



TESIS DOCTORAL

**ACTIVIDAD OSCILATORIA CEREBRAL EN
TAREAS DE MEMORIA HÁPTICA IMPLÍCITA
Y EXPLÍCITA PARA OBJETOS FAMILIARES:
UN ESTUDIO CON JÓVENES Y MAYORES**

Manuel Sebastián Carrasco

Licenciado en Psicología

Programa de Doctorado “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, 2010

Departamento de Psicología Básica II
Facultad de Psicología
Universidad Nacional de Educación a Distancia

**ACTIVIDAD OSCILATORIA CEREBRAL EN TAREAS DE MEMORIA
HÁPTICA IMPLÍCITA Y EXPLÍCITA PARA OBJETOS FAMILIARES:
UN ESTUDIO CON JÓVENES Y MAYORES**

Autor:

Manuel Sebastián Carrasco

Licenciado en Psicología

Directora:

Dra. Soledad Ballesteros Jiménez

Catedrática de Psicología Básica

AGRADECIMIENTOS

No puedo sino agradecer a la profesora Soledad Ballesteros, Directora de esta Tesis Doctoral, su confianza y paciencia. Hubo de lidiar durante los últimos años con un alumno testarudo y perfeccionista hasta rayar lo compulsivo, creo que con éxito. A su brillante supervisión y exigentes revisiones se deben la mayoría de las virtudes que el presente trabajo pueda poseer. Los defectos, en cambio, sólo a mí deben achacarse. Trabajar bajo su dirección ha supuesto tanto un estimulante reto intelectual como una extraordinaria responsabilidad. Espero haber estado a la altura de sus expectativas.

El Dr. Francisco Muñoz supervisó mis primeros pasos en el campo de la Psicofisiología durante el transcurso del proyecto SOMAPS. Agradezco todas y cada una de sus lecciones. Al profesor José Manuel Reales debo agradecer sus numerosas observaciones respecto al diseño y análisis estadísticos de esta investigación. Gracias también a la ya profesora Julia Mayas por su apoyo y aliento en momentos difíciles. No quisiera olvidarme de la profesora Beatriz García, a quien agradezco ante todo su empatía y franqueza. También debo mencionar a las que han sido mis compañeras durante este periodo de formación, la Dra. Alexandra Osorio y las investigadoras Anna Fusari y Pilar Toril, así como a los miembros del Departamento de Psicología Básica II. He de agradecer además el valioso consejo de los doctores Rosario Verduga y Carlos Fernández Viadero. Por último, si bien no menos importante, agradezco muy especialmente a la Dra. Laura Gil sus revisiones de formato y comentarios respecto a la redacción del presente trabajo.

Debo agradecer a la Comisión Europea la financiación recibida a través de los Proyectos Europeos SOMAPS (FP6-2005-NEST-Path No. 043432) y AGNES (FP7-2008-AAL), y a la Comunidad de Madrid el apoyo económico ofrecido mediante el Proyecto MULTIMAG (S2006/BIO-0170).

También me gustaría dar las gracias a la profesora Herta Flor por tener la gentileza de invitarme a realizar una estancia de investigación en su laboratorio del Zentral Institut fur Klinische Psychologie en Mannheim, Alemania. Quiero agradecer además el apoyo de todos los miembros del Proyecto SOMAPS, en especial el ofrecido por los profesores Rupert Hölz y Dieter Kleinböhl.

Agradezco muy sinceramente a todos y cada uno de los participantes de este estudio su colaboración y generosidad al concederme su tiempo. Mención especial merecen los alumnos de la Universidad de Mayores de la Universidad Complutense de Madrid por su increíble motivación e inmejorable disposición. Gracias al Dr. Marcos Peña, Director del Programa de Mayores y a Michiyo Meguro, Coordinadora del mismo, por su inestimable ayuda y su implicación en el proyecto.

Nunca podré agradecer lo suficiente a Sara Castanedo que me descubriese la Psicología. Por su parte, Rosa Ayesa logró convencerme de que iniciara mis estudios de doctorado: ella también es culpable. A M. Carmen Sánchez, José A. González y todos aquellos que han compartido conmigo alegrías y decepciones, gracias por creer en mí y acompañarme incondicionalmente durante este recorrido.

A mi familia debo el reconocimiento del condenado a sufrirme. Quisiera que sus sacrificios se viesan recompensados, siquiera parcialmente, con humildes tributos como el presente.

Isabel M^a. Cruz sigue siendo un motivo para perseguir sueños. Su mirada es mi refugio. Siempre.

Madrid, Noviembre de 2010

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	3
LISTA DE SÍMBOLOS.....	9
LISTA DE ABREVIATURAS	10
LISTA DE SIGLAS	11
LISTA DE FIGURAS.....	13
LISTA DE TABLAS	14
CAPÍTULO 1 ENVEJECIMIENTO, ACTIVIDAD CEREBRAL Y MEMORIA HÁPTICA	19
1.1 INTRODUCCIÓN	20
1.2 ENVEJECIMIENTO CEREBRAL Y COGNITIVO	28
1.2.1 Envejecimiento cerebral.....	28
1.2.2 Procesos cognitivos preservados y deteriorados en el envejecimiento	30
1.2.3 Neurociencia Cognitiva del envejecimiento.....	33
1.2.4 Sistemas de memoria y <i>priming</i> de repetición	36
1.3 ELECTROENCEFALOGRAFÍA Y ACTIVIDAD CEREBRAL	40
1.3.1 Bases fisiológicas de la electroencefalografía	44
1.3.2 Actividad evocada: potenciales evento-relacionados (ERP)	46
1.3.3 Actividad inducida: oscilaciones cerebrales (ERD/ERS y ERSP).....	52
1.3.4 Efectos de repetición en tareas de memoria implícita y explícita	56
1.3.5 Cambios en el EEG asociados al envejecimiento	61
1.4 PERCEPCIÓN Y MEMORIA HÁPTICA	65
1.4.1 Percepción háptica del objeto.....	67
1.4.2 Memoria háptica	71
1.5 OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE ESTA TESIS DOCTORAL.....	74
CAPÍTULO 2 EFFECTS OF NORMAL AGING ON EVENT-RELATED POTENTIALS AND OSCILLATORY BRAIN ACTIVITY DURING A HAPTIC REPETITION PRIMING TASK.....	77
ABSTRACT	78
2.1 INTRODUCTION	79
2.1.1 Age-related behavioral changes in repetition priming and haptics.....	79
2.1.2 Age-related changes in ERP repetition effects.....	80
2.1.3 Age-related changes in brain oscillations.....	82
2.1.4 The current study	84

2.2	METHOD	85
2.2.1	Participants.....	85
2.2.2	Materials and procedure.....	87
2.2.3	EEG recordings	90
2.3	DATA ANALYSIS	91
2.3.1	Behavioral data	91
2.3.2	EEG data	92
2.4	RESULTS.....	94
2.4.1	Behavioral results.....	94
2.4.2	EEG results.....	97
2.5	DISCUSSION	109
2.5.1	Haptic priming effects in both young and older adults.....	110
2.5.2	Age affects ERP repetition effects during haptic symmetry detection	111
2.5.3	Age-related modulations of theta, alpha and gamma oscillations	114
CAPÍTULO 3 AGING AFFECTS EVENT-RELATED POTENTIALS AND BRAIN OSCILLATIONS: A BEHAVIORAL AND ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDY USING A HAPTIC RECOGNITION MEMORY TASK.....		119
	ABSTRACT	120
3.1	INTRODUCTION	121
3.1.1	Behavioral age-related changes in haptic recognition.....	121
3.1.2	Age-related changes in ERP old/new effects and scalp topography.....	123
3.1.3	Age-related changes in brain oscillations.....	127
3.1.4	The current study	129
3.2	METHOD	130
3.2.1	Participants.....	130
3.2.2	Materials and procedure.....	131
3.2.3	EEG recordings	135
3.3	DATA ANALYSIS	135
3.3.1	Behavioral data	135
3.3.2	EEG data	136
3.4	RESULTS.....	139
3.4.1	Behavioral results.....	139
3.4.2	EEG results.....	142
3.5	DISCUSSION.....	156
3.5.1	Ageing effects on haptic object recognition	158

3.5.2	Age-related changes in the haptic ERP old/new effect.....	160
3.5.3	Age-related modulations of theta, alpha and gamma oscillations	163
3.5.4	Conclusion	166
CAPÍTULO 4 ABSTRACTS AND CONCLUSIONS		169
4.1	STUDY 1: AGING EFFECTS ON BEHAVIORAL AND BRAIN ACTIVITY MEASURES DURING HAPTIC REPETITION PRIMING	170
	ABSTRACT	170
	DISCUSSION	171
4.1.1	Behavioral age-related changes in haptic repetition priming.....	172
4.1.2	Age affects ERP repetition effects in haptic repetition priming.....	173
4.1.3	Age-related modulations in theta, alpha and gamma power	175
4.1.4	Final Conclusions	177
4.2	AGING EFFECTS ON BEHAVIORAL AND BRAIN ACTIVITY MEASURES DURING HAPTIC RECOGNITION.....	178
	ABSTRACT	178
	DISCUSSION	179
4.2.1	Ageing effects on haptic object recognition	180
4.2.2	Age-related changes in haptic ERP old/new effects	180
4.2.3	Age-related modulations of theta, alpha and gamma oscillations	182
4.2.4	Final Conclusions	183
CAPÍTULO 5 CONCLUSIONES		185
5.1	ESTUDIO 1: EFECTOS DEL ENVEJECIMIENTO EN LAS MEDIDAS CONDUCTUALES Y DE ACTIVIDAD CEREBRAL DURANTE UNA TAREA DE <i>PRIMING</i> DE REPETICIÓN HÁPTICO	187
	RESUMEN	187
	CONCLUSIONES	188
5.1.1	Cambios asociados a la edad en el <i>priming</i> de repetición háptico	190
5.1.2	Cambios asociados al envejecimiento en los efectos de repetición ERP	191
5.1.3	Cambios asociados a la edad en las bandas theta, alfa y gamma.....	193
5.1.4	Consideraciones finales.....	196
5.2	EFECTOS DE LA EDAD SOBRE LAS MEDIDAS CONDUCTUALES Y DE ACTIVIDAD CEREBRAL EN LA MEMORIA HÁPTICA DE RECONOCIMIENTO	197
	RESUMEN	197
	CONCLUSIONES	198
5.2.1	Efectos del envejecimiento en el reconocimiento háptico de objetos.....	199
5.2.2	Cambios asociados a la edad en el efecto ERP antiguo/nuevo	200

5.2.3	Cambios asociados a la edad en la actividad oscilatoria de las frecuencias theta, alfa y gamma	202
5.2.4	Consideraciones finales	204
5.3	CONCLUSIONES GENERALES	205
5.3.1	Principales aportaciones de esta tesis doctoral	205
5.3.2	Futuras líneas de investigación	207
BIBLIOGRAFÍA.....		209
APÉNDICE DOCUMENTAL		233

