old/new, considéré comme le corrélât neural de la récupération des items en mémoire épisodique (Allan, Doyle & Rugg, 1996). Dans des épreuves de mémoire explicite, les sujets ont pour consigne d'essayer de produire un mot appris mais s'ils n'y parviennent pas, ils doivent alors produire le premier mot qui leur vient à l'esprit. Les auteurs ont mis en évidence que les potentiels évoqués par la production, volontaire, des mots cibles correctement reconnus, présentent une déflexion positive en comparaison aux potentiels évoqués par les items nouveaux correctement jugés comme étant nouveaux (Allan et al., 1996). Il est décrit que cet effet old/new, (également appelé « ERP cued recall effect ») commence environ 400 ms après le début du stimulus et continue pendant 1000 à 1500 ms. La topographie évolue au cours du temps de l'effet

old/new, ce qui suggère l'existence de différents générateurs neuraux, toutefois les différences entre les potentiels évoqués par les mots anciens et nouveaux semblent plus amples au niveau des régions temporo-pariétales gauches. Nous nous sommes servis de cet effet pour caractériser les différences entre l'activité cérébrale de participants jeunes et âgés.

En ce qui concerne l'évaluation de la mémoire implicite, les potentiels évoqués par la répétition d'un item présentent une déviation positive par rapport aux potentiels évoqués par la première présentation de l'item. Cette différence entre les deux types de potentiels évoqués est désignée par le terme « effet de répétition » (« ERP repetition effect » ou effet old/new implicite). L'effet de répétition début environ entre 200 et 400 ms après la présentation du stimulus et possède une distribution topographique centrée au niveau des régions postérieures.

En ce qui concerne l'analyse des courbes PE, les modifications observées avec l'âge affectent aussi bien l'amplitude, la latence que la topographie. Plusieurs travaux ont rapporté une réduction de l'amplitude des composantes, des allongements de la latence et une réorganisation de la topographie des PE au cours du vieillissement (réduction de l'asymétrie antérieure vs. postérieure et droite vs. gauche).

6.3. Problématique

L'objectif de ce travail était d'examiner les effets du vieillissement sur la mémoire explicite et implicite tant sur le plan comportemental qu'électrophysiologique. Le vieillissement n'affecte pas de la même façon la mémoire explicite et la mémoire implicite. En ce sens, l'épreuve de complètement de trigrammes correspond à un test de mémoire particulièrement intéressant, puisque le même matériel peut être récupéré de manière explicite ou implicite, selon la consigne donnée aux participants au moment du test.

D'autre part, les éventuelles différences de performances observées au cours du vieillissement peuvent être dues non à l'effet de l'âge, mais à d'autres facteurs comme l'effet de génération ou de « cohorte » (conditions éducatives, politiques ou sociales différentes selon les groupes d'âge). C'est pourquoi, des personnes âgées, d'un niveau d'étude comparable à celui des jeunes (niveau d'étude: universitaire) ont été sélectionnés, et des mesures du niveau de vocabulaire ont été effectuées avec l'utilisation du test Mill Hill. Ce test représente un indicateur important, dans l'évaluation du niveau de performance sur les tâches de mémoire verbale. Un autre facteur essentiel dans l'étude du vieillissement cognitif concerne la distinction entre les effets liés au vieillissement normal et ceux liés au vieillissement pathologique. Dans ce sens les participants âgés ont été soumis au Mini Mental State Examination, MMSE (Folstein, Folstein & McHugh, 1975). Les personnes âgées incluses dans nos deux études présentaient toutes des scores dans les limites de la « normalité » (supérieurs ou égaux à 27 sur 30).

Comme il a été mentionné auparavant, en ce qui concerne la mémoire implicite, la littérature met en évidence que les niveaux de performance dans les épreuves implicites semblent généralement préservés avec l'âge (voir par exemple, Ballesteros & Reales, 2004; Light, Prull & Kennison, 2000a; Mitchell, 1989 ; Isingrini, Vazou & Leroy, 1995b ; Light & Albertson, 1989).

Toutefois, certaines différences liées à l'âge peuvent apparaître dans des circonstances diverses. À cet égard, deux hypothèses explicatives sont confrontées: l'hypothèse exécutive et l'hypothèse de la contamination explicite. L'hypothèse exécutive postule que les effets du vieillissement sont liés aux processus de recherche génératrice d'items dans le lexique personnel. Ce type de recherche impliquerait le fonctionnement des régions frontales. Pour sa part, l'hypothèse de la contamination explicite considère que beaucoup de résultats contradictoires dans l'étude du vieillissement mnésique, pourraient refléter des artefacts liés à l'utilisation de stratégies de rappel volontaire dans les épreuves implicites. En d'autres termes, il est proposé que les participants peuvent essayer de récupérer les éléments d'une façon «volontaire» lors de la phase de test, malgré les instructions spécifiques données au moment de l'évaluation de la mémoire implicite (Schacter, Bowers & Booker, 1989). En ce sens, puisque l'on sait que les stratégies volontaires de recherche en mémoire exigent des temps de réponse plus grands que ceux qui sont nécessaires aux processus d'amorçage (« priming » ou facilitation), les informations fournies par les temps de réponse sont cruciales afin d'analyser les stratégies cognitives utilisées par les participants lors des essais.

En outre, le problème de la prise de conscience est une question centrale dans l'étude de la dissociation entre la mémoire implicite et explicite. En ce sens le protocole que nous avons utilisé permet de calculer l'impact de la facilitation "consciente" de "l'inconsciente," grâce à la mesure, une fois finalisée la phase de test, de la prise de conscience de chaque item produit (Fay et al., 2005b). De même, le protocole nous permet de déterminer si l'effet de «facilitation» reflète un effort volontaire pour récupérer les items, grâce à la mesure des temps de réponse.

D'après les résultats décrits dans la littérature concernant la mémoire implicite, nous pouvons faire les hypothèses suivantes: 1) le niveau de facilitation et le niveau d'activation cérébrale (au moins en ce qui concerne la région pariéto-occipitale) seront équivalents entre les personnes âgées et les jeunes 2) le niveau de performance ne sera pas influencé par le type d'encodage dans aucun des deux groupes.

En ce qui concerne la mémoire explicite, la littérature suggère un déclin cognitif marqué avec l'âge. Toutefois il existe des épreuves qui montrent une préservation du niveau de performance, comme par exemple, des tâches visuelles avec les visages de personnes célèbres (Guillaume et al., 2009) ou des tâches de reconnaissance de scènes dans lesquelles aucune différence n'a été rapportée avec l'âge. Nessler et ses collègues ont également constaté que les personnes âgées réalisaient des tâches de récupération sémantique aussi rapidement et précisément que les jeunes adultes (Nessler, Johnson, Bersick & Friedman, 2006).

De nombreuses études suggèrent qu'un niveau intellectuel élevé avec une activité mentale constante pourrait jouer un rôle protecteur contre les effets de l'âge (Orrell & Sahakian, 1995). Des facteurs tels que le fait d'être en bonne forme physique, d'avoir un niveau élevé d'éducation et une activité intellectuelle continue ainsi qu'un réseau social riche et étendu, prédisent des meilleures performances dans des tâches de mémoire et un déclin intellectuel moins sévère des participants âgés (Arbuckle, Gold, Andres, Schwartzman & Chaikelson, 1992).

Selon les résultats décrits dans la littérature, dans le cadre de notre travail, nous supposons: 1) la présence de différences dans les niveaux de performance et de l'activation cérébrale, en fonction de l'âge, 2) un effet sur les résultats comportementaux du type de traitement de l'information lors de l'encodage qui variera entre les deux groupes d'âge.

En résumé, le but de ce travail de thèse était d'étudier les effets du vieillissement sur la performance et sur les corrélats neuraux des modalités implicite et explicite de mémoire, en manipulant les effets d'un encodage lexical ou sémantique. Concrètement, nous avons enregistré les potentiels évoqués, lors d'une épreuve de complétion de trigrammes. Dans ce contexte, nous avons pu utiliser un protocole fiable de sorte que la version implicite de notre expérience ne soit pas contaminée par des stratégies volontaires de récupération (Fay et al., 2005b). La fiabilité du protocole utilisé nous a permis de supposer que les activités cérébrales associées à chaque type de mémoire seraient influencées par la profondeur du traitement de la même manière que le sont les manifestations comportementales de chaque type de mémoire. L'approche parallèle qui a été développée dans ce travail par l'étude simultanée du comportement (performances et temps de réponse) et de l'activité cérébrale

(potentiels évoqués) devait permettre de confirmer ou non l'existence de différences systématiques en fonction de l'âge des corrélats neuraux des fonctions mnésiques.

6.4. Méthodologie générale

L'épreuve de complètement de trigrammes est un test de mémoire particulièrement intéressant puisque le même matériel peut être récupéré de manière explicite ou implicite selon la consigne donnée aux participants. Dans la version explicite de cette épreuve, les participants doivent essayer de se souvenir des mots appris antérieurement en s'aidant des trigrammes. En revanche, dans la version implicite, la tâche consiste en compléter les trigrammes avec le premier mot qui vient à l'esprit. Dans ce cas, l'effet d'amorçage est révélé par le fait que la qualité des performances est supérieure, soit au niveau d'exactitude soit au niveau de temps de réponse, pour les items présentés, en comparaison à celle correspondantes aux items nouveaux.

Nous avons réalisé deux expériences qui avaient pour objectif de comparer les performances de groupes d'adultes jeunes et âgés dans une épreuve explicite et dans une épreuve implicite de complètement de trigrammes. Dans ces deux expériences les sujets devaient soit compter le nombre de syllabes (encodage lexical) dans la moitié des blocs d'essais soit donner un jugement d'agrément (encodage sémantique) dans l'autre moitié des blocs d'essais.

Dans nos deux expériences, tous les items présentés aux participants étaient des noms communs qui ne possédaient pas le même trigramme. Les différents items ont aussi été sélectionnés en fonction de leur fréquence d'apparition dans la langue et en fonction du nombre de mots commençant par le même trigramme. Les mots qui ont été retenus dans nos expériences avaient une fréquence d'apparition dans la langue faible à modérée, et ces items ne correspondaient jamais au candidat possédant la fréquence d'apparition dans la langue la plus élevée (« Brulex, une base de données lexicales informatisée pour le langage français », Content, Mousty & Radeau, 1990). De plus, dans chacune des expériences, la fréquence moyenne des mots de chaque liste (cible vs. contrôle) était comparable.

Six listes de 60 noms communs ont été présentées dans des blocs séparés « étude/test » (voir figure 6.1 qui représente le déroulement temporel des phases d'étude (a) et test (b)). La nécessité d'obtenir des temps de réponse et des potentiels évoqués suffisamment nombreux impose l'accroissement du nombre des phases d'étude et de test.

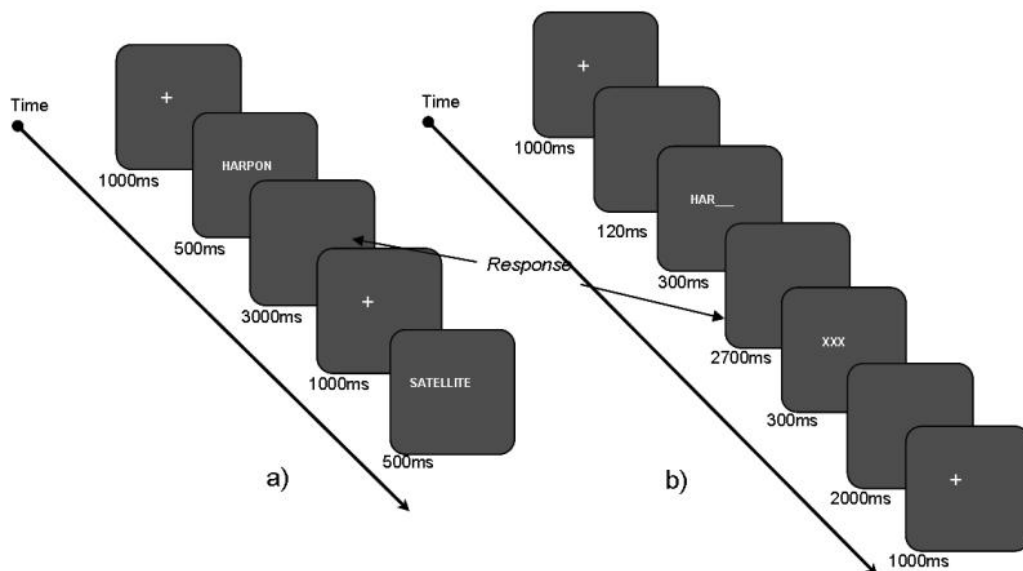


Figure 6.1: déroulement temporel des phases d'étude (a) et test (b)

Chaque liste de 60 items a été divisée en trois listes de 20 mots : deux servaient de listes cibles (présentées aux sujets) et une de liste contrôle (non présentée aux sujets). Ainsi, lors de la phase d'encodage chaque liste se compose de 40 mots (sur lesquels un traitement lexical ou sémantique est effectué). Durant la phase de test, 60 trigrammes étaient présentés (40 correspondaient aux mots étudiés, plus 20 trigrammes correspondants à des items nouveaux).

Les enregistrements EEG ont été effectués dans le laboratoire CNRS UPR-640 à Paris, à l'aide d'un casque ElectroCap International. La procédure utilisée pour les enregistrements EEG et EOG et la correction d'artefacts ont été les mêmes que celles décrites par Fay et collaborateurs (Fay et al., 2005c). L'activité EEG continue a été enregistrée avec des électrodes en étain montées sur un casque élastique à partir de 62 sites du cuir chevelu faisant partie du système étendu 10-20 (Jasper, 1958). L'étiquetage des électrodes est basé sur la nomenclature standard. L'impédance des électrodes a été maintenue en dessous de 5 k Ω . Les électrodes de référence étaient placées sur les oreilles. Les EEG et EOG ont été enregistrés en continu au sein d'une bande passante de 0,16 à 170 Hz et ont été transformés en A-D avec une résolution de 16 bits et un taux d'échantillonnage de 512 Hz. Lors de la phase de test, les ERP ont été calculés pour chaque participant pour tous les sites d'enregistrement avec des périodes allant de 200 ms avant l'apparition du mot présenté à 3000 ms après l'apparition. La ligne de base était calculée 200 ms avant l'apparition du stimulus. Préalablement au calcul de la moyenne, chaque période d'enregistrement a été analysée afin de filtrer les EOG et d'autres effets parasites. Les moyennes ont été filtrées en dessous de 12 Hz à l'aide d'un filtre numérique passe-bas

afin d'augmenter le rapport signal / bruit en éliminant les fréquences qui sont sans rapport avec les mesures d'intérêt. Un certain sous-ensemble du montage d'électrodes a été choisie pour permettre l'évaluation de l'ampleur des différences entre les types d'item en fonction de l'emplacement antérieur/postérieur et localisation hémisphérique des électrodes. Nous avons calculé les ANOVAs sur les moyennes de paires d'électrodes. Les sites retenus ont été les mêmes que ceux retenus dans l'étude avec les jeunes adultes.