LISTA DE SÍMBOLOS

α	alfa
Ag	plata
$AgCl$	cloruro de plata
β	beta
c	criterio de decisión (índice de sesgo)
cm^2	centímetro cuadrado (unidad de longitud)
dB	decibelio (unidad de potencia o intensidad)
δ	delta
k	ensayo
ε	épsilon
η^2	eta cuadrado
F	F de Fisher
f	frecuencia
γ	gamma
Hz	hercio (unidad de frecuencia)
d'	índice de sensibilidad
$k\Omega$	kilo-ohmio (unidad de resistencia o impedancia)
M	Media aritmética
mm	milímetro (unidad de longitud)
ms	Milisegundo (unidad de tiempo)
μV	microvoltio (unidad de diferencia de potencial eléctrico)
p	probabilidad de error estadístico
n	tamaño muestral
t	t de Student
t	tiempo
θ	theta

LISTA DE ABREVIATURAS

<i>et al.</i>	<i>et alii</i>
<i>e.g.</i>	<i>exempli gratia</i>
<i>i.e.</i>	<i>id est</i>
<i>Ref.</i>	<i>Referencia</i>
<i>sec.</i>	<i>seconds</i>
<i>vs</i>	<i>versus</i>

LISTA DE SIGLAS

3-D	<i>Three Dimensional</i>
AAR	<i>Automatic Artifact Removal</i>
AD	<i>Alzheimer Disease</i>
ANOVA	<i>Analysis of Variance</i>
DC	<i>Direct Current</i>
DFT	<i>Discrete Fourier Transform</i>
ECoG	<i>Electrocorticography</i>
EEG	Electroencefalografía, electroencefalograma
EP	<i>Evoked Potential</i>
ERD	<i>Event-Related Desynchronization</i>
ERP	<i>Event-Related Potential</i>
ERS	<i>Event-Related Synchronization</i>
ERSP	<i>Event-Related Spectral Perturbation</i>
FDR	<i>False Discovery Rate</i>
FIR	<i>Finite Impulse Response</i>
fMRI	<i>functional Magnetic Resonance Imaging</i>
GDS	<i>Geriatric Depression Scale</i>
HEOG	<i>Horizontal Electro-Oculogram</i>
HSD	<i>Honestly Significance Difference</i>
iGBRs	<i>induced Gamma Band Responses</i>
iTBRs	<i>Induced Theta Band Responses</i>
ITC	<i>Inter-Trial Coherence</i>
LCR	Líquido Cefalorraquídeo
LOC	Lateral Occipital Cortex
MCP	Memoria a Corto Plazo
MEG	Magnetoencefalografía
MLP	Memoria a Largo Plazo
MMSE	<i>Mini Mental State Examination</i>
PET	Positron Emission Tomography
PPSE	Potencial post-sináptico excitatorio
PPSI	Potencial post-sináptico inhibitorio
SD	<i>Standard Deviation</i>

SDT	Signal Detection Theory
SNC	Sistema Nervioso Central
UNED	Universidad Nacional de Educación a Distancia
VEOG	<i>Vertical Electro-Oculogram</i>

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

1.1	<i>Sistemas de memoria y áreas cerebrales relacionadas</i>	37
1.2	<i>Áreas de aplicación de la electroencefalografía</i>	41
1.3	<i>Sistema internacional 10-20 de posicionamiento de electrodos</i>	43
1.4	<i>Amplitud, Periodo, Latencia y Fase</i>	49
1.5	<i>Movimientos manuales exploratorios</i>	70

Capítulo 2

2.1	<i>Examples of asymmetric and symmetric objects</i>	88
2.2	<i>EEG amplifier, haptic tachistoscope and piezoelectric board</i>	88
2.3	<i>Mean exploration times as a function of symmetry and repetition</i>	95
2.4	<i>ERP grand average as a function of presentation</i>	98
2.5	<i>Surface potential scalp maps as a function of group and presentation</i>	99
2.6	<i>ERSP grand average for young and older participants</i>	103
2.7	<i>ERSP and ITC repetition effects in theta band</i>	104
2.8	<i>ERSP group differences in theta band</i>	105
2.9	<i>ERSP group differences in alpha and gamma bands</i>	107

Capítulo 3

3.1	<i>Examples of familiar objects</i>	132
3.2	<i>EEG amplifier, haptic tachistoscope and piezoelectric board</i>	133
3.3	<i>Mean exploration time as a function of presentation number</i>	141
3.4	<i>ERP grand average as a function of presentation</i>	143
3.5	<i>Surface potential scalp maps as a function of group and presentation</i>	144
3.6	<i>ERSP grand average for young and older participants</i>	149
3.7	<i>ERSP group differences as a function of repetition</i>	150
3.8	<i>ERSP theta changes as a function of repetition</i>	151
3.9	<i>Group differences in alpha ERSP and theta ITC</i>	154

LISTA DE TABLAS

Capítulo 2

2.1	<i>Demographic data and neuropsychological test scores</i>	86
2.2	<i>Free recall and recognition tasks scores</i>	96

Capítulo 3

3.1	<i>Demographic data and neuropsychological test scores</i>	131
3.2	<i>Averaged sensitivity (\bar{d}') and response bias (\bar{c})</i>	140
3.3	<i>Free recall and recognition task scores</i>	141

*A la memoria de mi abuela Ascensión, víctima
impotente de la más cruel senectud.*

Habría amado la libertad, creo yo, en cualquier época, pero en los tiempos en que vivimos me siento inclinado a adorarla.

ALEXIS DE TOCQUEVILLE

Los ojos no sirven de nada a un cerebro ciego.

PROVERBIO ÁRABE

CAPÍTULO 1

ENVEJECIMIENTO, ACTIVIDAD CEREBRAL Y MEMORIA HÁPTICA

1.1 INTRODUCCIÓN

El inicio del siglo XXI viene marcado por un incremento sin precedentes de la proporción y número de ancianos en los países desarrollados. Si bien la esperanza de vida media en el denominado primer mundo ronda actualmente los 78 años, previsiones recientes sugieren que este indicador demográfico podría aumentar hasta alcanzar los 82 años al iniciarse la segunda mitad del siglo (Cohen, 2003; United Nations, 2008). Se estima que más del 20% de los europeos superará los 65 años de edad en el año 2025, y que el porcentaje podría incluso rebasar el 30% en el año 2050 (United Nations, 2008). Según explica la Sociología mediante el fenómeno conocido como “transición demográfica” (Davis, 1945; Notestein, 1945; Lee, 2003), el descenso de la tasa de mortalidad y la abrupta caída de los índices de natalidad constituyen los principales factores responsables del rápido envejecimiento de las sociedades más avanzadas. Como consecuencia, se producen importantes cambios en la estructura socio-demográfica de la población que finalmente derivan en una “transición epidemiológica” caracterizada por la aparición de altas tasas de enfermedades crónicas asociadas al envejecimiento (Olshansky & Ault, 1986; Omran, 2005).

Vivir más años no implica que éstos vayan a transcurrir de manera saludable. Aunque el paulatino incremento de la esperanza de vida representa una de las mayores conquistas sociales alcanzadas durante las últimas décadas, junto a la consecución de este logro surgen implícitos problemas directamente relacionados con el aumento de la población anciana ante los que las sociedades desarrolladas deben responder eficazmente. Las nuevas cohortes de ancianos viven más tiempo y disfrutan de mejor salud que las anteriores, pero sufren a cambio serios deterioros en las últimas etapas de

su vida. Estos deterioros físicos y cognitivos inherentes al propio proceso de envejecimiento conducen a una mayor incidencia de enfermedades crónicas asociadas a la senectud, provocando entre los más mayores un aumento de la discapacidad y su consecuente dependencia que finalmente se traduce en lo que ya empieza a conocerse como “los retos del éxito” (Brodsky, 2003). A este respecto, el principal desafío al que se enfrentan en la actualidad las sociedades desarrolladas consiste en proporcionar una adecuada calidad de vida a un creciente número de personas de avanzada edad, para lo cual resulta necesario implementar recursos sanitarios, sociales y familiares que se ajusten a las necesidades de ciudadanos cada vez más longevos, así como afrontar el enorme coste económico derivado de garantizar el acceso a estos servicios (Knickman & Snell, 2002; Olshansky, Goldman, Zheng, & Rowe, 2009).

En este contexto, la importancia de investigar los cambios producidos por un envejecimiento cada vez más prolongado resulta evidente: cuanto mayor sea nuestro conocimiento del fenómeno, más efectivo será el tratamiento de la enfermedad o el déficit y más eficaz la prevención de la discapacidad y la dependencia, con el cuantioso ahorro económico que ello puede suponer a la sociedad (Kirkwood, 2008). Dado que conservar un funcionamiento cognitivo normal resulta fundamental para poder disfrutar de un envejecimiento saludable, el estudio de las nuevas cohortes de ancianos adquiere especial relevancia, ya que la probabilidad de padecer un envejecimiento patológico, donde la presencia de deterioros cognitivos y conductuales tiene como consecuencia una dramática merma en la calidad de vida, se multiplica a partir de los 85 años (e.g., Corrada, Brookmeyer, Paganini-Hill, Berlau, & Kawas, 2010; Hebert, Scherr, Bienias, Bennett, & Evans, 2003; Jorm & Jolley, 1998).

Uno de los problemas cognitivos más comunes y que más preocupa a los propios ancianos es la aparición de pérdidas o fallos de memoria (Jonker, Geerlings, &

Schmand, 2000; Ponds, Commissaris, & Jolles, 1997). Pero ni la memoria es un fenómeno unitario, ni todos sus sistemas se ven afectados de la misma manera por el envejecimiento. Mientras algunos tipos de memoria pueden mantenerse prácticamente intactos, otros acusan de forma notable el paso de los años, como demuestra el hecho de que los deterioros sean significativamente mayores al realizar determinadas tareas. Por ejemplo, el deterioro suele ser pequeño o prácticamente inexistente en tareas de memoria implícita, memoria a corto plazo y reconocimiento, pero considerable en tareas de recuerdo libre o señalado, memoria operativa y memoria prospectiva (e.g., Grady & Craik, 2000; Park et al., 2002).

Aunque el funcionamiento y la capacidad de estos tipos de memoria han sido evaluados tradicionalmente por la Psicología Cognitiva mediante el uso de tareas conductuales, el desarrollo de las nuevas técnicas de neuroimagen permite ahora obtener registros funcionales de la actividad cerebral y relacionarlos con las mencionadas medidas de conducta, lo que constituye el objeto de estudio de la Neurociencia Cognitiva. En el ámbito del envejecimiento, esta disciplina se ha convertido en un área de investigación muy activa. Su relevancia ha aumentado excepcionalmente en los últimos años, atrayendo a un número cada vez mayor de científicos interesados en el estudio de los cambios cerebrales, cognitivos y conductuales que se producen durante las últimas etapas de la vida (Cabeza, Nyberg, & Park, 2005). La Neurociencia Cognitiva del Envejecimiento utiliza técnicas de imagen cerebral como la tomografía por emisión de positrones (PET), la imagen por resonancia magnética funcional (fMRI), la magnetoencefalografía (MEG) y la electroencefalografía (EEG) para estudiar los cambios estructurales y funcionales que se producen a lo largo del ciclo vital, relacionándolos con el funcionamiento cognitivo y la conducta, principalmente

mediante el estudio de diferencias entre distintos grupos de edad (Kramer, Fabiani, & Colcombe, 2006).

A la hora de identificar los patrones de activación neuronal que subyacen a la función cognitiva, la electroencefalografía se centra en el estudio de los ritmos cerebrales y los cambios que éstos manifiestan en presencia de diferentes eventos o procesos. Su excelente resolución temporal en el registro de la actividad neuroeléctrica hace de esta técnica una herramienta óptima para describir la evolución temporal de los procesos cognitivos (Pizzagalli, 2007). La ocurrencia de estos procesos está asociada a patrones concretos de actividad oscilatoria cerebral (e.g., Ward, 2003), muchos de los cuales se muestran sensibles a los efectos del envejecimiento en ausencia de diferencias conductuales entre grupos de edad (e.g., Friedman, 2003). Por ejemplo, diversos estudios han investigado el comportamiento de las distintas frecuencias del EEG durante la realización de diferentes tareas de memoria (e.g., Gruber & Muller, 2006; Gruber, Tsivilis, Giabbiconi, & Muller, 2008; Jensen, Kaiser, & Lachaux, 2007; Klimesch et al., 2006), estableciéndose correlatos y pautas de respuesta que se ven modificados con el paso de los años, muy probablemente como consecuencia del propio proceso de envejecimiento (e.g., Cummins & Finnigan, 2007; Karrasch, Laine, Rapinoja, & Krause, 2004; McEvoy, Pellouchoud, Smith, & Gevins, 2001).

La literatura sobre memoria humana se ha basado fundamentalmente en la presentación de estímulos visuales y auditivos, mostrando cierta propensión a ignorar el sentido del tacto (Klatzky & Lederman, 2002). La Neurociencia Cognitiva no ha sido ajena a esta tendencia, si bien es cierto que el interés de los neurocientíficos en el estudio de la modalidad háptica ha aumentado considerablemente a lo largo de la última década. De esta manera, el número de investigaciones basadas en el uso de la resonancia magnética funcional se ha incrementado de forma exponencial durante los últimos años

(e.g., Amedi, Raz, Azulay, Malach, & Zohary, 2010; James, Servos, Kilgour, Huh, & Lederman, 2005; Kaas, van Mier, & Goebel, 2007; James et al., 2002). Sin embargo, el estudio de la actividad eléctrica cerebral durante la realización de tareas perceptivas y de memoria háptica ha recibido hasta el momento escasa atención (Grunwald et al., 1999; Grunwald et al., 2001), puesto que únicamente algún estudio puntual se ha valido de esta modalidad perceptiva para investigar los cambios de la actividad electroencefalográfica que se producen en el envejecimiento normal y patológico (Grunwald et al., 2002).

El número de investigaciones que han tratado de relacionar electroencefalografía y tacto resulta por tanto prácticamente anecdótico. Por este motivo, nuestro conocimiento respecto al comportamiento de la actividad oscilatoria cerebral durante la codificación, almacenamiento y recuperación de la información percibida a través del sistema háptico es escaso. A priori, parece lógico esperar que la actividad eléctrica cerebral sea sensible al tipo de tarea y muestre comportamientos diferentes para cada sistema de memoria, como ya se ha establecido ampliamente en estudios visuales y auditivos. Cabe entonces preguntarse si los patrones de actividad cerebral serán similares a los ya descritos para otras modalidades sensoriales y si estas similitudes se mantendrán constantes a lo largo del ciclo vital. Respecto a la primera cuestión, únicamente se han descrito algunos cambios en la actividad oscilatoria cerebral utilizando la modalidad táctil en tareas de memoria a corto plazo (Grunwald et al., 1999; Grunwald et al., 2001; Grunwald et al., 2002), mientras el resto de sistemas de memoria aún permanece sin ser investigado. En cuanto a la segunda, hasta ahora ningún estudio parece haber abordado este tema.

Conviene mencionar además otros dos aspectos asociados a los procesos de memoria que recientemente han despertado gran interés en el campo de las oscilaciones

cerebrales y cuyo funcionamiento en relación al sentido del tacto también se desconoce. Uno de ellos tiene que ver con los cambios en la actividad cerebral debidos al procesamiento explícito de la información frente a los causados por un procesamiento de carácter incidental, lo que implica investigar los sistemas de memoria implícita y explícita. El segundo de estos aspectos, estrechamente relacionado con el anterior, se refiere a la influencia de los efectos de repetición en la respuesta cerebral; esto es, a los cambios causados por la presentación repetida del material que debe recordarse posteriormente (e.g., Gruber & Muller, 2006; Gruber & Muller, 2002).

El presente trabajo de investigación trata de despejar algunas de las incógnitas planteadas anteriormente. Para ello se ha registrado la actividad electroencefalográfica de adultos jóvenes y mayores durante la ejecución de tareas de memoria háptica implícita y explícita. El objetivo ha consistido en obtener medidas conductuales y de actividad cerebral que permitieran identificar marcadores neurales asociados tanto al envejecimiento como al procesamiento explícito e implícito de la información almacenada en la memoria. Considerando resultados previos descritos en la literatura, y a tenor de las similitudes demostradas entre las modalidades háptica y visual, pueden anticiparse una serie de hipótesis generales que se concretarán al finalizar el presente capítulo y en cada uno de los estudios experimentales que componen esta tesis doctoral.

Respecto a la tarea de memoria implícita háptica, las hipótesis que van a someterse a contrastación experimental son las siguientes:

- (1) El rendimiento de jóvenes y ancianos será similar en las medidas de carácter conductual.
- (2) Los patrones de actividad eléctrica cerebral mostrarán diferencias entre los dos grupos de edad.

En cuanto a la tarea de memoria explícita háptica, las hipótesis que se postulan son las siguientes:

- (1) Las medidas conductuales de jóvenes y ancianos serán similares en tareas de reconocimiento. Sin embargo, los mayores actuarán peor que los jóvenes en tareas de recuerdo.
- (2) Los patrones de actividad eléctrica cerebral revelarán diferencias entre participantes jóvenes y ancianos.

El objetivo de este primer capítulo, “Envejecimiento, actividad cerebral y memoria háptica”, es revisar los descubrimientos más recientes en el campo del envejecimiento cognitivo, las oscilaciones cerebrales y la memoria háptica, con especial énfasis en los aspectos relativos al estudio de las memorias implícita y explícita. La intención es proporcionar al lector el marco teórico necesario para valorar la pertinencia y los principales resultados de esta investigación. Los dos capítulos siguientes se presentan en forma de manuscrito para su publicación en revistas internacionales con índice de impacto en el área de la Neurociencia Cognitiva del Envejecimiento. Su redacción en idioma inglés permitirá además al Doctorando optar a la obtención de la mención de Doctor Europeo según la normativa vigente. En el capítulo segundo, “Effects of normal aging on event-related potentials and oscillatory brain activity during a haptic repetition priming task”, se investiga la relación entre la actividad cerebral y el *priming* de repetición, un fenómeno que refleja la presencia de memoria implícita. Para ello se ha utilizado una tarea indirecta de memoria en la que adultos jóvenes y mayores deben explorar con ambas manos una serie de objetos familiares. El capítulo tercero, “Ageing affects event-related potentials and brain oscillations: A behavioral and electrophysiological study using a haptic recognition memory task”, presenta un estudio diseñado para evaluar la actuación conductual y la actividad cerebral durante el

reconocimiento explícito de objetos presentados al tacto utilizando el paradigma “antiguo/nuevo”, una tarea directa de memoria. El capítulo cuarto presenta en inglés un resumen de los objetivos y conclusiones, con objeto de permitir una valoración de la totalidad del trabajo a los evaluadores extranjeros. Finalmente, en el capítulo quinto presentan las conclusiones alcanzadas a partir de los resultados obtenidos en los capítulos segundo y tercero. En este último capítulo también se sugieren posibles líneas de investigación que, en un futuro cercano, puedan ampliar nuestro conocimiento en este campo de investigación tan poco estudiado.

La presente tesis doctoral se ha desarrollado dentro del Programa de Doctorado “Envejecimiento y Enfermedades Neurodegenerativas”, con Mención de Calidad de la Dirección General de Universidades (Ref.MCD2003-00411). Los experimentos aquí presentados se realizaron como parte del Proyecto SOMAPS (*Multilevel systems analysis and modeling of somatosensory, memory, and affective maps of body and objects in multidimensional subjective space*) financiado por la Unión Europea (FP6-2005-NEST-Path 043432), en el que este Doctorando participó en calidad de becario de investigación bajo la dirección de la Dra. Ballesteros. El presente trabajo también se ha beneficiado de la financiación dispensada a la Directora del mismo desde el Proyecto MULTIMAG (*Imagen multiparamétrica de la competencia vascular/Multiparametric imaging of vascular competence*) financiado por la Comunidad de Madrid (Ref. S2006/BIO-0170).

1.2 ENVEJECIMIENTO CEREBRAL Y COGNITIVO

El envejecimiento es un proceso universal y progresivo definido como la acumulación de cambios deletéreos en células y tejidos corporales que, con el paso del tiempo, incrementan el riesgo de enfermedad y muerte del individuo (Harman, 1981; Harman, 2003). Aunque se han postulado multitud de teorías con el objetivo de explicar sus causas y formular predicciones respecto a su desarrollo, se entiende como un proceso extremadamente complejo en el que, lejos de existir una única causa explicativa, diversos mecanismos influyen e interaccionan a nivel molecular, celular y sistémico, produciendo alteraciones estructurales y funcionales que afectan de forma heterogénea a todos los órganos y sistemas corporales (Vina, Borrás, & Miquel, 2007; Weinert & Timiras, 2003).