6.5. L'effet de l'âge sur le rappel indicé par trigrammes: une étude comportementale et électrophysiologique

6.5.1. Description de la population

Table 6.1

Caractéristiques démographiques des participants et leurs scores dans les tests neuropsychologiques

	Jeunes (n = 12)		Agés (n = 12)		p
	M	SD	M	SD	
Age	25.33	3.08	63.75	3.55	
Années d'études	16.42	1.38	16.08	1.37	NS
Mill-Hill	27.50	3.34	31.50	1.51	**
MMSE	-	-	29.83	0.39	

Note: Le niveau d'études était le même pour les deux groupes d'âge ($t(22) = .59$). Les participants âgés ont obtenu des meilleurs scores que les jeunes adultes dans le test verbal Mill-Hill ($t(22) = -3.78, p < .01$). Tous les adultes âgés ont atteint des résultats supérieurs à 27 dans le test MMSE. M: Moyenne; SD: Déviation standard; **: $p < .01$; NS: Non-significatif.

6.5.2. Résultats comportementaux

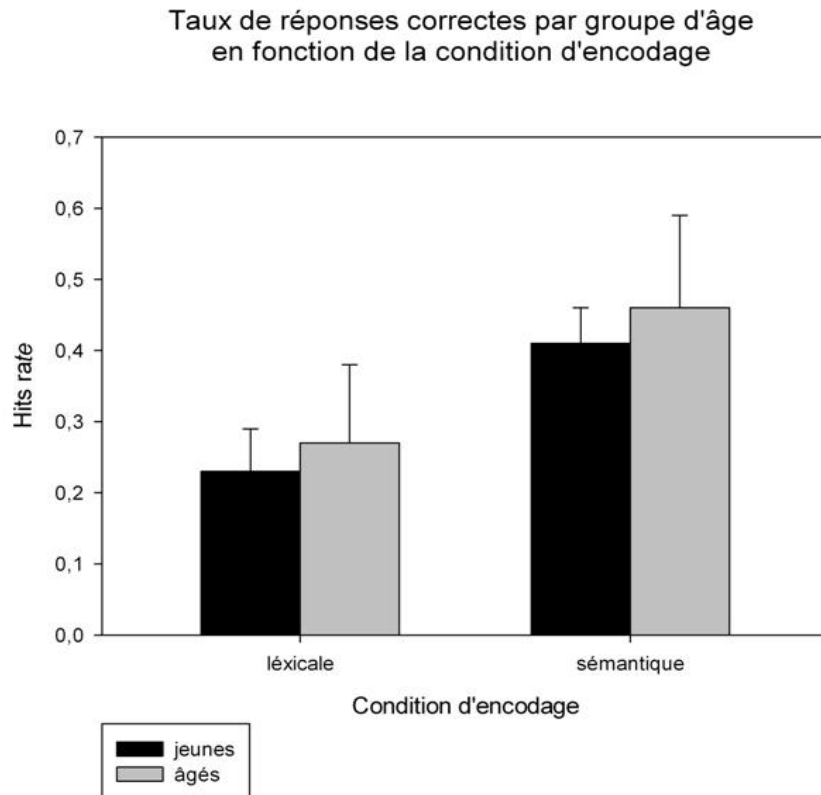


Figure 6.2: Les taux de réponses correctes par groupe d'âge en fonction de la condition d'encodage montrent que la mémoire épisodique des personnes âgées très instruites et très actives professionnellement ne différait pas de celle des jeunes adultes. Le taux de réponses correctes (hit rate) correspond à la proportion de complétions correctes avec des mots anciens qui ont été correctement reconnus comme étant anciens.

Les résultats comportementaux montrent que la mémoire épisodique des personnes âgées très instruites et très actives professionnellement, évaluée par une épreuve verbale de rappel indicé, ne différait pas de celle des jeunes adultes. Les participants âgés ont présenté le même niveau de performance en mémoire explicite que les jeunes adultes du même niveau d'éducation ($p = 0.18$). De plus, les personnes âgées ont bénéficié autant que les plus jeunes d'un type d'encodage plus profond. Dans les deux groupes d'âge, après un

traitement sémantique (hits= 0.43), le niveau de performance a été supérieure (meilleurs taux de réponse et temps de réaction plus courts) qu'après le traitement lexical (hits= 0.25).

De façon inattendue, les adultes âgés se sont montrés plus rapides que les jeunes, aussi bien pour les mots anciens que pour les mots nouveaux, ce qui pourrait refléter différentes stratégies de recherche. En outre, la différence des temps de réponse entre les deux types de mots (anciens vs. nouveaux) était plus faible pour les plus âgés que pour les jeunes adultes (402 ms contre 118 ms pour les jeunes et les adultes plus âgés, respectivement).

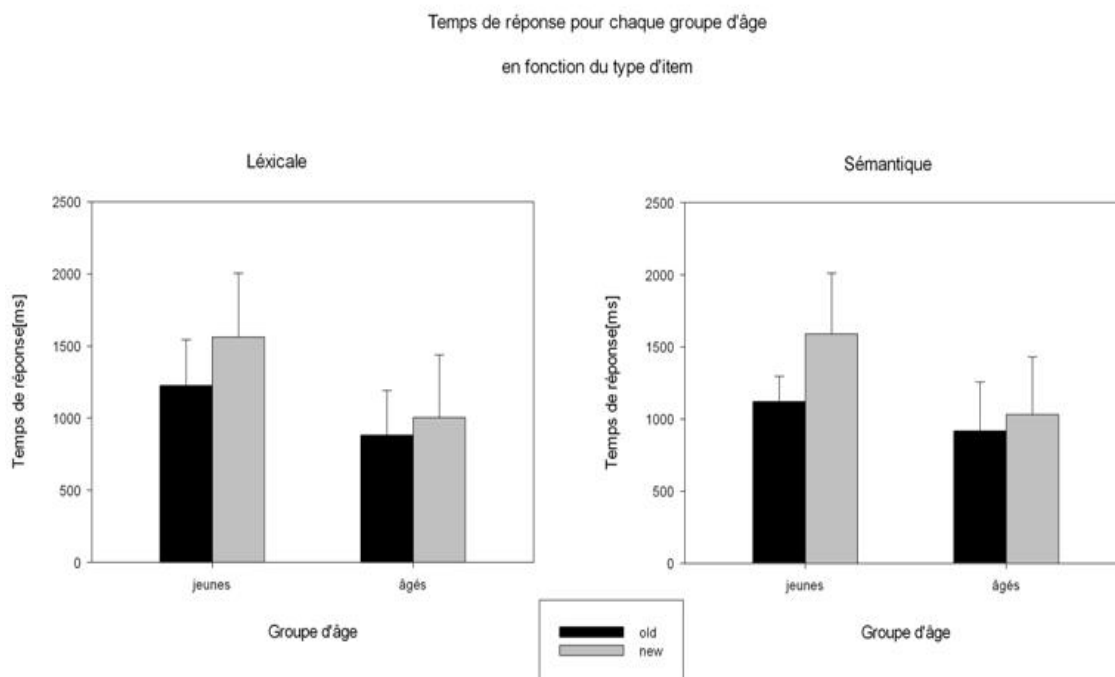


Figure 6.3: Les temps de réponse pour chaque groupe d'âge en fonction du type d'item dans les deux conditions d'encodage révèlent que les adultes âgés se sont montrés plus rapides que les jeunes, ce qui pourrait refléter différentes stratégies de recherche.

Les personnes âgées ont été particulièrement rapides dans la production de mots nouveaux. Cela pourrait refléter un temps consacré à des mécanismes de récupération très court. Vraisemblablement, lorsque la recherche en mémoire ne réussissait pas, les personnes âgées abandonnaient rapidement l'effort de recherche et produisaient un mot nouveau.

6.5.3. Résultats électro-physiologiques

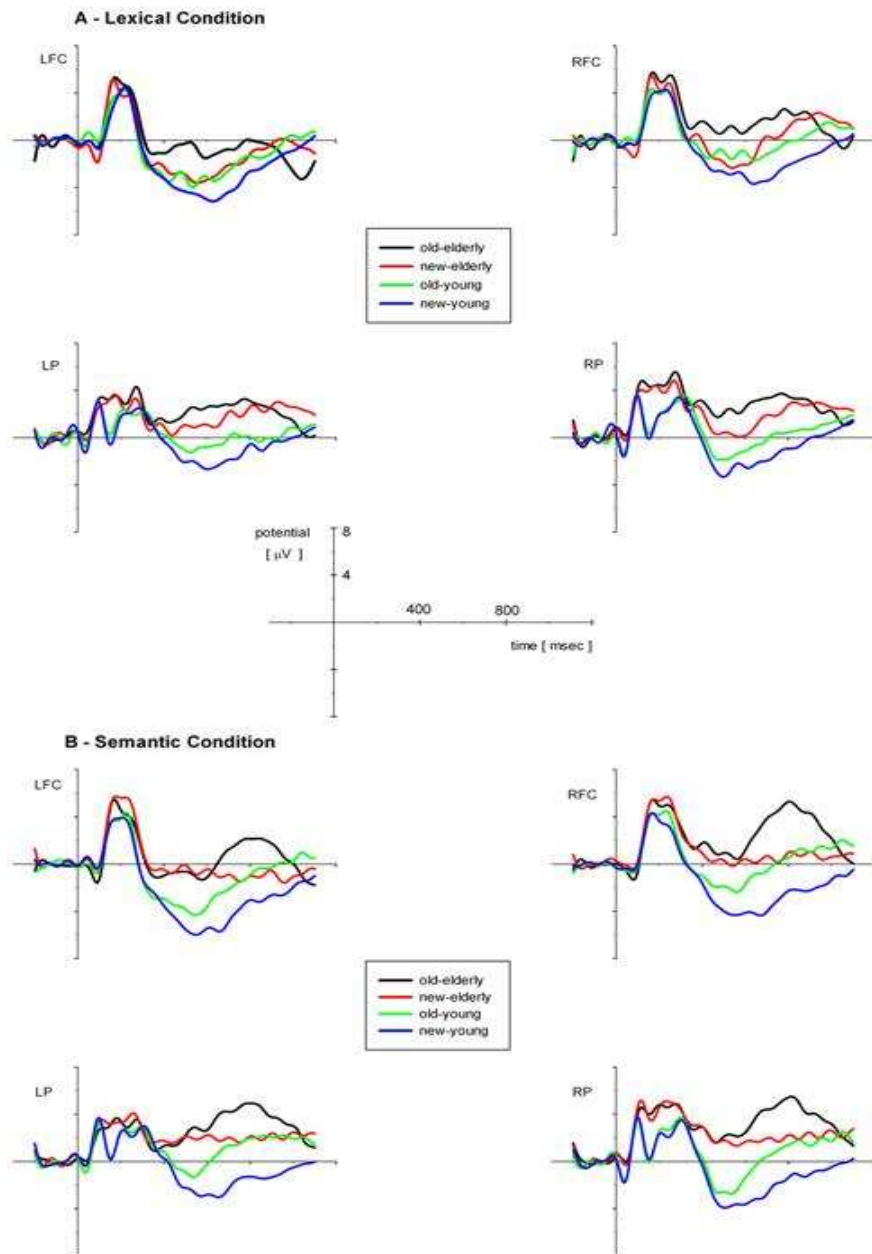


Figure 6.4: Grande moyenne des potentiels évoqués par les trigrammes complétés avec des items étudiés (« old ») et non étudiés (« new »); A: condition d'encodage lexicale. B: condition d'encodage sémantique. Abréviations: LFC: fronto-central gauche (F3, FC3); RFC: fronto-central droit (F4, FC4); LP: pariéto-occipital gauche (P3, P5); RP: pariéto-occipital droit (P4, P6).

Nos résultats ERP indiquent d'importantes modifications liées à l'âge dans l'activité cérébrale associée à la récupération volontaire des informations codées précédemment, en dépit des performances comportementales similaires des jeunes et des adultes plus âgés.

L'activité cérébrale de la région *pariétale*, associée à la récupération des items, ne différait pas entre les deux groupes d'âge. En revanche, le décours temporel de l'effet «old/new» *frontal* était différent entre les jeunes adultes et les plus âgés, pour les deux conditions d'encodage. Ainsi, chez les jeunes, l'effet frontal dans la condition lexicale apparaît seulement à partir de 600 ms après la présentation du stimulus tandis qu'il s'observe à partir de 400 ms dans la condition sémantique; il se maintient par la suite jusqu'aux 1000 ms dans les deux conditions. Inversement, pour les adultes plus âgés, l'effet «old/new» dans la condition lexicale se développe et disparaît plus tôt (400 ms et 800 ms, respectivement) que pour les jeunes, alors que dans la condition sémantique, il commence plus tard (600ms) que chez les jeunes, mais dure jusqu'à 1000 ms, comme dans le groupe des jeunes adultes. En d'autres termes, dans la condition lexicale, l'effet «old/new» commence plus tôt chez les adultes âgés; dans la condition sémantique, au contraire, l'effet «old/new» est plus tardif que celui de jeunes.

6.5.4. Discussion

Même si nous n'avons pas trouvé de différences entre les sujets jeunes et les âgés dans les mesures de performance comportementale en mémoire explicite, les potentiels évoqués montrent des différences (voir fig. 6.4 ci-dessus). Ces différences pourraient refléter des stratégies de recherche différentes: les personnes âgées pourraient utiliser une stratégie essentiellement basée sur la « familiarité » dans la condition lexicale, et s'appuyer sur la « récupération du contexte » dans la condition sémantique. Dans la condition lexicale, les adultes âgés pourraient d'abord avoir récupéré les mots en s'appuyant principalement sur un traitement automatique d'attributs superficiels (qui auraient créé un sentiment de familiarité). Cette stratégie leur aurait permis à la fois de récupérer l'item d'une manière relativement simple, probablement avant de rechercher l'information contextuelle associée et ainsi de répondre aussi vite, ou même plus vite que les jeunes. En revanche, dans la condition sémantique ils ont probablement utilisé une stratégie de « récupération du contexte ». Cette stratégie coûteuse mais efficace leur aurait donné l'opportunité de récupérer plus de mots que dans la condition lexicale et atteindre des niveaux de performance mnésique similaires à ceux des jeunes. En tout cas, ces différences d'activité cérébrale liées à l'âge ont permis aux personnes âgées d'effectuer aussi efficacement que les jeunes adultes une tâche verbale de mémoire épisodique.

6.6. Le vieillissement affecte l'activité cérébrale des personnes âgées avec un haut niveau d'études: étude des potentiels évoqués par une tâche d'amorçage de trigrammes

6.6.1. Description de la population

Table 6.2

Caractéristiques démographiques des participants et leurs scores dans des tests neuropsychologiques

	Jeunes (n = 12)		Agés (n = 14)		p
	M	SD	M	SD	
Age	26.25	3.55	63.43	3.34	-
Années d'études	17.00	2.13	16.64	3.59	NS
Mill-Hill	27.50	3.80	30.86	2.74	*
MMSE	-	-	30.00	0.00	-

Note: Le niveau d'études était le même pour les deux groupes d'âge ($t(24) = .30$). Les participants âgés ont obtenu des meilleurs scores que les jeunes dans le test verbal Mill-Hill ($t(24) = -2.46, p < .05$). Tous les adultes âgés ont atteint 30 points dans le test MMSE. M: Moyenne; SD: Déviation standard; *: $p < .05$; NS: Non-significatif.