1.2.1 Envejecimiento cerebral

En el Sistema Nervioso Central (SNC), la heterogeneidad del proceso de envejecimiento viene reflejada por el hecho de que, aunque algunos cambios tienen carácter global y afectan al cerebro como un todo, en muchos casos se circunscriben a regiones específicas o influyen más en áreas cerebrales concretas (e.g., Rajah & D'Esposito, 2005; Raz, Ghisletta, Rodrigue, Kennedy, & Lindenberger, 2010; Raz et al., 2005; Raz & Rodrigue, 2006; Raz, Rodrigue, Head, Kennedy, & Acker, 2004). A nivel macroscópico, se ensanchan los ventrículos cerebrales, aumenta el volumen del líquido cefalorraquídeo (LCR) y se reducen tanto el peso como el volumen cerebral (De Leon et al., 1984; Raz, 2000). Esta reducción de la masa encefálica comienza en la tercera década de vida y correlaciona positivamente con un descenso del funcionamiento cognitivo en general (Rushton & Ankney, 2009; Staff, Murray, Deary, & Whalley,

2006). La alteración de áreas cerebrales concretas, como la corteza pre-frontal o algunas zonas del lóbulo temporal, también se ha relacionado con un peor rendimiento en la realización de diferentes tareas cognitivas. Estos resultados han servido para relacionar los procesos cognitivos y los cambios asociados a la edad en la estructura y función cerebral (Hedden & Gabrieli, 2004; Rajah & D'Esposito, 2005; Raz & Rodrigue, 2006; Rypma & D'Esposito, 2001; Rypma, Eldreth, & Rebbelchi, 2007). Además de estas alteraciones en la corteza cerebral, el deterioro de la sustancia blanca, especialmente en áreas frontales, también se ha propuesto como principal factor responsable del enlentecimiento cognitivo observado en el envejecimiento normal (Head et al., 2004). Una última medida estructural del SNC relacionada con el deterioro de la capacidad cognitiva en el envejecimiento se refiere al número de receptores dopaminérgicos, cuya disminución con el paso de los años parece afectar negativamente al rendimiento en tareas perceptivas y de memoria (Backman et al., 2000). En definitiva, la estrecha relación entre el deterioro estructural del SNC y el descenso de las capacidades cognitivas sugiere que estas modificaciones estructurales subyacen, cuando menos parcialmente, al deterioro cognitivo asociado al envejecimiento (Park & Reuter-Lorenz, 2009; Kramer et al., 2006).

Una cuestión importante en relación a estos cambios estructurales en el SNC que conviene mencionar es que no sólo afectan al rendimiento cognitivo, sino que además influyen directamente en el registro de las medidas funcionales de actividad cerebral, circunstancia que debe tenerse muy en cuenta a la hora de comparar medidas registradas en diferentes grupos de edad. En el caso de las técnicas magnetoeléctricas (EEG y MEG), algunas de las alteraciones anatómicas y fisiológicas causadas por el envejecimiento, como por ejemplo la reducción de masa cerebral, el aumento del volumen del LCR, la pérdida de grasa subcutánea y la mayor calcificación craneal,

afectan a la propagación de la señal eléctrica y magnética en su recorrido desde la fuente de origen hasta su registro en el cuero cabelludo (Kramer et al., 2006).

1.2.2 Procesos cognitivos preservados y deteriorados en el envejecimiento

Los resultados de multitud de estudios empíricos indican que los procesos mentales son menos eficientes a medida que envejecemos (Park, 2000). Si las alteraciones globales y específicas del SNC evidencian la heterogeneidad del envejecimiento cerebral, la evolución heterogénea del envejecimiento cognitivo se manifiesta mediante la existencia de diferentes patrones básicos de deterioro de la capacidad cognitiva. La literatura reciente ha descrito los cambios asociados a la edad bien situando ganancias y deterioros en una dimensión temporal (Hedden & Gabrieli, 2004), bien distinguiendo directamente entre capacidades cognitivas preservadas y afectadas en el envejecimiento (Salthouse, 2010).

Los patrones básicos de afectación de la capacidad cognitiva comprenden tres posibles tipos de deterioro debido al envejecimiento: *long-life declines* o deterioros a lo largo de la vida, *late-life declines* o deterioros tardíos, y *long-life stability* o estabilidad a lo largo de la vida (Hedden & Gabrieli, 2004). Los deterioros a lo largo de la vida afectan principalmente a mecanismos básicos del procesamiento de la información, como la velocidad de procesamiento, la memoria de trabajo y los procesos de codificación en la memoria episódica. Generalmente comienzan al alcanzar la tercera década de vida y se desarrollan de manera lineal, sin que exista evidencia clara de que se produzca una aceleración del deterioro en los últimos años de vida (Park et al., 2002). Aunque en algunos casos el patrón de deterioro muestra una aceleración pocos años antes de la muerte, este hecho podría deberse más a la aparición de enfermedades

neurodegenerativas que a la mera acción del envejecimiento normal (Small, Fratiglioni, von Strauss, & Backman, 2003; Wilson, Beckett, Bienias, Evans, & Bennett, 2003). Los deterioros tardíos afectan a la memoria a corto plazo, vocabulario, conocimiento experto y conocimiento semántico en general. Estas funciones se mantienen relativamente estables hasta alcanzar la sexta década de vida, momento a partir del cual comenzarían a verse afectadas (Park et al., 2002). Finalmente, la estabilidad a lo largo de la vida implicaría la preservación o mantenimiento de funciones cognitivas como el procesamiento emocional, la memoria autobiográfica y los procesos automáticos de memoria, incluidas la memoria de reconocimiento y la memoria implícita (Hedden & Gabrieli, 2004).

Alternativamente, la heterogeneidad de los cambios cognitivos asociados al envejecimiento también puede describirse distinguiendo entre dos tipos de capacidad cognitiva. Para establecer esta dicotomía se han utilizado tradicionalmente los términos “proceso y producto” o “capacidad fluida y capacidad cristalizada” (Salthouse, 2010). En el primer caso, “proceso” se refiere a la eficiencia del procesamiento en el momento de evaluar una determinada capacidad cognitiva, mientras que “producto” incluye la información acumulada gracias a los procesos realizados anteriormente a lo largo de la vida. En cuanto al segundo caso, probablemente el más habitual en la literatura, “capacidad fluida” hace referencia a la capacidad de generar, transformar y manipular la información, mientras que “capacidad cristalizada” alude a la mera acumulación de conocimiento. La capacidad cristalizada aumentaría lentamente a lo largo del ciclo vital hasta comenzar un declive gradual alrededor de los 60 años, mientras que la capacidad fluida sufriría un continuo deterioro ya a partir de la tercera década de vida (Salthouse, 2010).

El deterioro de las capacidades fluidas se ha observado tanto en estudios transversales como longitudinales (Schaie, 2002; Singer, Verhaeghen, Ghisletta, Lindenberger, & Baltes, 2003; Park et al., 2002) y constituye uno de los objetos de investigación que más interés despierta en el campo del envejecimiento, donde se han propuesto dos grandes grupos de teorías para tratar de explicar el fenómeno (Kramer et al., 2006). Aunque un conjunto de teorías entiende el envejecimiento como un proceso con múltiples facetas asumiendo que el deterioro es el resultado de cambios producidos en distintos procesos y grados a lo largo del ciclo vital (Schmiedek & Li, 2004), la posición teórica mayoritaria en la literatura se ha limitado a postular la existencia de un mecanismo fundamental que, a modo de factor único, sería responsable de todos los déficits observados al realizar diferentes tipos de tareas (Park, 2000; Park & Reuter-Lorenz, 2009).

Desde la perspectiva del factor único, los mecanismos fundamentales propuestos para explicar el deterioro que se produce con la edad incluyen deterioros en la velocidad de procesamiento, memoria de trabajo, función inhibitoria o función sensorial. La primera de estas explicaciones propone que el mecanismo responsable del deterioro es un descenso generalizado en la velocidad con que se realizan las operaciones mentales. Esta disminución de la velocidad de procesamiento obligaría a los ancianos bien a utilizar todo el tiempo disponible para realizar la tarea en completar las operaciones iniciales, o bien a comenzar etapas posteriores de procesamiento antes de concluir las previas (Salthouse, 1996). Esta hipótesis está muy relacionada con el siguiente mecanismo que se ha sugerido: un descenso en la capacidad de la memoria operativa, entendida ésta como medida de los recursos de procesamiento y atencionales (Craig & Byrd, 1982) que parece explicar gran parte de la varianza asociada a la edad en distintas tareas cognitivas (Park et al., 2002). La memoria operativa es un sistema de capacidad

limitada implicado en procesos cognitivos complejos como el aprendizaje o el razonamiento que exige realizar simultáneamente operaciones de almacenamiento y procesamiento de la información (Baddeley, 2003; Baddeley & Hitch, 1974). La tercera propuesta sugiere que los deterioros producidos con la edad se deben a un déficit en la capacidad para ignorar información irrelevante, lo que implicaría una mayor susceptibilidad a la distracción por parte de los ancianos (Hasher, Lustig, & Zacks, 2007; Hasher & Zacks, 1988; Lustig, Hasher, & Tonev, 2006). Por último, el aumento de la relación entre procesos sensoriales y cognitivos con el paso de los años sirve a la “hipótesis de la causa común” para considerar a la función sensorial como un indicador de la integridad neuronal y como un índice indirecto de los recursos cognitivos (Li & Lindenberger, 2002). Según esta hipótesis, casi toda la varianza asociada a la edad en tareas cognitivas vendría explicada por los déficits producidos en la función sensorial, que son estimados a partir de medidas de agudeza auditiva y visual (Lindenberger & Baltes, 1994; Lindenberger & Baltes, 1997; Lindenberger & Ghisletta, 2009).

1.2.3 Neurociencia Cognitiva del envejecimiento

La mayoría de investigaciones realizadas en Neurociencia Cognitiva del Envejecimiento han encontrado patrones de actividad cerebral similares en adultos jóvenes y ancianos, lo que parece indicar que, en general, los mecanismos neurales básicos se mantienen intactos a lo largo de todo el ciclo vital. Pero al margen de estas similitudes de carácter general, también se han encontrado incrementos y disminuciones de los niveles de activación cerebral durante la realización de tareas de memoria u otros procesos cognitivos (Grady, 2008).

La presencia de menores niveles de activación en los ancianos podría ser, al menos en parte, la causa del deterioro de algunas de sus capacidades cognitivas. Este descenso en la actividad neuronal ha tratado de explicarse a partir de dos posibles interpretaciones: (1) que el envejecimiento está asociado a una pérdida irreversible de recursos neurales (Raz, 2000), y (2) que esos recursos siguen estando disponibles pero se utilizan de manera ineficiente (Logan, Sanders, Snyder, Morris, & Buckner, 2002). La gran diferencia entre ambas teorías reside en que la última considera posible revertir, bajo determinadas condiciones, el descenso de actividad neural.

Respecto al caso contrario, la activación por parte de los ancianos de áreas cerebrales adicionales a las utilizadas por los jóvenes, su interpretación en la literatura resulta menos sencilla y bastante más controvertida. De forma quizá algo simplista, puede decirse que en líneas generales se han observado dos patrones diferentes de activación cerebral. Cuando la actividad adicional se localiza en áreas cerebrales no homólogas, tiende a interpretarse como activación inespecífica o debida a la utilización de estrategias de procesamiento diferentes. En cambio, la activación bilateral de áreas cerebrales homólogas se explica habitualmente bien como actividad compensatoria, bien como un intento fallido de reclutar áreas corticales especializadas (Kramer et al., 2006).

El modelo HAROLD (*hemispheric asymmetry reduction in older adults*), por ejemplo, relaciona la activación bilateral con un alto rendimiento conductual y el mantenimiento de la asimetría hemisférica con bajas puntuaciones en tareas cognitivas. La reducción de la asimetría implicaría una reorganización neuronal de carácter compensatorio, mientras que su mantenimiento demostraría que los ancianos con peor rendimiento utilizan de forma ineficiente las mismas áreas cerebrales que los adultos jóvenes (Cabeza, Anderson, Locantore, & McIntosh, 2002). Por el contrario, el modelo

CRUNCH (*compensation related utilization of neural circuits*) sugiere que un descenso de la eficiencia neural obliga a activar circuitos neuronales adicionales incluso en los niveles menos exigentes de la tarea, y que los ancianos alcanzan antes que los jóvenes el límite de sus recursos. El modelo predice que, comparados con los jóvenes, el rendimiento y el nivel de activación serán menores para los ancianos al incrementarse la dificultad de la tarea. Por tanto, los mayores mostrarían menos cambios en sus niveles de activación si la dificultad de la tarea aumenta (Reuter-Lorenz & Mikels, 2005).

Grady (2008) ha descrito cuatro posibles resultados cuando se comparan el rendimiento y la actividad cerebral de jóvenes y ancianos. Los dos primeros casos se consideran evidencia de activación cerebral ineficiente (A y B), el tercero sugiere la presencia de actividad compensatoria (C), y el último es capaz de demostrar la existencia de dicha compensación (D):

- A. Si no existen diferencias conductuales entre grupos y los ancianos muestran mayor actividad cerebral que los jóvenes en regiones similares asociadas a la tarea, se considera evidencia de activación cerebral ineficiente.
- B. Si los ancianos muestran igual o mayor actividad cerebral en áreas similares a los jóvenes, pero con peor rendimiento conductual que éstos, la activación puede interpretarse no sólo como ineficiente, sino también como perjudicial sobre el rendimiento.
- C. Cuando los ancianos activan regiones cerebrales que no están activas en adultos jóvenes y muestran además un rendimiento equivalente, la activación adicional se considera normalmente de naturaleza compensatoria. En este caso, no es posible descartar completamente la posibilidad de que esta activación adicional sea de naturaleza no selectiva, no esté relacionada con la tarea, ni tenga carácter compensatorio.

D. Si los ancianos activan áreas cerebrales que no están activas en adultos jóvenes y dicha actividad correlaciona directamente con un mejor rendimiento conductual en los ancianos pero no en los jóvenes, puede afirmarse que la naturaleza de esta activación adicional es compensatoria.

1.2.4 Sistemas de memoria y *priming* de repetición

La memoria puede definirse como el proceso psicológico básico encargado de codificar, almacenar y recuperar información fundamental para la adaptación al medio (Ballesteros, 1999). Aunque a finales del siglo XIX los grandes psicólogos de la época ya distinguían entre diferentes tipos de recuerdo en función de su contenido (Ebbinghaus, 1885) o dimensión temporal (James, 1890), la controversia respecto a si la memoria consistía en un fenómeno unitario o estaba compuesta por diferentes sistemas no se convirtió en objeto de investigación experimental hasta mediados del siglo XX, momento en el que comienzan a describirse diferentes sistemas de memoria con funciones y características propias (Squire, 2004). Se postuló entonces el modelo estructural o modal de memoria (Atkinson & Shiffrin, 1968) integrado por los registros sensoriales o memoria sensorial, la memoria a corto plazo (MCP) y la memoria a largo plazo (MLP). Posteriormente, Tulving (1972) propuso un modelo constituido por una memoria declarativa con contenido episódico y semántico de carácter explícito, y otra no declarativa que incluye hábitos y destrezas como la memoria no asociativa, la memoria procedimental y la memoria implícita. A finales del siglo XX, el último modelo propuesto por Tulving comprendía cinco sistemas de memoria diferentes: sistema de representación perceptual, memoria a corto plazo, memoria procedimental, memoria semántica y memoria episódica (Tulving, 1987; Tulving & Schacter, 1990).

Estudios clínicos, neuropsicológicos y de imágenes cerebrales demostraron que distintos grupos de pacientes amnésicos eran incapaces de realizar determinadas tareas de memoria aunque su rendimiento era normal en otras, y que distintas áreas cerebrales se activaban al realizar unas tareas pero no otras (e.g., Gabrieli, 1998; Graf, Squire, & Mandler, 1984; Schacter & Graf, 1986; Shimamura & Squire, 1984; Squire, Shimamura, & Graf, 1987; Zola-Morgan & Squire, 1993), motivo por el que la noción de sistemas de memoria es ahora ampliamente aceptada (Squire, 2004; Squire, 2009). La Figura 1.1 muestra los diferentes sistemas de memoria y su relación con diversas áreas cerebrales según la última propuesta de Squire (2004).

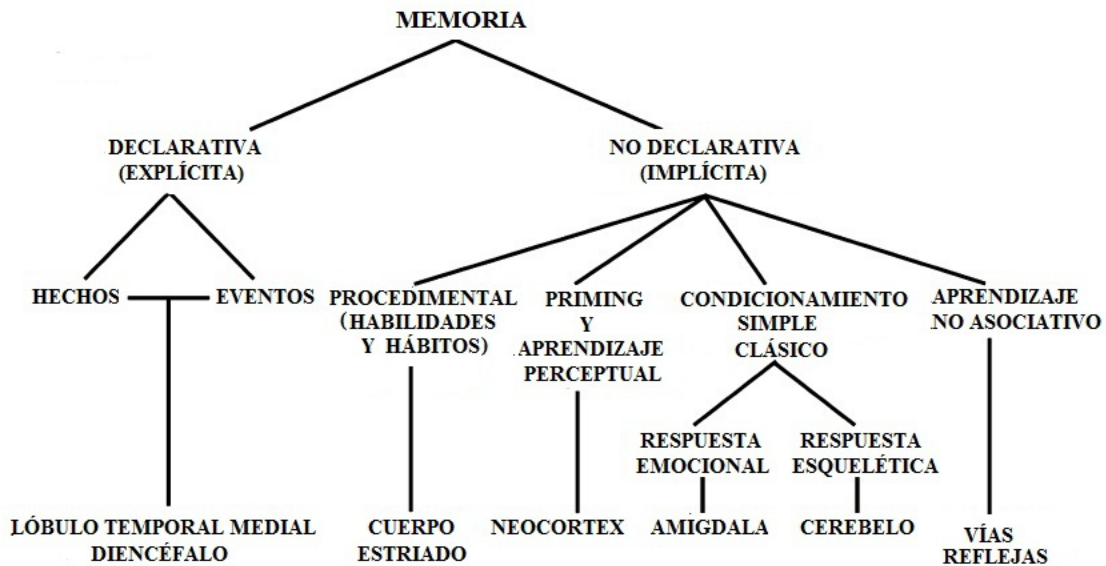


Figura 1.1. Sistemas de memoria y áreas cerebrales relacionadas. A partir de Squire (2004).

La mayoría de estos modelos de memoria reflejan, de una u otra manera, el hecho de que la información puede ser codificada y recuperada de forma explícita o implícita. La memoria explícita implica la recuperación consciente de la experiencia previa. Es uno de los sistemas que decae con la edad, especialmente su componente episódico, y está deteriorada en pacientes con amnesia o demencia (e.g., Graf et al., 1984; Nilsson, 2008; Shimamura & Squire, 1984; Squire et al., 1987). Este tipo de memoria se evalúa utilizando tareas de reconocimiento, recuerdo libre o recuerdo señalado. Por ejemplo, según las teorías de procesamiento dual, el reconocimiento de la información puede lograrse mediante la influencia de dos procesos diferentes, uno relativamente automático de familiaridad y otro controlado de recuerdo consciente (Mandler, 1980). Mientras el reconocimiento mediante procesos de familiaridad se alcanza en ausencia de información contextual, el recuerdo consciente implica la recuperación de información sobre el contexto en el que se ha percibido el estímulo. Por tanto, una tarea de reconocimiento puede completarse gracias a procesos de familiaridad o recuerdo consciente, pero una tarea de recuerdo libre únicamente puede realizarse con éxito recurriendo a éste último. Esta distinción entre procesos automáticos inconscientes y procesos controlados conscientemente se ha utilizado para relacionar los procesos de familiaridad y recuerdo con los procesos de memoria implícita y explícita, respectivamente (Jacoby, 1991), aunque algunos autores han señalado que los procesos de familiaridad no tienen porqué ser equivalentes a la memoria implícita (Reed, Hamann, Stefanacci, & Squire, 1997).

La memoria implícita no requiere el recuerdo intencional de la información percibida con anterioridad y opera bajo reglas diferentes a las de la memoria explícita (Gabrieli, 1998; Schacter, 1987). Este tipo de memoria parece preservado no sólo en pacientes amnésicos (Graf et al., 1984), sino también en el envejecimiento normal y

patológico (Ballesteros & Reales, 2004a; La Voie & Light, 1994; Schacter, Cooper, & Valdiserri, 1992; Soldan, Hilton, Cooper, & Stern, 2009; Wiggs, Weisberg, & Martin, 2006). Su existencia se demuestra por la existencia de *priming* de repetición, el cual se entiende como una mejora conductual en la velocidad y/o precisión de la respuesta debida a la experiencia previa. En este sentido, los estímulos repetidos se procesan normalmente con mayor rapidez y precisión que los estímulos nuevos (Tulving & Schacter, 1990).