6.6.2. Résultats comportementaux

Les deux groupes d'âge ont montré des effets d'amorçage robustes (en termes de taux de complétion de trigrammes et de temps de réponse). De façon inattendue, les participants plus âgés ont montré des niveaux d'amorçage plus élevés en comparaison à des jeunes de même niveau d'éducation ($p < .005$) : les adultes plus âgés avaient des taux supérieurs de complétion.

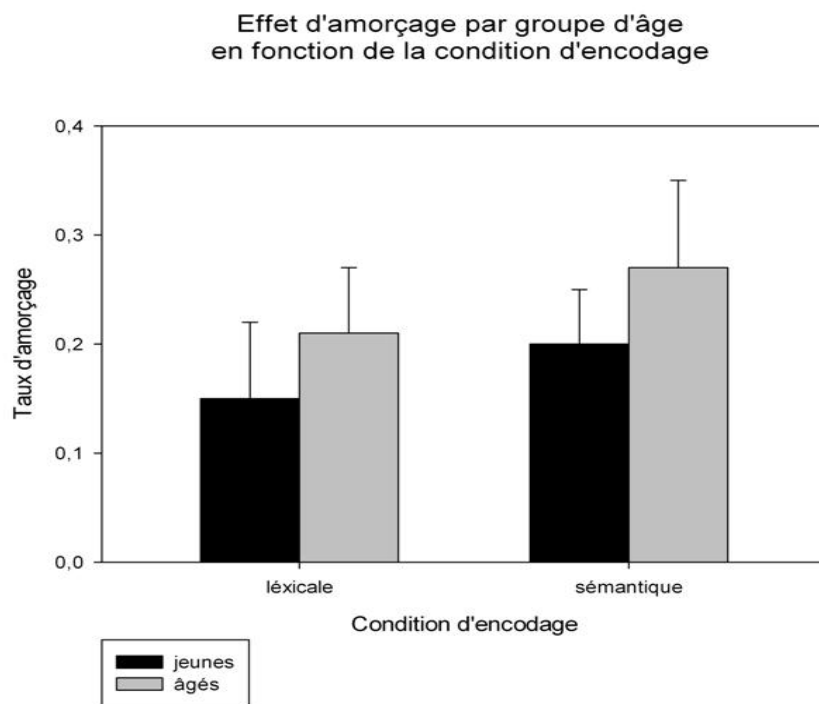


Figure 6.5: Les taux d'amorçage ("priming") par condition d'encodage (lexicale ou sémantique) pour les deux groupes d'âge.

Il existe un effet principal de l'âge ($p < .005$), qui indique que la proportion d'amorçage était supérieure pour les participants âgés (0,24) par rapport à celle des jeunes (0,18). Il existe aussi un effet principal de la condition d'encodage ($p < .005$). Les résultats

montrent que l'effet de facilitation était plus grand pour l'encodage sémantique (0,23) que pour l'encodage lexical (0,18). Par contre, nous n'avons pas trouvé d'interaction entre les effets de l'âge et de la condition d'encodage, ce qui suggère que l'effet de l'âge ne diffère pas en fonction du type d'encodage.

En outre, les participants âgés étaient plus rapides que les jeunes adultes, aussi bien pour les mots amorcés que pour les mots nouveaux ($p < .01$).

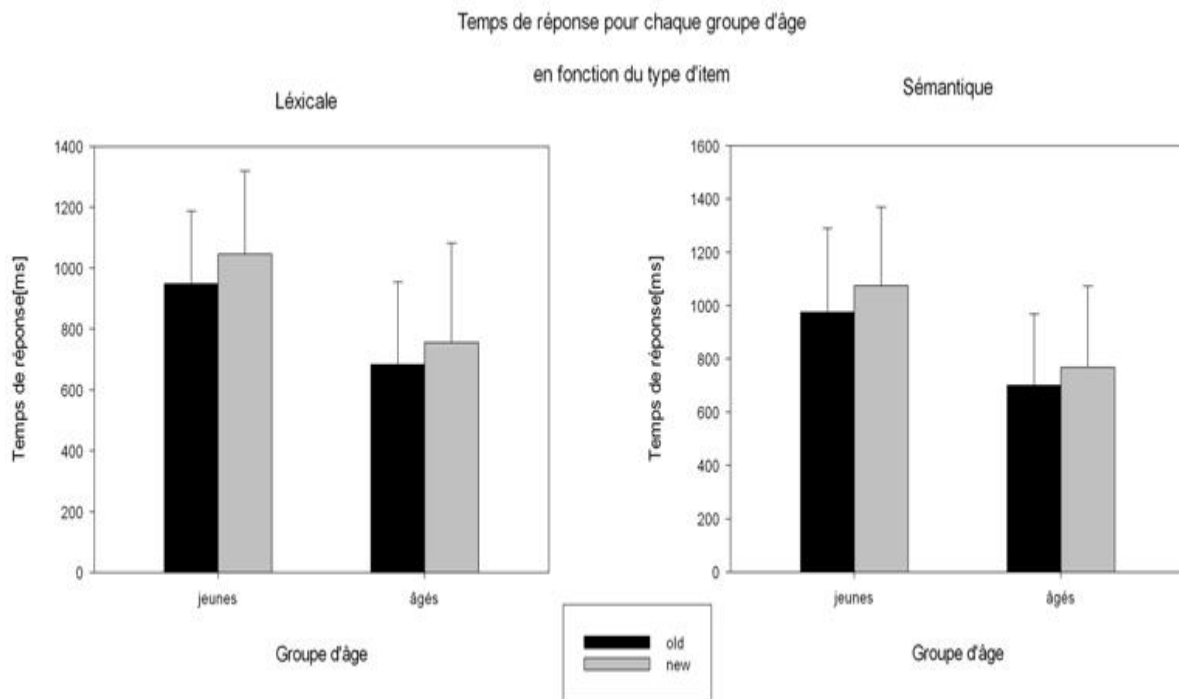


Figure 6.6: Les temps de réponse pour chaque groupe d'âge en fonction du type d'item dans les deux conditions d'encodage révèlent que les adultes âgés se sont montrés plus rapides que les jeunes.

L'effet de facilitation ou amorçage était indiqué par l'effet principal du type d'item produit sur le temps de réponse, montrant que les temps de réponse étaient plus longs pour les mots nouveaux que pour les mots anciens ($p < .0001$). Il n'y a pas eu ni d'effet du type d'encodage ni d'interactions significatives entre effets.

Quant a la prise de conscience des items produits, les résultats montrent également que les mots anciens étaient produits plus vite que les mots nouveaux par les deux groupes d'âge, que ce soit avec ou sans prise de conscience. Dans le groupe de jeunes, les analyses montrent que les mots anciens avec (955 ms) ou sans (982 ms) prise de conscience ont été produits plus rapidement que les mots nouveaux (1059 ms) [$p < .001$ et $p < .001$, respectivement]. Dans le groupe des participants plus âgés, les mots anciens avec (691 ms) et sans conscience (724 ms) ont été produits aussi plus rapidement que les nouveaux mots (759 ms) [$p < .05$ et $p = .08$, respectivement].

6.6.3. Résultats électro-physiologiques

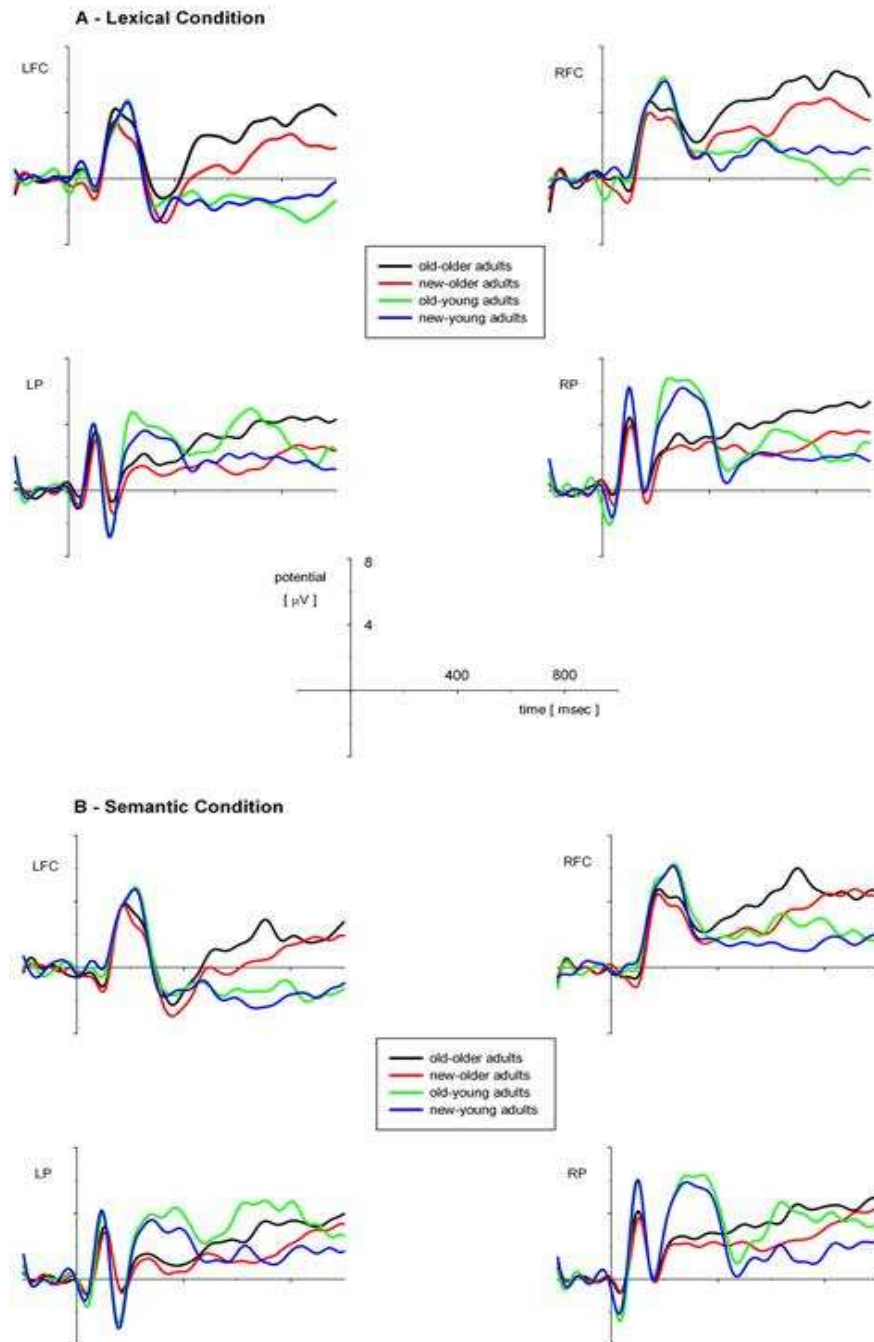


Figure 6.7: Grande moyenne des potentiels évoqués par les trigrammes complétés avec des items étudiés (« old ») et non étudiés (« new »); A: condition d'encodage lexical. B: condition d'encodage sémantique. Abréviations: LFC: fronto-central gauche (F5, F3, FC5, FC3); RFC: fronto-central droit (F4, F6, FC4, FC6); LP: pariéto-occipital gauche (P5, P3, PO7, PO1); RP: pariéto-occipital droit (P4, P6, PO2, PO8).

Les deux groupes d'âge ont montré des effets de répétition des potentiels évoqués dans des sites pariéto-occipitaux, mais seuls les participants âgés présentaient une activité frontale additionnelle. L'amplitude de la composante de type P300 (associée à la mémoire de travail et aux ressources attentionnelles) était plus positive dans les sites pariéto-occipitaux chez les jeunes que chez les participants âgés pour les mots anciens et nouveaux. Ces résultats suggèrent que les personnes âgées très performantes recrutent les sites frontaux pour compenser un faible niveau de fonctionnement pariéto-occipital (reflété par une plus petite amplitude P300 aux sites postérieurs).

6.6.4. Discussion

Nous nous attendions à trouver des effets d'amorçage équivalents dans les deux groupes d'âge. Toutefois, il s'est avéré que les adultes âgés avaient des taux supérieurs de complétion et étaient plus rapides que les jeunes adultes, aussi bien pour les mots amorcés que pour les mots nouveaux. Les données comportementales ainsi que les données EEG sont conformes à l'idée que les personnes âgées, du moins ceux qui ont de très bonnes capacités verbales, pourraient «compenser» les effets négatifs du vieillissement (Cabeza et al., 2002 ; Li, Guo & Jiang, 2008 ; Park & Gutchess, 2004). En somme, nos résultats ont montré que les niveaux de performance des personnes âgées ont été même supérieurs à ceux des adultes jeunes de niveau d'éducation équivalent, et nous pouvons spéculer que leur haut niveau de performance peut avoir été atteint grâce au recrutement additionnel de régions cérébrales plus antérieures que celles qui sont recrutées par les jeunes adultes.

6.7. Discussion générale et conclusion

L'ensemble de nos résultats montre que chez les participants âgés de haut niveau d'études existent des performances qui restent préservées pour les épreuves de mémoire explicite et améliorés lorsqu'il s'agit d'épreuves de mémoire implicite. Ces différences comportementales apparaissent accompagnées par des différences dans l'activité cérébrale, qui pourraient refléter une certaine réorganisation de réseaux neuronaux chez les personnes âgées.

L'hypothèse de la « réserve cognitive » suppose qu'un haut niveau d'intelligence ou d'éducation, ou encore un style de vie actif constituent des capacités de réserve susceptibles de protéger contre les effets du vieillissement normal ou d'une pathologie cérébrale (Cohen, 2000). Un haut niveau de réserve pourrait induire une plus grande possibilité de réorganisation ou de compensation cognitive et cérébrale, laquelle à son tour induirait un meilleur maintien des performances cognitives. Autrement dit, par « réserve cognitive » on sous-entend la capacité à « réorganiser » le recrutement des réseaux cérébraux pour optimiser la performance. Cette réorganisation refléterait l'utilisation de stratégies cognitives différentes. La « réserve cognitive » s'appuierait ainsi sur le développement de mécanismes de compensation cérébraux (utilisation de structures ou réseaux cérébraux qui ne sont pas normalement utilisés afin de compenser un déficit) et cognitif (utilisation de stratégies cognitives alternatives).

Cette hypothèse de la « réserve cognitive » dans le vieillissement normal s'est vue soutenue par plusieurs observations récentes en neuroimagerie, suggérant que les sujets âgés sont en mesure de recourir à des mécanismes de compensation qui sont susceptibles de réduire considérablement l'effet délétère du vieillissement sur la cognition. Ainsi, des études récentes en IRM fonctionnelle ont permis de mettre en évidence, dans différentes tâches de mémoire, un niveau d'activation neuronale bilatérale plus important chez les sujets âgés que chez les sujets jeunes (Anderson et al., 2000 ; Cabeza et al., 1997 ; Park et al., 2001 ; Prull et al., 2000 ; Reuter-Lorenz, 2002 ; West, 1996 ; Raz, 2000 ; Raz et al., 2006). Les données qui montrent une réduction de l'asymétrie hémisphérique au niveau des régions préfrontales pour les adultes âgés ont été synthétisées au sein du modèle HAROLD (pour: « Hemispheric Asymmetry Reduction in OLDer adults », Cabeza, 2002). Le fait que cette activation bilatérale plus importante soit plus marquée chez les sujets âgés les plus performants a permis d'interpréter cette observation comme la marque d'un processus de compensation neurocognitif.

L'ensemble de ces travaux montre que le vieillissement peut être l'objet d'une réorganisation des activités cérébrales. Ces réorganisations accompagnent probablement des changements de stratégies et compenseraient, au moins partiellement, des déficits cognitifs et ou cérébraux. Nos études apportent une validation complémentaire à ce champ de recherche.

Bibliografía

- Allan, K., Doyle, M. C. y Rugg, M. D. (1996). An event-related potential study of word-stem cued recall. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, 4(4), 251-262.
- Allan, K., Robb, W. G. y Rugg, M. D. (2000). The effect of encoding manipulations on neural correlates of episodic retrieval. *Neuropsychologia*, 38(8), 1188-1205.
- Allan, K. y Rugg, M. D. (1997). An event-related potential study of explicit memory on tests of cued recall and recognition. *Neuropsychologia*, 35(4), 387-397.
- Allan, K. y Rugg, M. D. (1998). Neural correlates of cued recall with and without retrieval of source memory. *Neuroreport*, 9(15), 3463-3466.
- Allan, K., Wolf, H. A., Rosenthal, C. R. y Rugg, M. D. (2001). The effect of retrieval cues on post-retrieval monitoring in episodic memory: an electrophysiological study. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, 12(2), 289-299.
- Anderson, N. D., Iidaka, T., Kapur, S., Cabeza, R. y Craik, F. I. M. (2000). The effects of divided attention on encoding- and retrieval-related brain activity: A PET study of younger and older adults. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, 775-792.
- Angel, L., Fay, S., Bouazzaoui, B., Granjon, L. y Isingrini, M. (2009). Neural correlates of cued recall in young and older adults: an event-related potential study. *Neuroreport*, 20(1), 75-79.
- Arbuckle, T. Y. y Gold, D. P. (1993). Aging, inhibition, and verbosity. *Journal of Gerontology*, 48(5), 225-232.

- Arbuckle, T. Y., Gold, D. P., Andres, D., Schwartzman, A. y Chaikelson, J. (1992). The role of psychosocial context, age, and intelligence in memory performance of older men. *Psychology and Aging*, 7(1), 25-36.
- Ball, K., Berch, D. B., Helmers, K. F., Jobe, J. B., Leveck, M. D., Marsiske, M., et al. (2002). Effects of cognitive training interventions with older adults: a randomized controlled trial. *The Journal of the American Medical Association*, 288(18), 2271-2281.
- Ballesteros, S., Gonzalez, M., Mayas, J., Reales, J. M. y Garcia, B. (2009a). Crossmodal object priming in young and older adults: Multisensory processing in vision, touch, and audition. *European Journal of Cognitive Psychology*, 21(2/3), 366-387.
- Ballesteros, S., Nilsson, L. G. y Lemaire, P. (2009b). Ageing, cognition, and neuroscience: An introduction. *European Journal of Cognitive Psychology*, 2-3, 161-175.
- Ballesteros, S. y Reales, J. M. (2004). Intact haptic priming in normal aging and Alzheimer's disease: evidence for dissociable memory systems. *Neuropsychologia*, 42(8), 1063-1070.
- Ballesteros, S., Reales, J. M. y Manga, D. (1999). Implicit and explicit memory for familiar and novel objects presented to touch. *Psicothema*, 11, 785-800.
- Ballesteros, S., Reales, J. M. y Mayas, J. (2007). Picture priming in normal aging and Alzheimer's disease. *Psicothema*, 19(2), 239-244.
- Ballesteros, S., Reales, J. M., Mayas, J. y Heller, M. A. (2008). Selective attention modulates visual and haptic repetition priming: effects in aging and Alzheimer's disease. *Experimental Brain Research*, 189(4), 473-483.

- Balota, D. A., Dolan, P. O. y Duchek, J. M. (2000). Memory changes in healthy older adults. In E. Tulving y F. I. M. Craik (Eds.), *The Oxford Handbook of Memory* (pp. 395-409). New York: Oxford University Press.
- Baltes, P. B. (1991). The many faces of human ageing: toward a psychological culture of old age. *Psychological Medicine*, 21(4), 837-854.
- Baltes, P. B., Freund, A. M. y Li, S. C. (2005). The psychological science of human ageing. In L. Johnson (Ed.), *The Cambridge Handbook of Age and Ageing* (pp. 47-71). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Baltes, P. B. y Lindenberger, U. (1997). Emergence of a powerful connection between sensory and cognitive functions across the adult lifespan: A new window to the study of cognitive ageing? *Psychology and Ageing*, 12, 12-21.
- Beauregard, M., Chertkow, H., Gold, D. y Bergman, S. (2001). The impact of semantic impairment on word stem completion in Alzheimer's disease. *Neuropsychologia*, 39(3), 302-314.
- Bentin, S., McCarthy, G. y Wood, C. C. (1985). Event-related potentials, lexical decision and semantic priming. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 60, 343-355.
- Bentin, S., Moscovitch, M. y Heth, I. (1992). Memory with and without awareness: performance and electrophysiological evidence of savings. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 18(6), 1270-1283.
- Berger, H. (1969). *Hans Berger on the electroencephalogram of man; the fourteen original reports on the human electroencephalogram*. Amsterdam: Elsevier.

- Besson, M., Kutas, M. y Van Petten, C. (1992). An event-related potential (ERP) analysis of semantic congruity and repetition effects in sentences. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4, 132-149.
- Blaxton, T. A. (1989). Investigating dissociations among memory measures: support for a transfer-appropriate processing framework. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 15, 657-668.
- Boutsen, L., Humphreys, G. W., Praamstra, P. y Warbrick, T. (2006). Comparing neural correlates of configural processing in faces and objects: an ERP study of the Thatcher illusion. *Neuroimage*, 32(1), 352-367.
- Bowers, J. S. y Schacter, D. L. (1990). Implicit memory and test awareness. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 16(3), 404-416.
- Brown, A. S. y Mitchell, D. B. (1994). A reevaluation of semantic versus nonsemantic processing in implicit memory. *Memory & Cognition*, 22(5), 533-541.
- Buell, S. J. y Coleman, P. D. (1981). Quantitative evidence for selective dendritic growth in normal human aging but not in Senile Dementia. *Brain Research*, 214, 23-41.
- Burgess, P. W. y Shallice, T. (1996). Response suppression, initiation and strategy use following frontal lobe lesions. *Neuropsychologia*, 34(4), 263-272.
- Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry reduction in older adults: the HAROLD model. *Psychology and Aging*, 17(1), 85-100.
- Cabeza, R., Anderson, N. D., Locantore, J. K. y McIntosh, A. R. (2002). Aging gracefully: compensatory brain activity in high-performing older adults. *Neuroimage*, 17(3), 1394-1402.

- Cabeza, R., Daselaar, S. M., Dolcos, F., Prince, S. E., Budde, M. y Nyberg, L. (2004). Task-independent and task-specific age effects on brain activity during working memory, visual attention and episodic retrieval. *Cerebral Cortex*, 14(4), 364-375.
- Cabeza, R., McIntosh, A. R., Tulving, E., Nyberg, L. y Grady, C. L. (1997). Age-related differences in effective neural connectivity during encoding and recall. *Neuroreport*, 8(16), 3479-3483.
- Cabeza, R., Nyberg, L. y Park, D. C. (2005). Cognitive neuroscience of ageing. Emergence of a new discipline. In R. Cabeza, L. Nyberg and D. C. Park (Eds.), *Cognitive Neuroscience of Ageing* (pp. 3-15). Oxford: Oxford University Press.
- Ceponiene, R., Westerfield, M., Torki, M. y Townsend, J. (2008). Modality-specificity of sensory aging in vision and audition: evidence from event-related potentials. *Brain Research*, 1215, 53-68.
- Chaby, L., Jemel, B., George, N., B., R. y N., F. (2001). An ERP study of famous face incongruity detection in middle-aged. *Brain and Cognition*, 45(3), 357-377.
- Christensen, H., Anstey, K. J., Leach, L. S. y Mackinnon, A. J. (2008). Intelligence, Education and Occupation As Indices of Brain Reserve. In G. Craik y T. A. Salthouse (Eds.), *The Handbook of Ageing and Cognition* (Third ed., pp. 133-189).
- Christensen, H., Jorm, A. F., Henderson, A. S., Mackinnon, A. J., Korten, A. E. y Scott, L. R. (1994). The relationship between health and cognitive functioning in a sample of elderly people in the community. *Age and Ageing*, 23(3), 204-212.
- Christensen, H., Korten, A., Jorm, A. F., Henderson, A. S., Scott, R. y Mackinnon, A. J. (1996). Activity levels and cognitive functioning in an elderly community sample. *Age and Ageing*, 25(1), 72-80.

- Cohen, G. D. (2000). Aging and mental health. In M. H. Beers and R. Berkow (Eds.), *The Merck Manual of Geriatrics* (Third ed., pp. 307-310). Whitehouse Station, NJ: Merck Research Laboratories.
- Cohen, N. J. y Squire, L. R. (1980). Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia : dissociation of knowing how and knowing that. *Science*, *210*, 207-209.
- Content, A., Mousty, P. y Radeau, M. (1990). Brulex, une base de données lexicales informatisée pur le francais écrit et parlé. *L'année Psychologique*, *90*, 551-566.
- Craik, F. I. M. (1986). A functional account of age differences in memory. In F. Klix and H. Hagendorf (Eds.), *Human Memory and Cognitive Capabilities: Mechanisms and Performances* (pp. 409-422). Amsterdam: North-Holland.
- Craik, F. I. M., Govoni, R., Naveh-Benjamin, M. y Anderson, N. D. (1996). The effects of divided attention on encoding and retrieval processes in human memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, *125*, 159-180.
- Craik, F. I. M. y Jennings, J. M. (1992). Human memory. In F. I. M. Craik and T. A. Salthouse (Eds.), *The Handbook of Aging and Cognition* (pp. 51-110). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Craik, F. I. M. y Lockhart, R. S. (1972). Levels of processing: A framework for memory research. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, *11*(6), 671-684.
- Craik, F. I. M. y McDowd, J. M. (1987). Age differences in recall and recognition. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, *13*, 474-479.
- Craik, F. I. M. y Tulving, E. (1975). Depth of processing and the retention of words in episodic memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, *104*, 268-294.

- Croisile, B. (2003). Le vieillissement cognitif: le futur âge d'or des neurones? *Revue de Gériatrie*, 28(5), 395-402.
- Curran, T. (2004). Effects of attention and confidence on the hypothesized ERP correlates of recollection and familiarity. *Neuropsychologia*, 42(8), 1088-1106.
- Czigler, I. y Balazs, L. (2005). Age-related effects of novel visual stimuli in a letter-matching task: an event-related potential study. *Biological Psychology*, 69(2), 229-242.
- Daigneault, S. y Braun, C. M. J. (1993). Working memory and the self-ordered pointing task: further evidence of early prefrontal decline in normal aging. *Journal of Clinical Experimental Neuropsychology*, 15, 881-895.
- Daselaar, S. M., Veltman, D. J., Rombouts, S. A., Raaijmakers, J. G. y Jonker, C. (2003). Neuroanatomical correlates of episodic encoding and retrieval in young and elderly subjects. *Brain*, 126, 43-56.
- Daselaar, S. M., Veltman, D. J., Rombouts, S. A., Raaijmakers, J. G. y Jonker, C. (2005). Aging affects both perceptual and lexical/semantic components of word stem priming: An event-related fMRI study. *Neurobiology of Learning and Memory*, 83(3), 251-262.
- Davis, S. W., Dennis, N. A., Daselaar, S. M., Fleck, M. S. y Cabeza, R. (2008). Que PASA? The posterior-anterior shift in aging. *Cerebral Cortex*, 18(5), 1201-1209.
- Dawson, G. D. (1951). A summation technique for detecting small signals in a large irregular background. *The Journal of Physiology*, 115(1), 2-3.
- de Rotrou, J. (2002). Stimulation cognitive et Vieillesse. In C. Trivalle (Ed.), *Gérontologie préventive* (pp. 395-408): Masson.

- Dempster, F. N. (1992). The rise and fall of the inhibitory mechanism : Toward a unified theory of cognitive development and aging. *Developmental Review, 12*, 45-75.
- Dennis, N. A. y Cabeza, R. (2008). Neuroimaging of healthy cognitive ageing. In F. I. M. Craik and T. A. Salthouse (Eds.), *The Handbook of Ageing and Cognition* (Third ed., pp. 1-54). New York: Psychology Press.
- Donaldson, D. I. y Rugg, M. D. (1998). Recognition memory for new associations: electrophysiological evidence for the role of recollection. *Neuropsychologia, 36*(5), 377-395.
- Duarte, A., Ranganath, C., Trujillo, C. y Knight, R. T. (2006). Intact recollection memory in high-performing older adults: ERP and behavioral evidence. *Journal of Cognitive Neuroscience, 18*(1), 33-47.
- Dustman, R. E. y Snyder, E. W. (1981). Life-span change in visually evoked potentials at central scalp. *Neurobiology of Aging, 2*(4), 303-308.
- Dustman, R. E., Snyder, E. W. y Schlehber, C. J. (1981). Life-span alterations in visually evoked potentials and inhibitory function. *Neurobiology of Aging, 2*(3), 187-192.
- Fabiani, M., Gratton, G. y Coles, M. G. H. (2000). Event-related brain potentials. Methods, theory, and applications. In J. T. Cacioppo, L. G. Tassinary and G. G. Berntson (Eds.), *Handbook of Psychophysiology* (Second ed., pp. 53-84). Cambridge MA: Cambridge University Press.
- Fay, S., Isingrini, M. y Claris, D. (2005a). Effects of depth-of-processing and ageing on word-stem and word-fragment implicit memory tasks: Test of the lexical-processing hypothesis. *European Journal of Cognitive Psychology, 17*, 785-802.