Las distintas propiedades del *priming* de repetición han revelado importantes disociaciones entre las tareas de memoria implícita y explícita (Wiggs & Martin, 1998). El *priming* es sensible al número de repeticiones del estímulo (Brown, Jones, & Mitchell, 1996), aumenta con cada exposición adicional del mismo incluso en pacientes amnésicos (Wiggs, Martin, & Sunderland, 1997) y está preservado en el envejecimiento normal y patológico (Ballesteros & Reales, 2004a; Fleischman, 2007; La Voie & Light, 1994; Wiggs et al., 2006). Además, la memoria implícita no es específica de la modalidad perceptiva a la que se presentan los estímulos, sino que parece depender de la creación de descripciones estructurales de los objetos. Estudios realizados con grupos de adultos jóvenes (Easton, Greene, & Srinivas, 1997; Reales & Ballesteros, 1999) y mayores (Ballesteros, González, Mayas, García-Rodríguez & Reales, 2009) han mostrado la existencia de *priming* intermodal para objetos presentados visualmente en la fase de estudio y a través del tacto en la fase de prueba, y viceversa. Esto parece indicar que tanto la memoria implícita intramodal (visión-visión, tacto-tacto) como la intermodal (visión-tacto, tacto-visión) se encuentran preservadas en el envejecimiento (Ballesteros et al., 2009). Diferentes estudios realizados con fMRI (Amedi, Malach, Hendler, Peled, & Zohary, 2001; Amedi, von Kriegstein, van Atteveldt, Beauchamp, & Naumer, 2005; James et al., 2002) sugieren que la memoria implícita posiblemente

utiliza representaciones comunes a ambas modalidades perceptivas. El sustrato neural de este tipo de memoria podría encontrarse en el área LOC (*lateral occipital cortex*). Debido a que en este tipo de estudios la actividad neural se ve normalmente reducida después de cada repetición del estímulo, se ha propuesto que el *priming* de repetición podría estar mediado por un descenso en la activación cerebral (Grill-Spector, Henson, & Martin, 2006; Schacter, Wig, & Stevens, 2007). Esta reducción específicamente asociada al estímulo ha recibido diferentes nombres, tales como *neural priming* (Maccotta & Buckner, 2004), *repetition suppression* (Desimone, 1996), *repetition attenuation* (Turk-Browne, Yi, & Chun, 2006) y *adaptation* (Grill-Spector & Malach, 2001).

1.3 ELECTROENCEFALOGRAFÍA Y ACTIVIDAD CEREBRAL

El electroencefalograma (EEG) se define tradicionalmente como la actividad eléctrica cerebral registrada en el cuero cabelludo humano, aunque el término puede extenderse a la actividad eléctrica de grupos neuronales registrada en la corteza cerebral o dentro del cerebro, tanto en animales como en humanos (Lopes da Silva, Gonçalves, & De Munck, 2008). Sus aplicaciones actuales se encuadran básicamente en el ámbito clínico y el experimental (Nunez & Srinivasan, 2006). Por ejemplo, la inspección visual del EEG espontáneo y el análisis de potenciales evocados se utilizan como herramientas fundamentales en el diagnóstico de la epilepsia o los trastornos del sueño, entre otras dolencias. Como técnica utilizada por los neurocientíficos, ofrece la posibilidad de estudiar la función cerebral en tiempo real con un coste económico relativamente asequible. La Figura 1.2 muestra las aplicaciones de la EEG y las relaciones más comunes entre los diversos campos de esta disciplina según Nunez y Srinivasan (2006).

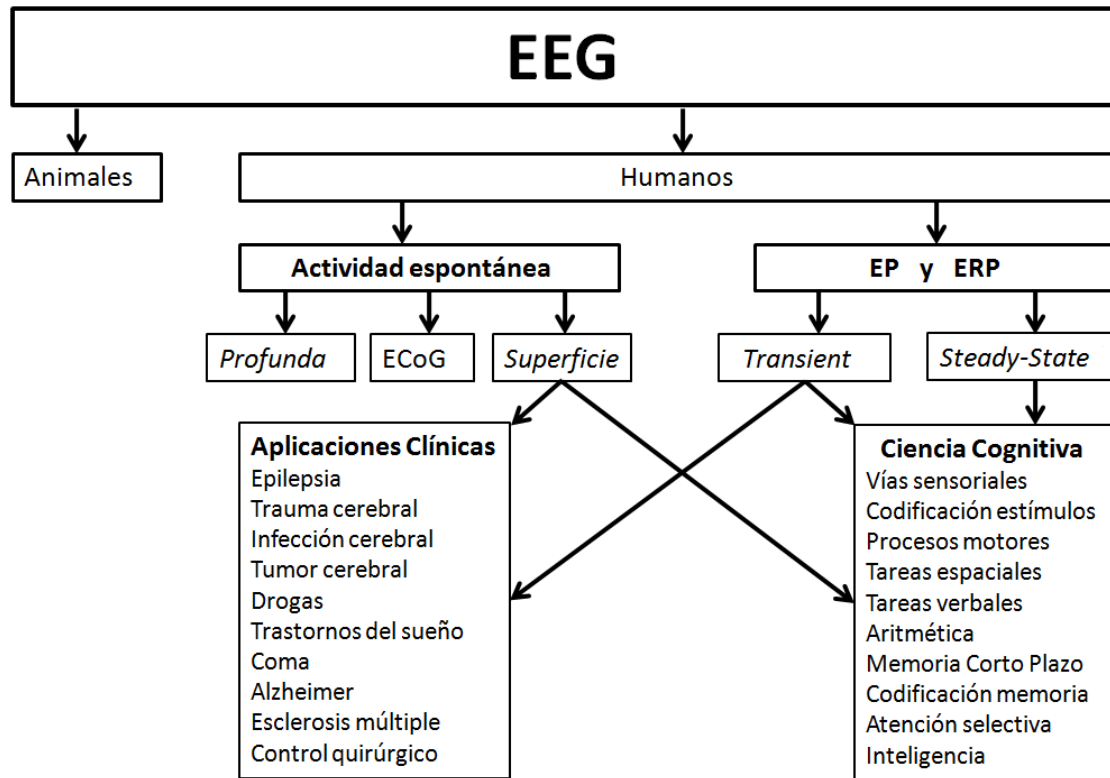


Figura 1.2. Áreas de aplicación de la electroencefalografía (EEG). **ECoG:** Electroencefalografía; **EP:** Potenciales evocados; **ERP:** Potenciales evento-relacionados. Adaptado a partir de Nunez y Srinivasan (2006).

La literatura sobre EEG en humanos distingue básicamente entre estudios que registran la actividad espontánea y aquellos otros interesados en investigar potenciales evocados (EP) o evento-relacionados (ERP). La actividad espontánea ocurre en ausencia de estimulación sensorial específica, pero es alterada fácilmente por dicha estimulación. Por otra parte, los EP están asociados a estímulos sensoriales específicos como tonos auditivos, flashes de luz o shocks eléctricos. Se registran promediando en el tiempo las respuestas asociadas al estímulo para extraerlos de la actividad EEG espontánea. Los ERP se registran igual que los EP, pero normalmente tienen lugar a mayores latencias y están asociados a actividad cerebral de carácter endógeno. En los

ERP y EP transitorios (*transient*), se muestran repetidamente una serie de estímulos cortos para lograr un potencial promediado, mientras que en los fijos (*steady-state*) se presenta un estímulo de forma continua y concurrente a la realización de la tarea cognitiva (Nunez & Srinivasan, 2006). Algunos autores han relacionado ERP y señal EEG espontánea con actividad fásica y tónica, respectivamente (Carretié, 2001). Así, mientras los ERP reaccionan ante eventos puntuales mediante una fluctuación rápida y poco duradera (actividad fásica), la actividad EEG espontánea supone un cambio más lento que proporciona información respecto al nivel general de activación (actividad tónica). A pesar de que la actividad eléctrica cerebral se registra normalmente mediante electrodos situados en el cuero cabelludo (ver Figura 1.3), también es posible obtener actividad EEG intracraneal registrando potenciales eléctricos en la superficie cerebral mediante electrocorticografía (ECoG) o utilizando electrodos insertados en áreas profundas de la corteza cerebral, si bien es cierto que debido a consideraciones éticas el uso de estas técnicas en humanos queda restringido a pacientes con epilepsia.

El psiquiatra alemán Hans Berger fue el primero en sugerir que las fluctuaciones del EEG humano podrían estar asociadas a los procesos mentales. Este investigador demostró que era posible medir la actividad eléctrica del cerebro humano colocando un electrodo en el cuero cabelludo, amplificando la señal y representando en el tiempo los cambios de voltaje. Berger realizó el primer registro electroencefalográfico en humanos y describió por primera vez las ondas alfa tras descubrir la existencia de actividad rítmica oscilando a aproximadamente 10 Hz durante estados de relajación (Berger, 1929). A partir de sus trabajos, la investigación de los procesos cognitivos en esta disciplina se centró en el análisis de las frecuencias del EEG y el estudio de sus relaciones con la conducta. El desarrollo de las técnicas de promediado favoreció posteriormente la utilización de los potenciales evento-relacionados (ERP) en la

investigación de los procesos cognitivos. Más tarde, el perfeccionamiento de las técnicas de registro de corrientes directas (DC) permitió investigar cambios en los potenciales de DC en relación a procesos cognitivos complejos. En la actualidad, los mayores retos a los que se enfrenta esta disciplina incluyen la combinación del EEG con las nuevas técnicas de imagen cerebral y la ampliación del rango de frecuencias objeto de estudio hasta incluir las bandas ultra-lentas y ultra-rápidas (Altenmüller, Münte, & Gerloff, 2005; Niedermeyer & Lopes da Silva, 2004). La Figura 1.3 muestra la localización de los electrodos en el cuero cabelludo según el Sistema Internacional 10-20.

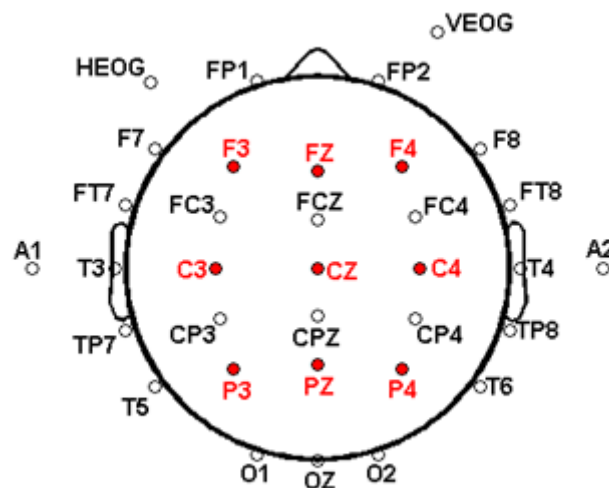


Figura 1.3. Los 32 electrodos utilizados en la presente tesis doctoral posicionados de acuerdo al Sistema Internacional 10-20. Los electrodos de registro se sitúan en los hemisferios izquierdo (números impares), derecho (números pares), y línea media (letra **Z**) distribuyéndose en áreas frontales (**FP** y **F**), centrales (**C**), parietales (**P**), temporales (**T**) y occipitales (**O**). Las posiciones en rojo indican los electrodos utilizados en los análisis estadísticos. Los electrodos de referencia (**A1**, **A2**) se ubican en los lóbulos auriculares. **HEOG**: Electrooculograma horizontal. **VEOG**: Electrooculograma horizontal.