- Fay, S., Isingrini, M. y Pouthas, V. (2005b). Does priming with awareness reflect explicit contamination? An approach with a response-time measure in word-stem completion. *Consciousness and Cognition*, 14, 459-479.
- Fay, S., Isingrini, M., Ragot, R. y Pouthas, V. (2005c). The effect of encoding manipulation on word-stem cued recall: an event-related potential study. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, 24(3), 615-626.
- Fay, S., Pouthas, V., Ragot, R. y Isingrini, M. (2005d). Neural correlates of word-stem priming. *Neuroreport*, 16(11), 1169-1173.
- Finkel, D. y McGue, M. (1993). The origins of individual differences in memory among the elderly: a behavior genetic analysis. *Psychology and Aging*, 8(4), 527-537.
- Fleischman, D. A. (2007). Repetition priming in aging and Alzheimer's disease: an integrative review and future directions. *Cortex*, 43(7), 889-897.
- Fleischman, D. A. y Gabrieli, J. D. (1998). Repetition priming in normal aging and Alzheimer's disease: a review of findings and theories. *Psychology and Aging*, 13(1), 88-119.
- Fleischman, D. A., Wilson, R. S., Gabrieli, J. D., Bienias, J. L. y Bennett, D. A. (2004). A longitudinal study of implicit and explicit memory in old persons. *Psychology and Aging*, 19(4), 617-625.
- Folstein, M. F., Folstein, S. E. y McHugh, P. R. (1975). "Mini-mental state". A practical method for grading the cognitive state of patients for the clinician. *Journal of Psychiatric Research*, 12(3), 189-198.
- Friedman, D. (1990). ERPs during continuous recognition memory for words. *Biological Psychology*, 30(1), 61-87.

- Friedman, D. (2000). Event-related brain potential investigations of memory and aging. *Biological Psychology*, 54(1-3), 175-206.
- Friedman, D. (2003). Cognition and aging: a highly selective overview of event-related potential (ERP) data. *Journal of Clinical Experimental Neuropsychology*, 25(5), 702-720.
- Gabrieli, J. D. (1998). Cognitive neuroscience of human memory. *Annual Review of Psychology*, 49, 87-115.
- Gabrieli, J. D., Keane, M. M., Stanger, B. Z., Kjelgaard, M. M., Corkin, S. y Growdon, J. H. (1994). Dissociations among structural-perceptual, lexical-semantic, and event-fact memory systems in Alzheimer, amnesic, and normal subjects. *Cortex*, 30(1), 75-103.
- Gagnepain, P. (2008). Perceptual priming enhances the creation of new episodic memories. *Consciousness and Cognition*, 17, 276-287.
- Gardiner, J. M., Java, R. I. y Richardson-Klavehn, A. (1996). How level of processing really influences awareness in recognition memory. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 50, 114-122.
- Gauthier, I., Behrmann, M. y Tarr, M. J. (1999). Can face recognition really be dissociated from object recognition? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(4), 349-370.
- Geraci, L. (2006). A test of the frontal lobe functioning hypothesis of age deficits in production priming. *Neuropsychology*, 20(5), 539-548.
- Glei, D. A., Landau, D. A., Goldman, N., Chuang y. L., Rodriguez, G. y Weinstein, M. (2005). Participating in social activities helps preserve cognitive function: an analysis of a longitudinal, population-based study of the elderly. *International Journal of Epidemiology*, 34(4), 864-871.

- Grady, C. L., Maisog, J. M., Horwitz, B., Ungerleider, L. G., Mentis, M. J., Salerno, J. A., et al. (1994). Age-related changes in cortical blood flow activation during visual processing of faces and location. *Journal of Neurosciences*, *14*(3 Pt 2), 1450-1462.
- Grady, C. L., McIntosh, A. R., Horwitz, B., Maisog, J. M., Ungerleider, L. G., Mentis, M. J., et al. (1995). Age-related reductions in human recognition memory due to impaired encoding. *Science*, *269*(5221), 218-221.
- Grady, C. L. yu, H. y Alain, C. (2008). Age-related differences in brain activity underlying working memory for spatial and nonspatial auditory information. *Cerebral Cortex*, *18*(1), 189-199.
- Graf, P. y Schacter, D. L. (1985). Implicit and explicit memory for new associations in normal and amnesic subjects. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, *11*(3), 501-518.
- Graf, P., Squire, L. R. y Mandler, G. (1984). The information that amnesic patients do not forget. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, *10*(1), 164-178.
- Guillaume, C., Clochon, P., Denise, P., Rauchs, G., Guillery-Girard, B., Eustache, F., et al. (2009). Early age-related changes in episodic memory retrieval as revealed by event-related potentials. *Neuroreport*, *20*(2), 191-196.
- Guillaume, C., Guillery-Girard, B., Chaby, L., Lebreton, K., Hugueville, L., Eustache, F., et al. (2008). The time course of repetition effects for familiar faces and objects: An ERP study. *Cerebral Cortex*, *1248*, 146-161.
- Gutchess, A. H., Hebrank, A., Sutton, B. P., Leshikar, E., Chee, M. W., Tan, J. C., et al. (2007). Contextual interference in recognition memory with age. *Neuroimage*, *35*(3), 1338-1347.

- Gutchess, A. H. y Park, D. (2009). Effects of ageing on associative memory for related and unrelated pictures. *European Journal of Cognitive Psychology*, 21(2/ 3), 235 - 254.
- Gutchess, A. H., Welsh, R. C., Hedden, T., Bangert, A., Minear, M., Liu, L. L., et al. (2005). Aging and the neural correlates of successful picture encoding: frontal activations compensate for decreased medial-temporal activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(1), 84-96.
- Habib, R., Nyberg, L. y Nilsson, L. G. (2007). Cognitive and non-cognitive factors contributing to the longitudinal identification of successful older adults in the betula study. *Neuropsychology, Development, and Cognition. Section B, Aging, Neuropsychology and Cognition*, 14(3), 257-273.
- Halgren, E. y Smith, M. E. (1987). Cognitive evoked potentials as modulatory processes in human memory formation and retrieval. *Human Neurobiology*, 6(2), 129-139.
- Hamman, S. B. (1990). Level-of-processing effects in conceptually driven implicit tasks. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 16, 970-977.
- Hasher, L. y Zacks, R. T. (1988). Working memory, comprehension, and aging: A review and a new view. In G. H. Bower (Ed.), *The Psychology of Learning and Motivation* (pp. 193-225). San Diego, Calif: Academic Press.
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A. y Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(6), 223-233.
- Hedden, T. y Gabrieli, J. D. (2004). Insights into the ageing mind: a view from cognitive neuroscience. *Nature Review Neuroscience*, 5(2), 87-96.
- Helkala, E. L., Koivisto, K., Hanninen, T., Vanhanen, M., Kervinen, K., Kuusisto, J., et al. (1996). Memory functions in human subjects with different apolipoprotein E

- phenotypes during a 3-year population-based follow-up study. *Neuroscience Letters*, 204(3), 177-180.
- Henson, R. N. (2003). Neuroimaging studies of priming. *Progress in Neurobiology*, 70(1), 53-81.
- Horn, J. L. (1982). The theory of fluid and crystallized intelligence in relation to concepts of cognitive psychology and aging in adulthood. In F. I. M. Craik and S. Trehub (Eds.), *Aging and Cognitive Processes* (pp. 237-278). New York: Plenum Press.
- Houx, P. J., Vreeling, F. W. y Jolles, J. (1991). Rigorous health screening reduces age effect on memory scanning task. *Brain and Cognition*, 15(2), 246-260.
- Howard, D. V., McAndrews, M. P. y Lasaga, M. I. (1981). Semantic priming of lexical decisions in young and old adults. *Journal of Gerontology*, 36, 707-714.
- Howieson, D. B., Holm, L. A., Kaye, J. A., Oken, B. S. y Howieson, J. (1993). Neurologic function in the optimally healthy oldest old. Neuropsychological evaluation. *Neurology*, 43(10), 1882-1886.
- Hultsch, D. F., Hertzog, C., Small, B. J. y Dixon, R. A. (1999). Use it or lose it: engaged lifestyle as a buffer of cognitive decline in aging? *Psychology and Aging*, 14(2), 245-263.
- Huppert, F. A. (1991). Age-related changes in memory: learning and remembering new information. In F. Boller y J. Grafman (Eds.), *Handbook of Neuropsychology* (Vol. 5, pp. 123-147). Amsterdam: Elsevier.
- Isingrini, M. (1998). Vieillesse et tâches implicites de mémoire : données et interprétations. *Psychologie Française*, 43, 39-54.

- Isingrini, M., Fontaine, R., Tacconnat, L. y Duportal, A. (1995a). Aging and encoding in memory: false alarms and decision criteria in a word-pair recognition task. *International Journal of Aging & Human Development*, 41(1), 79-88.
- Isingrini, M. y Tacconnat, L. (1997). Aspects du vieillissement normal de la mémoire. *Psychologie Française*, 42(4), 319-221.
- Isingrini, M., Vazou, F. y Leroy, P. (1995b). Dissociation of implicit and explicit memory tests: effect of age and divided attention on category exemplar generation and cued recall. *Memory & Cognition*, 23(4), 462-467.
- Itier, R. J., Alain, C., Sedore, K. y McIntosh, A. R. (2007). Early face processing specificity: it's in the eyes! *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(11), 1815-1826.
- Ivy, G. O., MacLeod, C. M., Petit, T. L. y Marcus, E. J. (1992). A physiological framework for perceptual and cognitive changes in aging. In F. I. M. Craik and T. A. Salthouse (Eds.), *The Handbook of Aging and Cognition* (pp. 273-314). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Jacoby, L. L. y Dallas, M. (1981). On the relationship between autobiographical memory and perceptual learning. *Journal of Experimental Psychology: General*, 110, 306-340.
- Jacoby, L. L. y Kelley, C. (1992). Unconscious influences of memory: Dissociations and automaticity. In A. D. Milner y M. D. Rugg (Eds.), *The Neuropsychology of Consciousness* (pp. 201-233). UK: Academic Press.
- Jasper. (1958). EEG and Clinical Neurophysiology. *10*(2), 371-375.
- Jelicic, M., Craik, F. I. M. y Moscovitch, M. (1996). Effects of ageing on different explicit and implicit memory tasks. *European Journal of Cognitive Psychology*, 8(3), 225-234.

- Johnson, M. K., De Leonardis, D. M., Hashtroudi, S. y Ferguson, S. A. (1995). Aging and single versus multiple cues in source monitoring. *Psychology and Aging, 10*(4), 507–517.
- Johnson, R. J. (1995). Event-related potential insights into the neurobiology of memory systems. In F. Boller and J. Grafman (Eds.), *The Handbook of Neuropsychology* (Vol. 10, pp. 135-164). Amsterdam: Elsevier.
- Jones, K. J., Albert, M. S., Duffy, F. H., Hyde, M. R., Naeser, M. y Aldwin, C. (1991). Modeling age using cognitive, psychosocial and physiological variables: the Boston Normative Aging Study. *Experimental Aging Research, 17*(4), 227-242.
- Kail, R. y Salthouse, T. A. (1994). Processing speed as a mental capacity. *Acta Psychologica, 86*(2-3), 199-225.
- Kanwisher, N., McDermott, J. y Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of Neuroscience, 17*(11), 4302-4311.
- Karayanidis, F., Andrews, S., Ward, P. B. y McConaghy, N. (1991). Effects of inter-item lag on word repetition: an event-related potential study. *Psychophysiology, 28*(3), 307-318.
- Katzman, R. (1993). Education and the prevalence of dementia and Alzheimer's disease. *Neurology, 43*(1), 13-20.
- Katzman, R., Terry, R., DeTeresa, R., Brown, T., Davies, P., Fuld, P., et al. (1988). Clinical, pathological, and neurochemical changes in dementia: a subgroup with preserved mental status and numerous neocortical plaques. *Annals of Neurology, 23*(2), 138-144.

- Kennedy, Q. y Mather, M. (2007). Aging, affect and decision making. In K. D. Vohs, R. F. Baumeister y G. Loewenstein (Eds.), *Do Emotions Help or Hurt Decision Making? A Hedgefoxian Perspective* (pp. 245-265). New York: Russell Sage Foundation Press.
- Kliegel, M., Zimprich, D. y Rott, C. (2004). Life-long intellectual activities mediate the predictive effect of early education on cognitive impairment in centenarians: a retrospective study. *Aging & Mental Health*, 8(5), 430-437.
- Kovalchik, S., Camerer, C. F., Grether, D. M., Plott, C. R. y Allman, J. M. (2005). Aging and decision making: a comparison between neurologically healthy elderly and young individuals. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 58(1), 79-94.
- Kramer, A. F., Hahn, S. y Gopher, D. (1999). Task coordination and aging: exploration of executive control processes in the task switching paradigm. *Acta Psychologica*, 101, 339-378.
- Kramer, A. F., Humphrey, D. G., Larish, J. F., Logan, G. D. y Strayer, D. L. (1994). Aging and inhibition: beyond a unitary view of inhibitory processing in attention. *Psychology and Aging*, 9(4), 491-512.
- Kray, J. y Lindenberger, U. (2000). Adult age differences in task-switching. *Psychology and Aging*, 15, 126-147.
- Kutas, M. y Dale, A. (1997). Electrical and magnetic readings of mental functions. In M. D. Rugg (Ed.), *Cognitive Neuroscience* (pp. 197-242). Hove, UK: Psychology Press.
- Kutas, M. y Van Petten, C. (1988). Event-related brain potential studies of language. In P. K. Ackles, J. R. Jennings y M. G. H. Coles (Eds.), *Advances in Psychophysiology* (Vol. 3, pp. 139-187). Greenwich, CT: JAI Press.

- Kutas, M. y Van Petten, C. (1994). Psycholinguistics electrified: Event-related brain potential investigations. In M. Gernsbacher (Ed.), *Handbook of Psycholinguistics* (pp. 83-143). New York: Academic Press.
- La Voie, D. y Light, L. L. (1994). Adult age differences in repetition priming: a meta-analysis. *Psychology and Aging*, 9(4), 539-553.
- Langley, L. K. y Madden, D. J. (2000). Functional neuroimaging of memory: implications for cognitive aging. *Microscopy Research and Technique*, 51(1), 75-84.
- Lebreton, K., Desgranges, B., Landeau, B., Baron, J. C. y Eustache, F. (2001). Visual priming within and across symbolic format using a tachistoscopic picture identification task: a PET study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(5), 670-686.
- Lemaire, P. (1999). *Psychologie Cognitive*: De Boeck Université.
- Lemaire, P. y Bherer, L. (2005). Entraînement cognitif et vieillissement cognitif. In *Psychologie du Vieillissement. Une Perspective Cognitive*. (pp. 317-357). Bruxelles: De Boeck.
- Li, J., Morcom, A. M. y Rugg, M. D. (2004). The effects of age on the neural correlates of successful episodic retrieval: an ERP study. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 4(3), 279-293.
- Li, Q., Guo, C. y Jiang y. (2008). Brain potentials and repetition effects during encoding and retrieval of words. *Neuroreport*, 19(14), 1365-1368.
- Light, L. L. (1991). Memory and aging: four hypotheses in search of data. *Annual Review of Psychology*, 42, 333-376.
- Light, L. L. (1992). The organization of memory in old age. In F. I. M. Craik and T. A. Salthouse (Eds.), *The Handbook of Aging and Cognition* (pp. 111-165). Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates.

- Light, L. L. y Albertson, S. A. (1989). Direct and indirect tests of memory for category exemplars in young and older adults. *Psychology and Aging*, 4(4), 487-492.
- Light, L. L. y La Voie, D. (1993). Direct and indirect measures of memory in old age. In P. Graf and M. E. J. Mason (Eds.), *Implicit Memory* (pp. 207–230). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Light, L. L., Prull, M. W. y Kennison, R. F. (2000a). Divided attention, aging, and priming in exemplar generation and category verification. *Memory & Cognition*, 28(5), 856-872.
- Light, L. L., Prull, M. W., La Voie, D. J. y Healy, M. R. (2000b). Dual-process theories of memory in old age. In T. J. Perfect and E. A. Maylor (Eds.), *Models of Cognitive Aging: Debates in Psychology* (pp. 238–300). London: Oxford University Press.
- Lindenberger, U. y Baltes, P. B. (1994). Sensory functioning and intelligence in old age: a strong connection. *Psychology and Aging*, 9(3), 339-355.
- Logan, S. M., Sandra, A. L., Snyder, A. Z., Morris, J. C. y Bucner, R. L. (2002). Under - Recruitment and Nonselective Recruitment: Dissociable Neural Mechanisms Associated with aging. *Neuron*, 2002, 827-840.
- MacLulich, A. M., Ferguson, K. J., Deary, I. J., Seckl, J. R., Starr, J. M. y Wardlaw, J. M. (2002). Intracranial capacity and brain volumes are associated with cognition in healthy elderly men. *Neurology*, 59(2), 169-174.
- Maki, P. M. y Knopman, D. S. (1996). Limitations of the distinction between conceptual and perceptual implicit memory: a study of Alzheimer's disease. *Neuropsychology*, 10, 464–474.

- Maki, P. M., Zonderman, A. B. y Weingartner, H. (1999). Age differences in implicit memory: Fragmented object identification and category exemplar generation. *Psychology and Aging, 14*, 284-294.
- Mandler, G. (1980). Recognizing: the judgment of previous occurrence. *Psychological Review, 87*, 252-271.
- Mark, R. E. y Rugg, M. D. (1998). Age effects on brain activity associated with episodic memory retrieval. An electrophysiological study. *Brain, 121 (Pt 5)*, 861-873.
- Mayr, U. y Kliegl, R. (2000). Complex semantic processing in old age: does it stay or does it go? *Psychology and Aging, 15(1)*, 29-43.
- Milgram, N. W., Siwak-Tapp, C. T., Araujo, J. y Head, E. (2006). Neuroprotective effects of cognitive enrichment. *Ageing Research Reviews, 5(3)*, 354-369.
- Mitchell, D. B. (1989). How many memory systems? Evidence from aging. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 15(1)*, 31-49.
- Mitchell, B. A. (2002). Successful aging: Integrating contemporary ideas, research findings, and intervention strategies. *Family Relations, 51(3)*, 283-284.
- Mitchell, D. B. y Bruss, P. J. (2003). Age differences in implicit memory: conceptual, perceptual, or methodological? *Psychology and Aging, 18(4)*, 807-822.
- Mittenberg, W., Seidenberg, M., O'Leary, D. S. y DiGiulio, D. V. (1989). Changes in cerebral functioning associated with normal aging. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 11(6)*, 918-932.
- Monti, L. A., Gabrieli, J. D. E., Reminger, S. L., Rinaldi, J. A., Wilson, R. S. y Fleischman, D. A. (1996). Differential effects of aging and Alzheimer's disease upon conceptual implicit and explicit memory. *Neuropsychology, 10*, 101-112.

- Morcom, A. M., Li, J. y Rugg, M. D. (2007). Age effects on the neural correlates of episodic retrieval: increased cortical recruitment with matched performance. *Cerebral Cortex*, 17(11), 2491-2506.
- Morcom, A. M. y Rugg, M. D. (2004). Effects of age on retrieval cue processing as revealed by ERPs. *Neuropsychologia*, 42(11), 1525-1542.
- Morris, C. D., Bransford, J. D. y Franks, J. J. (1977). Levels of processing versus transfer appropriate processing. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 16, 519-533.
- Morse, C. K. (1993). Does variability increase with age? An archival study of cognitive measures. *Psychology and Aging*, 8(2), 156-164.
- Moscovitch, M., Vriezen, E. y Goshen-Gottstein y. (1993). Implicit tests of memory in patients with focal lesions or degenerative brain disorders. In F. Boller y J. Grafman (Eds.), *The Handbook of Neuropsychology* (Vol. 8, pp. 133-173). Amsterdam: Elsevier.
- Mulligan, N. W. (1998). The role of attention during encoding in implicit and explicit memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 24(1), 27-47.
- Näätänen, R. (1992). *Attention and Brain Function*. Hillsdale, N.J: Erlbaum.
- Nessler, D., Johnson, R., Jr., Bersick, M. y Friedman, D. (2006). On why the elderly have normal semantic retrieval but deficient episodic encoding: a study of left inferior frontal ERP activity. *Neuroimage*, 30(1), 299-312.
- Nessler, D., Johnson, R., Jr., Bersick, M. y Friedman, D. (2008). Age-related ERP differences at retrieval persist despite age-invariant performance and left-frontal negativity during encoding. *Neuroscience Letters*, 432(2), 151-156.

- Nielson, K. A., Langenecker, S. A. y Garavan, H. (2002). Differences in the functional neuroanatomy of inhibitory control across the adult life span. *Psychology and Aging, 17*, 56–71.
- Nilsson, L. G. (2003). Memory function in normal aging. *Acta Neurologica Scandinavica, 179*, 7-13.
- Orrell, M. y Sahakian, B. (1995). Education and dementia. *British Medical Journal, 310*(6985), 951-952.
- Osorio, A., Ballesteros, S., Fay, S. y Pouthas, V. (2009). The effect of age on word-stem cued recall: A behavioral and electrophysiological study. *Brain Research, 1289*, 56–68.
- Osorio, A., Fay, S., Ballesteros, S. y Pouthas, V. (2008). Neural correlates of retrieval from explicit memory as a function of age and depth of processing. *A Supplement of the Journal of Cognitive Neuroscience, 42*.
- Osorio, A., Pouthas, V., Fay, S. y Ballesteros, S. (in press). Ageing affects brain activity in highly educated older adults: an ERP study using a word-stem priming task. *Cortex Special Issue, Cognitive Neuroscience of Aging*.
- Paller, K. A. (2000). Neural measures of conscious and unconscious memory. *Behavioral Neurology, 12*(3), 127-141.
- Paller, K. A. y Gross, M. (1998). Brain potentials associated with perceptual priming vs explicit remembering during the repetition of visual word-form. *Neuropsychologia, 36*(6), 559-571.
- Paller, K. A., Hutson, C. A., B., M. B. y Boehm, S. G. (2003). Neural manifestations of memory with and without awareness. *Neuron, 38*, 507-516.

- Paller, K. A. y Kutas, M. (1992). Brain potentials during retrieval provide neurophysiological support for the distinction between conscious recollection and priming. *Journal of Cognitive Neurosciences*, 4, 375-391.
- Paller, K. A., Kutas, M. y McLissac, H. K. (1995). Monitoring conscious recollection via the electrical activity of the brain. *Psychological Science: A Journal of the American Psychological Society*, 6, 107-111.
- Park, D. C. (2000). The basic mechanisms accounting for age-related decline in cognitive function. In D. C. Park y N. Schwarz (Eds.), *Cognitive Aging: A Primer* (pp. 3-22). Philadelphia, Pa: Psychology Press.
- Park, D. C. y Birge, S. J. (2002). Toward optimal health: the experts discuss cognitive function and memory changes. *Journal of Women's Health*, 11(8), 683-689.
- Park, D. C. y Gutchess, A. H. (2004). *Cognitive Neuroscience of Ageing: Linking Cognitive and Cerebral Ageing*. In R. Cabeza, L. Nyberg y D. C. Park (Eds.), (pp. 218-245). New York: Oxford University Press.
- Park, D. C. y Gutchess, A. H. (2005). Long-term memory and aging: a cognitive neuroscience perspective. In R. Cabeza, L. Nyberg and D. C. Park (Eds.), *Cognitive Neuroscience of Aging* (pp. 218-245). New York: Oxford University Press.
- Park, D. C., Gutchess, A. H., Meade, M. L. y Stine-Morrow, E. A. (2007). Improving cognitive function in older adults: nontraditional approaches. *Journal of Gerontology*, 62B, 45-52.
- Park, D. C., Lautenschlager, G., Hedden, T., Davidson, N. S., Smith, A. D. y Smith, P. K. (2002). Models of visuospatial and verbal memory across the adult life span. *Psychology and Aging*, 17(2), 299-320.

- Park, D. C., Polk, T., Mikels, J., Taylor, S. F. y Marshuetz, C. (2001). Cerebral Aging: Integration of brain and behavioral models of cognitive function. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, 3, 151-165.
- Park, D. C., Polk, T. A., Park, R., Minear, M., Savage, A. y Smith, M. R. (2004). Aging reduces neural specialization in ventral visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101(35), 13091-13095.
- Park, D. C. y Reuter-Lorenz, P. (2009). The adaptive brain: aging and neurocognitive scaffolding. *Annual Review of Psychology*, 60, 173-196.
- Parkin, A. J. y Walter, B. M. (1992). Recollective experience, normal aging, and frontal dysfunction. *Psychology and Ageing*, 7, 290-298.
- Perlmutter, M. y Nyquist, L. (1990). Relationships between self-reported physical and mental health and intelligence performance across adulthood. *Journal of Gerontology*, 45(4), P145-155.
- Peters, E., Hess, T. M., Västfjäll, D. y Auman, C. (2007). Adult Age Differences in Dual Information Processes: Implications for the Role of Affective and Deliberative Processes in Older Adults' Decision Making. *Perspectives on Psychological Science*, 2, 1-23.
- Picton, T. W., Lins, O. G. y Scherg, M. (1995). The recording and analysis of event-related potentials. In F. Boller and J. Grafman (Eds.), *Handbook of Neuropsychology*: Elsevier Science B. V.
- Pull, M. W., Gabrieli, J. D. E. y Bunge, S. A. (2000). Age-related changes in memory: A cognitive neuroscience perspective. In F. I. M. Craik and T. A. Salthouse (Eds.), *Handbook of Aging and Cognition* (2nd ed., pp. 91–153). Mahwah, NJ: Erlbaum.

- Ranganath, C. (2006). Working memory for visual objects: complementary roles of inferior temporal, medial temporal, and prefrontal cortex. *Neuroscience*, 139(1), 277-289.
- Rapp, P. R. y Amaral, D. G. (1992). Individual differences in the cognitive and neurobiological consequences of normal aging. *Trends in Neurosciences*, 15(9), 340-345.
- Rappold, V. A. y Hashtroudi, S. (1991). Does organization improve priming? *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 17, 103-114.
- Raz, N. (2000). Aging of the brain and its impact on cognitive performance: Integration of structural and functional findings. In F. I. M. Craik and T. A. Salthouse (Eds.), *Handbook of Aging and Cognition - II* (pp. 1-90). Mahwah, NJ: Erlbaum.
- Raz, N. (2005). The aging brain observed in vivo: differential changes and their modifiers. In R. Cabeza, L. Nyberg y D. C. Park (Eds.), *Cognitive Neuroscience of Aging* (pp. 19-57). New York: Oxford University Press.
- Raz, N., Lindenberger, U., Ghisletta, P., Rodrigue, K. M., Kennedy, K. M. y Acker, J. D. (2006). *Regional changes in the aging brain and their implications for cognition*. Paper presented at the Cognitive Aging Conference, Atlanta, GA.
- Raz, N., Lindenberger, U., Rodrigue, K. M., Kennedy, K. M., Head, D., Williamson, A., et al. (2005). Regional brain changes in aging healthy adults: general trends, individual differences and modifiers. *Cerebral Cortex*, 15(11), 1676-1689.
- Reales, J. M. y Ballesteros, S. (1999). Implicit and explicit representations of visual and haptic objects: A cross-modal study. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 20, 1-25.
- Reuter-Lorenz, P. (2002). New visions of the aging mind and brain. *Trends in Cognitive Science*, 6(9), 394-400.

- Reuter-Lorenz, P. A. y Cappell, K. (2008). Neurocognitive aging and the compensation hypothesis. *Current Directions in Psychological Science*, 17(3), 177-182.
- Reuter-Lorenz, P. A. y Lustig, C. (2005). Brain aging: reorganizing discoveries about the aging mind. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(2), 245-251.
- Reynolds, M. D., Johnston, J. M., Dodge, H. H., DeKosky, S. T. y Ganguli, M. (1999). Small head size is related to low Mini-Mental State Examination scores in a community sample of nondemented older adults. *Neurology*, 53, 228-229.
- Richardson-Klavehn, A. y Gardiner, J. M. (1995). Retrieval volition and memorial awareness in stem completion: an empirical analysis. *Psychological Research*, 57(3-4), 166-178.
- Richardson-Klavehn, A. y Gardiner, J. M. (1996). Cross-modality priming in stem completion reflects conscious memory, but not voluntary memory. *Psychonomic Bulletin Review*, 3, 238-244.
- Roediger, H. L., 3rd, Gallo, D. A. y Geraci, L. (2002). Processing approaches to cognition: the impetus from the levels-of-processing framework. *Memory*, 10(5-6), 319-332.
- Roediger, H. L. y McDermott, K. B. (1993). Implicit memory in normal human subjects. In F. Boller and J. Grafman (Eds.), *Handbook of Neuropsychology* (pp. 63-131). Amsterdam: Elsevier.
- Roediger, H. L., Weldon, M. S. y Challis, B. H. (1989). Explaining dissociations between implicit and explicit measures of retention: A processing account. In H. L. Roediger and F. I. M. Craik (Eds.), *Varieties of Memory and Consciousness: Essays in Honour of Endel Tulving* (pp. 3-39). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Rönnlund, M., Lövdén, M. y Nilsson, L. G. (2008). Cross-Sectional versus Longitudinal Age Gradients of Tower of Hanoi Performance: The Role of Practice Effects and

- Cohort Differences in Education. *Aging, Neuropsychology and Cognition*, 15, 40-67.
- Rönnlund, M. y Nilsson, L. G. (2006). Adult life-span patterns in WAIS block design performance: Cross-sectional versus longitudinal age gradients and relations to demographic predictors. *Intelligence*, 34, 63-78.
- Rowe, J. W. y Kahn, R. L. (1987). Human aging: usual and successful. *Science*, 237(4811), 143-149.
- Rubin, S. R., Van Patten, C., Glisky, E. L. y Newberg, W. M. (1999). Memory conjunction errors in younger and older adults: Event-related potential and neuropsychological data. *Cognitive Neuropsychology*, 16, 459-488.
- Rugg, M. D. (1995). ERPs studies of memory. In M. D. Rugg and M. G. H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of Mind, Event-related Potentials and Cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Rugg, M. D. y Allan, K. (2000). Event-related potential studies of long-term memory. In E. Tulving and F. I. M. Craik (Eds.), *The Oxford Handbook of Memory* (pp. 521-537). Oxford: Oxford University Press.
- Rugg, M. D., Allan, K. y Birch, C. S. (2000). Electrophysiological evidence for the modulation of retrieval orientation by depth of study processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(4), 664-678.
- Rugg, M. D. y Coles, M. G. H. (1995). The ERP and cognitive psychology: conceptual issues. In M. D. Rugg and M. G. H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of Mind* (pp. 27-39). Oxford: Oxford University Press.