Aunque el estudio de la actividad cerebral puede abordarse utilizando diferentes técnicas de neuroimagen, para investigar su dinámica espacio-temporal es necesario utilizar métodos que permitan medir de forma directa dicha actividad (Pizzagalli, 2007). Las técnicas hemodinámicas (fMRI) y metabólicas (PET) miden la actividad cerebral con excelente precisión espacial, pero de forma indirecta y con escasa resolución temporal. En cambio, las técnicas magnetoeléctricas (MEG y EEG) permiten estudiar la función cerebral directamente y en tiempo real mediante el registro de la actividad eléctrica producida por grandes poblaciones neuronales. Desafortunadamente, la resolución espacial de MEG y EEG se ve limitada por diversos factores, tales como el número de electrodos que limita el muestreo espacial, la presencia de bajas tasas señal-ruido, o el proceso de dispersión de la señal desde su punto de origen hasta los electrodos de registro. La limitación más importante quizá sea el llamado “problema inverso” al tratar de establecer el origen de la señal: Dado que la actividad cerebral es producto de una suma en el espacio y el tiempo, es muy difícil reconstruir el origen exacto de los potenciales registrados en el cuero cabelludo. El problema inverso impide determinar la fuente de actividad puesto que el número de fuentes que pueden explicar un potencial eléctrico registrado en el cuero cabelludo es infinito (Pizzagalli, 2007).

1.3.1 Bases fisiológicas de la electroencefalografía

El origen de los potenciales eléctricos cerebrales está basado en las propiedades electrofisiológicas intrínsecas del sistema nervioso central (SNC), que se compone de neuronas y células gliales encargadas de sustentar y proteger a las primeras. Las neuronas están compuestas por axones, dendritas y cuerpos celulares. Se caracterizan por su capacidad para responder a estímulos mediante descargas eléctricas y por la

velocidad a la que conducen estos impulsos nerviosos (Brodal, 2010). El cuerpo celular o soma contiene el núcleo celular y se encarga de realizar procesos metabólicos básicos para la célula, los axones conducen impulsos nerviosos a otras neuronas o a células musculares, y las dendritas reciben estas señales eléctricas desde los axones o dendritas de neuronas vecinas (Brodal, 2010; Speckmann & Elger, 2005).

Cuando un potencial de acción o impulso nervioso alcanza la sinapsis, esto es, el lugar de contacto entre el axón y la siguiente neurona, el terminal del axón libera un neurotransmisor que envía una señal química a la siguiente neurona. Si el potencial de acción alcanza una sinapsis excitatoria, se produce un potencial post-sináptico excitatorio (PPSE) que despolariza la siguiente neurona y aumenta la posibilidad de que genere un potencial de acción. Si la sinapsis es de tipo inhibitorio, se genera un potencial post-sináptico inhibitorio (PPSI) que hiperpolariza la siguiente neurona y disminuye su probabilidad de disparo. Cuando varios potenciales post-sinápticos tienen lugar en un corto espacio de tiempo, se produce una suma de PPSE o PPSI que provoca la generación de un potencial de acción en la siguiente neurona (Brodal, 2010; Speckmann & Elger, 2005). Aunque los potenciales post-sinápticos son de menor amplitud que los potenciales de acción, tienen mayor duración y afectan a una superficie más extensa de la membrana celular, lo que hace posible su suma a nivel temporal y espacial. La suma de estos potenciales post-sinápticos provoca diferencias de potencial eléctrico en la neurona que crean dipolos¹ entre el soma y las dendritas apicales, generando campos eléctricos y magnéticos que pueden ser registrados mediante EEG y MEG, respectivamente.

¹ Un dipolo eléctrico se define como un par de cargas eléctricas de signo opuesto e igual magnitud cercanas entre sí.

Aunque también se han observado modestas contribuciones procedentes de estructuras subcorticales, la actividad registrada por el EEG es el resultado de la suma temporal y espacial de potenciales post-sinápticos procedentes de las neuronas piramidales que, agrupadas en columnas, se orientan verticalmente en la corteza cerebral (Pizzagalli, 2007; Speckmann & Elger, 2005). La orientación de sus dendritas, perpendiculares con respecto a la superficie cortical y paralelas entre sí, configura una estructura de tipo “campo abierto” que permite la suma de potenciales eléctricos y su propagación hacia la superficie. Para que los potenciales cerebrales puedan registrarse en el cuero cabelludo, es necesario además que la actividad neuronal se produzca de forma sincrónica a un área de corteza cerebral relativamente extensa (aproximadamente 6 cm^2 para producir $25 \mu\text{V}$ en la superficie). Varios estudios con animales apoyan esta idea al describir la existencia de sincronización entre neuronas vecinas a escala local (*local-scale synchronization*) y entre grupos de neuronas de diferentes áreas cerebrales (*large-scale synchronization*), lo que también sugiere que la sincronización de la actividad oscilatoria es un mecanismo clave en la comunicación de redes neurales distribuidas espacialmente (Buzsaki & Draguhn, 2004; Pizzagalli, 2007; Schnitzler & Gross, 2005). Finalmente, una última condición que la actividad neuronal debe satisfacer para ser detectada implica que sus cambios en el tiempo se produzcan de forma relativamente lenta (Mouraux & Iannetti, 2008).

1.3.2 Actividad evocada: potenciales evento-relacionados (ERP)

El registro de actividad espontánea en el EEG se consideró inicialmente una medida demasiado burda de la actividad cerebral. Al representar la suma de cientos de fuentes de actividad neural diferentes, se pensaba que resultaría muy difícil aislar

procesos cognitivos independientes, por lo que usar esta técnica resultaría inviable a la hora de medir procesos neurales tan específicos como los que son objeto de estudio de la Neurociencia Cognitiva (Luck, 2005a). La técnica de los potenciales evento-relacionados (ERP) está basada en la noción de que las respuestas cerebrales asociadas a eventos sensoriales, motores y cognitivos específicos se encuentran incluidas en la actividad espontánea del EEG, y que su extracción es posible utilizando simples técnicas de promediado. Estas respuestas específicas se denominan potenciales evento-relacionados para remarcar su asociación a eventos estímulares específicos. Originalmente se les denominó potenciales evocados (EP) al considerarse que, además de opuestos a la señal espontánea del EEG, eran evocados estrictamente por el estímulo. Posteriormente se adoptó el término potenciales evento-relacionados para reflejar que los cambios cerebrales también podían estar relacionados a movimientos voluntarios o a procesos psicológicos relativamente independientes del estímulo (Luck, 2005a).

Los ERP reflejan la actividad cerebral de poblaciones neuronales que se activan de forma sincronizada en respuesta a (o en preparación para) la presencia de eventos discretos, ya sean estos internos o externos al sujeto. Conceptualmente, se consideran manifestaciones neurales de funciones psicológicas específicas (Fabiani, Gratton, & Federmeier, 2007). Su amplitud es pequeña comparada con la amplitud de la actividad EEG espontánea, lo que hace necesario aumentar la discriminación de la señal (ERP) a partir del ruido (EEG). Para ello se promedian en la escala temporal muestras (épocas) del EEG que están asociadas temporalmente (*time-locked*) a la ocurrencia repetida de un evento o estímulo particular. Se asume que la actividad no relacionada temporalmente con el estímulo variará de forma aleatoria en cada una de las muestras obtenidas y será cancelada merced al promediado. En cambio, la actividad que además coincida en fase (*phase-locked*) se mantendrá a pesar del promediado, lo que resultará en un ERP visible.

El supuesto básico que subyace al uso de este procedimiento es que los ERP son estacionarios, es decir, que su forma y latencia son invariantes y que por tanto no se verán afectados por el promediado (Mouraux & Iannetti, 2008). Los ERP son respuestas evocadas porque están asociadas al estímulo tanto en tiempo como en fase (*time-locked* y *phase-locked*). La Figura 1.4 muestra diferentes conceptos y parámetros relacionados con la actividad ERP.

El ERP representa una función *voltaje x tiempo* que expresa en microvoltios (μV) desviaciones de potencial eléctrico respecto a una línea base. Contiene, por tanto, un número de picos positivos y negativos que se describen en función de su polaridad, latencia y distribución espacial. La latencia de pico se calcula en relación al inicio del evento, mientras que la latencia de amplitud es relativa a una línea base. Un error frecuente es confundir los picos visibles con los componentes latentes del ERP, los cuales se definen como “la actividad neural registrada en el cuero cabelludo que es generada en un módulo neuroanatómico cuando se realiza una operación computacional específica” (Luck, 2005b). El concepto de componente refleja la tendencia de algunas partes del ERP a covariar a través de sujetos y condiciones en respuesta a la manipulación experimental, de ahí que la forma del ERP, el voltaje visible que se manifiesta en cada pico, sea el resultado de una combinación de voltajes procedentes de distintos componentes subyacentes con características funcionales y estructurales propias (Fabiani et al., 2007; Luck, 2005a).

Los componentes del ERP pueden clasificarse atendiendo a su funcionalidad, a los picos que los representan, o a las estructuras neurales que los generan, aunque es más habitual referirse a ellos en función de su latencia: los componentes tempranos tienen una latencia menor a 10 ms, los de de latencia media varían entre 10 y 50 ms, y los tardíos surgen a partir de 50–100 ms.

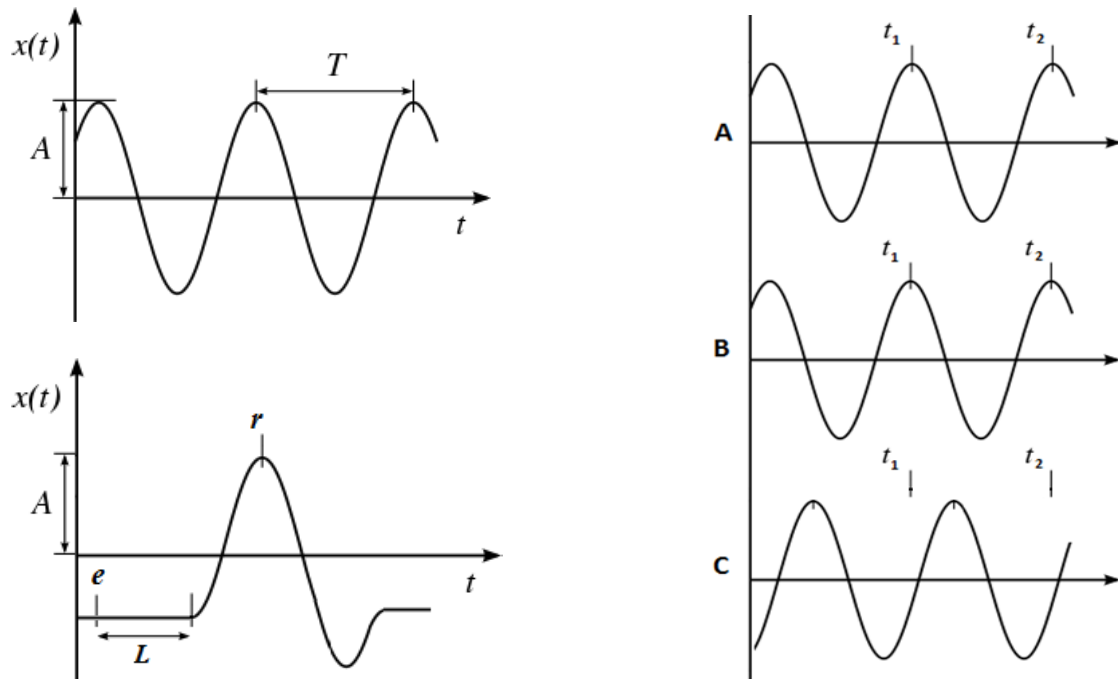


Figura 1.4. Izquierda: la fase de onda indica la situación instantánea en el ciclo de una magnitud que varía cíclicamente (arriba); Latencia de respuesta (abajo). Derecha: Las señales A y B están asociadas en fase (*phase-locked*) a diferencia de C, que presenta un desfase con respecto a las anteriores. **A:** Amplitud; **L:** Latencia; **T:** Periodo; **e:** estímulo; **r:** respuesta; **t:** tiempo.