- Rugg, M. D. y Doyle, M. C. (1992). Event-related potentials and recognition memory for low-frequency and high-frequency words. *Journal of Cognitive Neurosciences*, 4, 69-79.
- Rugg, M. D. y Doyle, M. C. (1994). Event-related potentials and stimulus repetition in indirect and direct tests of memory. In H. Heinze, T. Munte and G. R. Mangun (Eds.), *Cognitive Electrophysiology*: Birkhauser.
- Rugg, M. D. y Henson, R. N. A. (2002). Episodic memory retrieval: an (event-related) functional neuroimaging perspective. In A. E. Parker (Ed.), *The Cognitive Neuroscience of Memory Encoding and Retrieval* (pp. 3-38): Psychology Press.
- Rugg, M. D., Mark, R. E., Walla, P., Schloerscheidt, A. M., Birch, C. S. y Allan, K. (1998). Dissociation of the neural correlates of implicit and explicit memory. *Nature*, 392(6676), 595-598.
- Rugg, M. D. y Nagy, M. E. (1989). Event-related potentials and recognition memory for words. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 72(5), 395-406.
- Rugg, M. D. y Nieto-Vegas, M. (1999). Modality-specific effects of immediate word repetition: electrophysiological evidence. *Neuroreport*, 10(12), 2661-2664.
- Rugg, M. D. y Wilding, E. L. (2000). Retrieval processing and episodic memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(3), 108-115.
- Rypma, B. y D'Esposito, M. (2000). Isolating the neural mechanisms of age-related changes in human working memory. *Nature Neuroscience*, 3(5), 509-515.
- Salthouse, T. A. (1990). Influence of experience on age differences in cognitive functioning. *Human Factors*, 32(5), 551-569.
- Salthouse, T. A. (1992). Influence of processing speed on adult age differences in working memory. *Acta Psychologica*, 79(2), 155-170.

- Salthouse, T. A. (1996). The processing-speed theory of adult age differences in cognition. *Psychological Review*, 103(3), 403-428.
- Satz, P. (1993). Brain reserve capacity on symptom onset after brain injury: A formulation and review of evidence for threshold theory. *Neuropsychology*, 7, 273-295.
- Scarmeas, N. y Stern y. (2003). Cognitive reserve and lifestyle. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 25(5), 625-633.
- Schacter, D. L., Alpert, N. M., Savage, C. R., Rauch, S. L. y Albert, M. S. (1996). Conscious recollection and the human hippocampal formation: evidence from positron emission tomography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(1), 321-325.
- Schacter, D. L., Bowers, J. y Booker, J. (1989). Intention, awareness, and implicit memory: The retrieval intentionality criterion. In L. S., D. J. C. and K. K. (Eds.), *Implicit Memory: Theoretical Issues*. (pp. 47-65). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Schacter, D. L., Cooper, L. A. y Valdiserri, M. (1992). Implicit and explicit memory for novel visual objects in older and younger adults. *Psychology and Aging*, 7(2), 299-308.
- Schaie, K. W. (1996). *Intellectual development in adulthood. The Seattle Longitudinal Study*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Schonfield, D. y Robertson, B. A. (1966). Memory storage and aging. *Canadian Journal of Psychology*, 20(2), 228-236.
- Schooler, C., Mulatu, M. S. y Oates, G. (1999). The continuing effects of substantively complex work on the intellectual functioning of older workers. *Psychobiology of Aging*, 14(3), 483-506.

- Schwartzman, A. E., Gold, D., Andres, D., Arbuckle, T. Y. y Chaikelson, J. (1987). Stability of intelligence: a 40-year follow-up. *Canadian Journal of Psychology*, 41(2), 244-256.
- Small, B. J., Hultsch, D. F. y Masson, M. E. (1995). Adult age differences in perceptually based, but not conceptually based implicit tests of memory. *The Journals of Gerontology. Series B, Psychological Sciences and Social Sciences*, 50(3), P162-170.
- Smith, M. E. y Guster, K. (1993). Decomposition of recognition memory event-related potentials yields target, repetition, and retrieval effects. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 86(5), 335-343.
- Snyder, E. W., Dustman, R. E. y Shearer, D. E. (1981). Pattern reversal evoked potential amplitudes: life span changes. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 52(5), 429-434.
- Spear, P. D. (1993). Neural bases of visual deficits during aging. *Vision Research*, 33(18), 2589-2609.
- Spencer, W. D. y Raz, N. (1994). Memory for facts, source, and context: can frontal lobe dysfunction explain age-related differences? *Psychology and Aging*, 9(1), 149-159.
- Spencer, W. D. y Raz, N. (1995). Differential effects of aging on memory for content and context: a meta-analysis. *Psychology and Aging*, 10(4), 527-539.
- Squire, L. R. (1992). Memory and the hippocampus: a synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychological Review*, 99(2), 195-231.
- Squire, L. R., Knowlton, B. y Musen, G. (1993). The structure and organization of memory. *Annual Review of Psychology*, 44, 453-495.

- Squire, L. R., Zola-Morgan, J. G., Amaral, D. G., Winters, B. D., Petersen, S. E., Videen, T. O. y Raichle, M. E. (1992). Activation of the hippocampus in normal humans: a functional anatomical study of memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89(5), 1837-1841.
- Squires, N. K., Squires, K. C. y Hillyard, S. A. (1975). Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 38(4), 387-401.
- Srinivas, K. y Roediger, H. L. (1990). Classifying implicit memory tests: Category association and anagram solution. *Journal of Memory and Language*, 29, 389-412.
- Stern y. (2002). What is cognitive reserve? Theory and research application of the reserve concept. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 8(3), 448-460.
- Sutton, S., Braren, M., Zubin, J. y John, E. R. (1965). Evoked potential correlates of stimulus uncertainty. *Science*, 150, 1187-1188.
- Swick, D. y Knight, R. T. (1997). Event-related potentials differentiate the effects of aging on word and nonword repetition in explicit and implicit memory tasks. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 23(1), 123-142.
- Swick, D. y Knight, R. T. (1999). Contributions of prefrontal cortex to recognition memory: electrophysiological and behavioral evidence. *Neuropsychology*, 13(2), 155-170.
- Syssau, A. (1998). *Le vieillissement de la mémoire: Approche globale et approche analytique*. Paris: Armand Colin.
- Toth, J. P., Reingold, E. M. y Jacoby, L. L. (1994). Toward a redefinition of implicit memory: process dissociations following elaborative processing and self-generation.

Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory, 20(2), 290-303.

Trott, C. T., Friedman, D., Ritter, W., Fabiani, M. y Snodgrass, J. G. (1999). Episodic priming and memory for temporal source: event-related potentials reveal age-related differences in prefrontal functioning. *Psychology and Aging*, 14(3), 390-413.

Tsivilis, D., Otten, L. J. y Rugg, M. D. (2001). Context effects on the neural correlates of recognition memory: an electrophysiological study. *Neuron*, 31(3), 497-505.

Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. In E. Tulving y W. Donaldson (Eds.), *Organization of Memory*. New York: Academic Press.

Tulving, E. (1995). Organization of memory: Quo Vadis ? In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The Cognitive Neuroscience* (pp. 301-306). Cambridge: A Bradford Book: The MIT Press.

Tulving, E., Kapur, S., Craik, F. I., Moscovitch, M. y Houle, S. (1994). Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory: positron emission tomography findings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(6), 2016-2020.

Tulving, E. y Thomson, D. M. (1973). Encoding specificity and retrieval processes in episodic memory. *Psychological Review*, 80, 352-373.

Van der Linden, M., Brédart, S. y Beerten, A. (1994). Age-related differences in updating working memory. *British Journal of Psychology*, 85, 145-152.

Van Petten, C., Kutas, M., Kluender, R., Mitchener, M. y McIsaac, H. (1991). Fractionating the word repetition effect with event-related potentials. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3, 131-150.

- Van Petten, C., Plante, E., Davidson, P. S., Kuo, T. Y., Bajuscak, L. y Glisky, E. L. (2004). Memory and executive function in older adults: relationships with temporal and prefrontal gray matter volumes and white matter hyperintensities. *Neuropsychologia*, *42*, 1313-1335.
- Vance, D. E., Webb, N. M., Marceaux, J. C., Viamonte, S. M., Foote, A. W. y Ball, K. K. (2008). Mental stimulation, neural plasticity, and aging: directions for nursing research and practice. *The Journal of Neuroscience Nursing: Journal of the American Association of Neuroscience Nurses*, *40*(4), 241-249.
- Verhaeghen, P. (2003). Aging and vocabulary scores: a meta-analysis. *Psychology and Aging*, *18*(2), 332-339.
- Verhaeghen, P., Marcoen, A. y Goossens, L. (1992). Improving memory performance in the aged through mnemonic training: a meta-analytic study. *Psychology and Aging*, *7*(2), 242-251.
- Verhaeghen, P., Marcoen, A. y Goossens, L. (1993). Facts and fiction about memory aging: a quantitative integration of research findings. *Journal of Gerontology*, *48*(4), 157-171.
- Veroff, A. E. (1980). The neuropsychology of aging. Qualitative analysis of visual reproductions. *Psychological Research*, *41*(2-3), 2590-2568.
- Vilberg, K. L., Moosavi, R. F. y Rugg, M. D. (2006). The relationship between electrophysiological correlates of recollection and amount of information retrieved. *Cerebral Cortex*, *1122*(1), 161-170.
- Wagner, A. D., Shannon, B. J., Kahn, I. y Buckner, R. L. (2005). Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval. *Trends in Cognitive Sciences*, *9*(9), 445-453.

- Walter, W. G., Cooper, R., Aldridge, V. J., McCallum, W. C. y Winter, A. L. (1964). Contingent negative variation: An electric sign of sensori-motor association and expectancy in the human brain. *Nature*, 203, 380-384.
- Wegesin, D. J., Friedman, D., Varughese, N. y Stern y. (2002). Age-related changes in source memory retrieval: an ERP replication and extension. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, 13(3), 323-338.
- Weldon, M. S. y Coyote, K. C. (1996). Failure to find the picture superiority effect in implicit conceptual memory tests. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, & Cognition*, 22, 670-686.
- West, R. L. (1996). An application of prefrontal cortex function theory to cognitive aging. *Psychological Bulletin*, 120(2), 272-292.
- Wiggs, C. L. y Martin, A. (1994). Aging and feature-specific priming of familiar and novel stimuli. *Psychology and Aging*, 9(4), 578-588.
- Wilding, E. L., Doyle, M. C. y Rugg, M. D. (1995). Recognition memory with and without retrieval of context: an event-related potential study. *Neuropsychologia*, 33(6), 743-767.
- Wilding, E. L. y Rugg, M. D. (1996). An event-related potential study of recognition memory with and without retrieval of source. *Brain*, 119 (Pt 3), 889-905.
- Willis, S. L., Tennstedt, S. L., Marsiske, M., Ball, K., Elias, J., Koepke, K. M., et al. (2006). Long-term effects of cognitive training on everyday functional outcomes in older adults. *The Journal of the American Medical Association* , 296(23), 2805-2814.

- Wilson, R., Barnes, L. y Bennett, D. (2003). Assessment of lifetime participation in cognitively stimulating activities. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 25(5), 634-642.
- Wolk, D. A., Schacter, D. L., Berman, A. R., Holcomb, P. J., Daffner, K. R. y Budson, A. E. (2004). An electrophysiological investigation of the relationship between conceptual fluency and familiarity. *Neuroscience Letters*, 369(2), 150-155.
- Yonelinas, A. P. (2001). Components of episodic memory: The contribution of recollection and familiarity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B*, 356, 1363-1374.
- Zacks, R. T., Hasher, L. y Li, K. Z. H. (2000). Human memory. In F. I. M. Craik and T. A. Salthouse (Eds.), *The Handbook of Aging and Cognition* (Vol. 293-375). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.

ANEXOS

Anexo 1. Listas de palabras utilizadas en nuestros dos experimentos

Estas son las listas de palabras que fueron utilizadas en los bloques de “codificación-test” de nuestros experimentos. Las palabras utilizadas provienen de una base de datos léxica informatizada de la Lengua Francesa, llamada Brulex (Content, Mousty et Radeau, 1990). En estas listas, al lado de cada palabra se indica su frecuencia de aparición en la lengua. Se trata del campo FRLEX de dicha base de datos. El valor de la frecuencia indicado en ese campo representa el número de ocurrencias de las palabras expresado en tanto por 100 millones, calculado a partir de una muestra extraída de un cuerpo léxico de 23,5 millones de palabras constituido de textos literarios (novelas, ensayos, poemas y obras dramáticas) publicados entre 1919 y 1964.

Lista 1		Lista 2		Lista 3	
ACCOLADE	148	AFFLUENT	140	ABSCISSE	21
ACROPOLE	102	AMPERE	8	AGRUMES	21
ASPIRINE	89	BAGNARD	270	AUTOPSIE	102
BALAFRE	29	BANQUISE	72	BARRETTE	34
BASSINE	178	BLASON	195	BOUSSOLE	238
CABILLAUD	4	CADASTRE	59	CAMBOUIS	140
CENDRIER	272	CASSIS	238	CANCRE	195
CHARADE	85	CATAPULTE	55	CHOMEUR	348
COCOTIER	174	CIRAGE	119	CLAVICULE	72
CREVASSE	263	CITHARE	59	COLLECTE	106
CRIQUE	170	DERAPAGE	25	CYCLAMEN	17
CURARE	12	DEVINETTE	161	DENTITION	34
DEBALLAGE	76	DOCTORAT	170	DETECTIVE	191
DESERTEUR	310	ECOUTEUR	161	DICTON	178
DIADEME	0	EQUERRE	119	DOMINO	187
ECHARDE	80	ESTUAIRE	212	ECLAIREUR	170

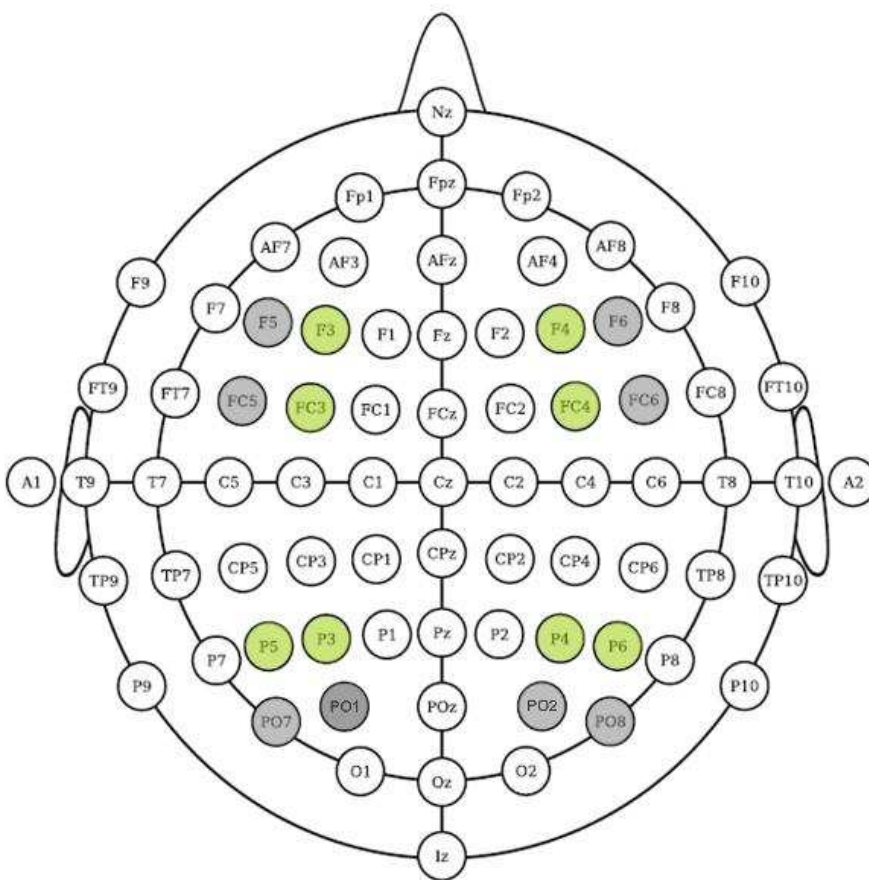
ENTRACTE	102	FAUCON	208	ESCALOPE	68
ESSAYAGE	127	FLEXION	80	EXTINCTEUR	4
FACTURE	319	FRIGIDAIRE	80	FARANDOLE	93
FEUILLETON	221	FUSAIN	178	FERMOIR	93
GESIER	59	GALAXIE	42	FORFAIT	297
GUEPARD	89	GENCIVE	229	FROMENT	225
GUIDON	136	GRILLADE	80	GARDON	25
HAMSTER	0	HEMOPHILIE	8	GIROLLE	12
HOMELIE	80	INSULINE	63	HALAGE	93
HYDROLYSE	8	INTERNAT	119	HARPON	63
INCLUSION	29	LARDON	59	INGREDIENT	131
LAVERIE	4	LITERIE	102	JONQUILLE	93
LEGATION	131	MAJORATION	80	LAINAGE	225
LIBELLULE	170	MENOTTE	229	LOUCHE	46
MADELEINE	195	METEORITE	4	MAGNESIUM	110
MALLETTE	127	MIRABELLE	89	MATRAQUE	76
MEDIUM	216	MOTARD	12	MISTRAL	106
MINCEUR	119	NOUGAT	165	MONITEUR	204
MOLAIRE	89	OCCIPUT	59	MUSELIERE	42
NECROSE	12	ORGELET	25	NEURONE	80
NOTICE	263	PACOTILLE	97	OFFICINE	110
OPERCULE	8	PANOPLIE	102	PAPILLE	42
PAILLASSON	195	PENDAISON	46	PEDALIER	12
PALUDISME	89	PILOTAGE	51	PISSENLIT	119
PERCUSSION	165	PLUMEAU	102	PITRERIE	51
PINGOUIN	42	POMMADE	97	PORTILLON	170
PLIAGE	0	POUPON	119	PRIMATE	127
POLOCHON	12	QUENELLE	42	RACISME	80
POTERIE	182	RANGEMENT	110	RATURE	216
QUATRAIN	80	REDEVANCE	55	RECTORAT	12
RAMBARDE	46	RETOUCHE	404	REFECTOIRE	336
RENGAINE	161	ROTISSERIE	8	REVEILLON	144
ROMARIN	34	SATELLITE	238	RONDELLE	131
SABLIER	119	SEPTENNAT	21	SAUVETEUR	263
SENTEUR	472	SINUSITE	17	SCAROLE	12
SOIGNEUR	17	SOLFEGE	123	SEICHE	42
STATUETTE	225	SOUCOUBE	310	SOMMIER	131
TARTRE	38	STRABISME	42	SPECIMEN	302
THEOREME	302	TENDON	106	SUCETTE	38
TIMBALE	165	TORNADE	268	TOMBOLA	51
TURBOT	34	TRUAND	51	TOUPIE	251
VALIDATION	0	VARICE	102	VACATION	17
VERGLAS	85	VIGNETTE	110	VESICULE	165
VIREMENT	34	VOILIER	399	VOLTIGE	34

Lista 4		Lista 5		Lista 6	
ALLIGATOR	59	AMIDON	63	ANGINE	153
ARCHIPEL	242	ANTIDOTE	136	APPENTIS	136
ASTIGMATE	0	ARTICHAUT	144	AVIRON	148
BATONNET	140	BERGAMOTE	17	BAIGNADE	68
BIBERON	178	BISCOTTE	55	BONBONNE	80
BROCANTE	12	BRIOCHE	136	BRASSARD	131
CALUMET	25	CAPUCHE	12	CARTILAGE	89
CAVIAR	89	CELLULITE	8	CERCEAU	319
CHIRURGIE	212	CHEVALET	268	COMETE	336
CLIVAGE	59	CONDIMENT	63	CORMORAN	80
CROQUIS	327	COUPLET	370	CULASSE	76
CUISSON	148	DISPENSE	127	DECALAGE	153
DEPANNAGE	8	DORADE	38	DEMARREUR	12
DROMADAIRE	59	DOUILLE	97	DIVIDENDE	85
ELECTRON	170	ECUSSON	233	ECRITURE	0
EMBRUN	140	ENCOCHE	55	EFFRACTION	165
EMPRISE	374	ENGRENAGE	297	ETALON	259
ESPADON	0	EPILOGUE	123	EXPERTISE	38
FANTASME	242	FILATURE	136	FAISAN	251
FICHIER	110	FOUINE	174	FINITION	4
FLAGEOLET	42	FRELON	59	FLORILEGE	34
GERONDIF	8	GAZOUILIS	80	GAMETE	8
GREDIN	136	GLADIATEUR	110	GEOLOGIE	140
HANDICAP	68	GLOSSAIRE	17	GOUACHE	68
HOROSCOPE	106	GRAVEUR	174	HERMINE	233
INDEMNITE	251	HOUBLON	51	HYPOTENUSE	8
LANDAU	157	HUMORISTE	93	IMPACT	34
LIGAMENT	8	IMMIGRANT	80	INVERSION	251
MACAQUE	46	INFLUX	170	LABORANTIN	8
MASSAGE	114	LAMBRIS	89	LEVITATION	29
MERCERIE	102	LOCATION	191	LOTION	29
MICTION	12	MARMELADE	148	MAIGREUR	263
MOIGNON	212	MEUGLEMENT	114	MAQUETTE	174
MOUSSON	144	MODULE	38	MILICE	344
OBSEQUES	276	MUTINERIE	63	MORILLE	34
OCTOGONE	0	NAVARIN	0	NATURISME	21
ORTHOPEDIE	8	ORANGEADE	119	OREILLONS	12
PAQUERETTE	127	OURSON	46	ORIGAN	17
PASSOIRE	51	PAGODE	148	PARACHUTE	153
PELUCHE	233	PATINOIRE	42	PAUPIETTE	8
PHOSPHATE	63	PIEUVRE	157	PHARAON	225
PLOMBAGE	0	POIREAU	174	PIGMENT	25
POSTILLON	123	PONCHO	12	PLACENTA	46
PSYCHOSE	280	RAINURE	123	PREDATEUR	25
QUICHE	4	RAPPORTAGE	0	PROVISEUR	170
RAVIOLI	4	RELAIS	314	RADIATEUR	178
REPTILE	357	RESIDENT	110	REGLISSE	72
RICOCHET	119	SACOCHE	157	REMORQUE	140
ROULADE	46	SANTON	17	RIVERAIN	110
SALOPETTE	34	SECATEUR	140	ROSACE	153
SAVANE	174	SIMULATEUR	93	SARBACANE	25

SONDAGE	144	SORBET	102	SEMESTRE	110
SPARADRAP	25	SUPERFICIE	187	SERINGUE	327
SUBVENTION	165	SYNDROME	127	SIGNATAIRE	97
SYMBIOSE	114	TELEPATHIE	97	SURNOM	370
TALISMAN	191	TRACTEUR	136	TANDEM	25
TREMLIN	221	TRICHEUR	114	TAPIOCA	17
TROGNON	97	VENTOUSE	182	TAUDIS	259
VANDALE	46	VISIERE	314	TONSURE	59
VITAMINE	93	VOYANCE	55	VIADUC	110

Anexo 2. Esquema de los electrodos utilizados en los experimentos

En este anexo se muestra un esquema de los electrodos del sistema 10-20. Aparecen resaltados en color los electrodos que fueron utilizados para el análisis de datos de nuestros experimentos (memoria implícita, en verde y gris; memoria explícita, en verde).



Anexo 3. Resumen de los análisis de datos del estudio de la memoria implícita

ANOVAS de las medidas de rendimiento			
		F	p
<i>Facilitación [priming]</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	9.69	0.005
	Tipo de codificación	10.65	0.005
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de codificación	0.25	NS
<i>Nivel de consciencia [awareness]</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	0.02	NS
	Tipo de codificación	130.18	0.0001
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de codificación	0.15	NS

ANOVAS de los tiempos de reacción			
		F	p
<i>Tiempos de reacción</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	6.56	0.05
	Tipo de codificación	2.31	NS
	Tipo de ítem	25.33	0.0001
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de codificación	0.24	NS
	Edad x Tipo de ítem	0.77	NS
<i>Tiempos de reacción para palabras estudiadas</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	5.2	0.05
	Nivel de consciencia	1.60	NS
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Nivel de consciencia	0.02	NS

ANOVAS de los datos electrofisiológicos en el periodo de latencia de 400 a 800 ms

		F	p
Análisis global			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	0.44	NS
	Tipo de codificación	2.82	NS
	Tipo de ítem	35.09	0.0001
	Localización	1.87	NS
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de ítem	1.12	NS
	Tipo de codificación x tipo de ítem	0.22	NS
	Edad x Tipo de ítem x tipo de codificación	1.73	NS
	Edad x Tipo de ítem x localización	6.29	0.05
Localización Frontal			
<i>Efectos Principales</i>			
	Tipo de ítem	13.06	0.005
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de ítem	3.32	~ 0.08
Localización Parietal			
<i>Efectos Principales</i>			
	Tipo de ítem	59.17	0.0001
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de ítem	0.05	NS
Ítems producidos que fueron estudiados			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	0.59	NS
	Nivel de consciencia	0.01	NS
	Localización	2.41	NS
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Nivel de consciencia	0.38	NS

ANOVAS de los datos electrofisiológicos del componente P300 (periodo de latencia de 200 a 400 ms)			
		F	p
Análisis global			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	4.28	0.05
	Tipo de codificación	8.92	0.001
	Tipo de ítem	0.80	NS
	Localización	100.78	0.0001
	Hemisferio	5.06	0.05
<i>Interacciones</i>			
	Hemisferio x Localización	5.37	0.05
	Tipo de ítem x Hemisferio x Localización	4.38	0.05
	Edad x Tipo de ítem x Localización	4.38	0.05
Localización Frontal			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	0.34	NS
	Tipo de codificación	5.09	0.05
	Hemisferio	59.51	0.0001
Localización Parietal			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	6.07	0.05
	Tipo de codificación	11.12	0.005
	Tipo de ítem	3.45	~0.07
	Hemisferio	39.28	0.0001

Anexo 4. Resumen de los análisis de datos del estudio de la memoria explícita

ANOVAS de las medidas de rendimiento			
		F	p
Aciertos [Hits]			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	1.9	NS
	Tipo de codificación	64.92	0.0001
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de codificación	0.009	NS
Falsas Alarmas [FA]			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	2.62	NS
	Tipo de codificación	7.5	0.05
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de codificación	0.23	NS
Precisión del reconocimiento [Pr = Hits - FA]			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	0.25	NS
	Tipo de codificación	68.9	0.0001
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de codificación	0.02	NS
Sesgo de respuesta [Br = FA / (1 - Pr)]			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	3.13	~ 0.09
	Tipo de codificación	2.49	NS
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de codificación	3.15	~ 0.08
Probabilidad condicional de reconocimiento correcto			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	1.45	NS
	Tipo de codificación	91.1	0.0001
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de codificación	0.001	NS
Compleción de palabras nuevas			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	1.68	NS
	Tipo de codificación	0.5	NS
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de codificación	0.64	NS

ANOVAS de los tiempos de reacción			
		F	p
<i>Tiempos de reacción</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	8.72	0.05
	Tipo de codificación	0.02	NS
	Tipo de ítem	51.37	0.0001
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de codificación	2.40	NS
	Edad x Tipo de ítem	15.33	0.001

ANOVAS de los datos electrofisiológicos en localización Frontal			
		F	p
<i>Periodo de Latencia 400-600 ms.</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Tipo de ítem	15.68	0.005
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de ítem x Tipo de codificación	6.64	0.05
<i>Periodo de Latencia 600-800 ms.</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Tipo de ítem	21.03	0.005
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de ítem	0.04	NS
	Tipo de ítem x Hemisferio	11.66	0.005
	Edad x Tipo de ítem x Hemisferio	0.93	NS
<i>Periodo de Latencia 800-1000 ms.</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Tipo de ítem	17.79	0.005
<i>Interacciones</i>			
	Tipo de ítem x Tipo de codificación	6.94	0.05

ANOVAS de los datos electrofisiológicos en localización Parietal			
		F	p
<i>Periodo de Latencia 400-600 ms.</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Tipo de ítem	14.09	0.005
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de ítem	0.21	NS
	Edad x Tipo de ítem x Tipo de codificación	1.31	NS
<i>Periodo de Latencia 600-800 ms.</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Tipo de ítem	43.6	0.0001
<i>Interacciones</i>			
	Edad x Tipo de ítem	0.52	NS
	Edad x Tipo de ítem x Tipo de codificación	0.16	NS
<i>Periodo de Latencia 800-1000 ms.</i>			
<i>Efectos Principales</i>			
	Tipo de ítem	15.58	0.005
<i>Interacciones</i>			
	Tipo de ítem x Tipo de codificación	11.12	0.005

ANOVAS de los datos electrofisiológicos en localización Parietal del componente de latencia temprana N1 (150-250 ms.)			
		F	p
<i>Efectos Principales</i>			
	Edad	8.20	0.01



Alexandra Patricia Osorio Zamorano

**Memorias Implícita y Explícita.
Disociaciones Conductuales y Electrofisiológicas en Jóvenes y Mayores
con Alto Nivel Educativo**

2009