Amplitud (A). Valor máximo que adquiere una variable en un fenómeno oscilatorio. Al representar voltaje, su unidad de medida es el voltio (y sus múltiplos o fracciones).

Frecuencia (F). Número de veces que se repite un proceso periódico por unidad de tiempo. Su unidad de medida es el número de ciclos por unidad de tiempo, normalmente ciclos por segundo (Hz).

Latencia (L). Tiempo que transcurre entre un estímulo y la respuesta que produce. En este caso, hasta la producción de un cambio eléctrico. Su unidad es el segundo (y sus múltiplos o fracciones).

Periodo (T). Intervalo temporal que abarca un ciclo. Su unidad es el segundo o sus múltiplos o fracciones. El periodo es el inverso a la frecuencia, y viceversa ($T = 1/F$).

Potencia. Cantidad de energía producida o consumida por unidad de tiempo.

Otro criterio a la hora de clasificar componentes atiende a su relación con el estímulo. Aquellos definidos en función de las características físicas de un evento externo se denominan exógenos o sensoriales. Se considera que estos componentes se evocan siempre que el estímulo es percibido. Representan la actividad de las vías sensoriales que transmiten la señal generada en los receptores sensoriales del sistema nervioso periférico hasta el SNC, de ahí su gran utilidad en el diagnóstico de diversos trastornos neurológicos. Los componentes exógenos son sensibles a una serie de parámetros estimulares tales como su intensidad o frecuencia, y también son específicos de la modalidad; esto es, su forma y distribución depende de la modalidad sensorial en la que se presenta el estímulo que los produce (Fabiani et al., 2007). Por otro lado, los componentes cuyas características dependen principalmente de la interacción entre la persona y el evento externo se denominan componentes endógenos. Se producen cuando la persona se emplea activamente en el procesamiento de la información estimular, implican la utilización de procesos atencionales y se relacionan directamente con procesos cognitivos como la memoria y el lenguaje. Existe también una tercera clase de ERP, los llamados mesógenos, que incluyen características de los dos grupos anteriores. Se consideran respuestas semi-automáticas que podrían ocurrir sin necesidad de emplear recursos atencionales, pero que se modifican cuando la atención se centra en el estímulo (Fabiani et al., 2007). En realidad, tras describir los distintos tipos de clasificaciones, podría decirse que las correspondencias componente exógeno y temprano, mesógeno y de latencia media, endógeno y tardío, son prácticamente exactas.

Cuando los ERP comenzaron a ser utilizados en Neurociencia Cognitiva, se consideraron una alternativa a las medidas conductuales obtenidas mediante paradigmas experimentales que utilizaban estímulos y respuestas discretos. En este ámbito, ofrecían una serie de ventajas sobre las medidas conductuales que llevó incluso a que fueran

denominados “el tiempo de reacción del siglo XXI” (Luck, 2005a). Los ERP proporcionan una medida continua del procesamiento entre un estímulo y una respuesta, haciendo posible determinar qué etapa de procesamiento se ve afectada por una manipulación experimental concreta. De hecho, ofrecen una medida en tiempo real del procesamiento del estímulo incluso cuando no se produce una respuesta conductual observable (Rugg, 1995). Por ejemplo, las medidas conductuales son consecuencia de gran número de procesos cognitivos, y en ocasiones resulta bastante difícil atribuir cambios en la precisión o el tiempo de reacción a un proceso cognitivo concreto. Por el contrario, las diferencias en amplitud o latencia de los ERP registradas en diferentes condiciones experimentales pueden relacionarse con procesos cognitivos específicos.

Básicamente, la amplitud de los ERP proporciona un índice del grado de activación neural, su latencia revela el desarrollo temporal de dicha activación, y su distribución en el cuero cabelludo ofrece información respecto al patrón general de activación (Rugg, 1995). En cualquier caso, siempre debe tenerse en cuenta que para poder relacionar los ERP con el procesamiento cognitivo es necesario asumir los siguientes supuestos: (1) existe relación entre la amplitud y latencia de un ERP y la fuerza y desarrollo temporal de la actividad neural que lo ha generado; (2) los ERP con distintas distribuciones topográficas en el cuero cabelludo reflejan diferentes patrones de actividad cerebral; (3) diferentes patrones de actividad neuronal pueden identificarse con procesos cognitivos dissociables funcionalmente (Rugg, 1995). Obviamente, esta técnica no carece de inconvenientes, ya que para obtener los ERP es necesario realizar un elevado número de ensayos, aunque su mayor desventaja respecto a las medidas conductuales es sin duda que el significado funcional de un componente nunca estará tan claro como el de una respuesta conductual (Luck, 2005a).

1.3.3 Actividad inducida: oscilaciones cerebrales (ERD/ERS y ERSP)

Como ya se ha comentado anteriormente, el análisis de las frecuencias del EEG se utilizó en el estudio de los procesos cognitivos desde el descubrimiento de las frecuencias alfa y beta (Berger, 1929) hasta la aparición de los ERP. Décadas después, sofisticadas técnicas de análisis tiempo-frecuencia y potentes algoritmos han vuelto a colocar a este tipo de análisis a la vanguardia de la Ciencia Cognitiva. Normalmente se describen cinco tipos de ritmos cerebrales definidos por sus respectivos rangos de frecuencia y representados por letras griegas. Aunque dichos rangos varían según los autores y algunos textos incluyen frecuencias que aparecen únicamente en áreas cerebrales o situaciones específicas, como los ritmos Mu, Lambda y Kappa, puede decirse que los siguientes valores coinciden con los rangos utilizados habitualmente en la literatura para describir estos ritmos cerebrales: delta (δ), 0.5–3.5 Hz; theta (θ), 4–7.5 Hz; alfa (α), 8–13 Hz; beta (β), 14–29 Hz; gamma (γ), 30–45 Hz.

La actividad oscilatoria producida por cada una de estas frecuencias refleja diferentes aspectos del procesamiento cognitivo y sensorial (Basar, Basar-Eroglu, Karakas, & Schurmann, 2001; Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999; Ward, 2003). Por ejemplo, la actividad de la banda alfa se asocia a cambios en las demandas atencionales, *arousal* y expectancia (Klimesch, Doppelmayr, Russegger, Pachinger, & Schwaiger, 1998), así como a procesos de memoria (Babiloni et al., 2004a; Klimesch, 1999) y control inhibitorio (Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007). La potencia de la banda theta se modifica durante la realización de tareas de memoria (Klimesch et al., 2001; Klimesch et al., 2006; Sederberg, Kahana, Howard, Donner, & Madsen, 2003), procesos de reconocimiento y toma de decisiones (Jacobs, Hwang, Curran, & Kahana, 2006). La banda gamma parece relacionada con la atención (Jensen et al., 2007), la percepción del objeto (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999), procesos de familiaridad (Gruber et al., 2008)

y de memoria (Gruber & Muller, 2006; Conrad, Giabbiconi, Muller, & Gruber, 2007; Jensen et al., 2007). Actualmente, el estudio de las relaciones entre diferentes frecuencias que actúan de forma sincronizada es una de las cuestiones que mayor interés despierta entre los neurocientíficos cognitivos (Gruber et al., 2008; Axmacher, Mormann, Fernandez, Elger, & Fell, 2006; Demiralp et al., 2006; Jensen, 2006; Osipova et al., 2006).

Un estímulo determinado no sólo puede *evocar* la generación de un potencial evento-relacionado (ERP), sino también *inducir* cambios en el EEG espontáneo. Esto es, puede producir un aumento (sincronización) o un descenso (desincronización) de la potencia del EEG en alguna de sus frecuencias. La sincronización (*Event-related synchronization*; ERS) y la desincronización (*Event-related desynchronization*; ERD) de la actividad oscilatoria cerebral se definen respectivamente como el incremento y la reducción de la potencia del EEG ante la presencia de estímulos sensoriales, motores o cognitivos, en comparación a una línea base inmediatamente anterior a éstos, en una determinada frecuencia (Pfurtscheller & Aranibar, 1979; Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). Su significado funcional difiere según la frecuencia en la que se produzcan, y se caracterizan por su latencia respecto al evento que las induce, su magnitud respecto a una línea base y su distribución en el cuero cabelludo (Mouraux & Iannetti, 2008).

Los términos sincronización y desincronización se utilizan para remarcar el hecho de que los cambios en la potencia del EEG se deben a las relaciones y al estado de sincronía entre poblaciones neuronales. Así, cuanto mayor es la sincronización, más neuronas contribuyen a la suma de actividad eléctrica y mayor es la amplitud de la señal que llega a la superficie del cuero cabelludo. Por el contrario, cuando la sincronización neuronal es baja, las neuronas producen actividades eléctricas diferentes, lo que origina

un desfase entre ellas que deriva en una señal EEG de menor amplitud. En general, cuanto mayor sea la activación cerebral mayor será la desincronización de la actividad neuronal, es decir, la señal del EEG mostrará mayor frecuencia y menor amplitud (Carretié, 2001). Por tanto, se entiende que una población neuronal está “activa” cuando genera señales que pueden activar a otras poblaciones neuronales, ya sean éstas señales excitatorias o inhibitorias. De la misma forma, se entiende por estado “inactivo” aquél que no implica la activación de otras poblaciones neuronales, mientras que un estado “*idling*” define al sistema que ni recibe ni procesa información en un momento determinado (Lopes da Silva, 2006). En cualquier caso, aunque asumir que una ERD corresponde a un estado de activación y que una ERS corresponde a un estado inactivo es cierto en muchas ocasiones, esto resulta también una simplificación de la realidad, porque dicha correspondencia depende de la frecuencia y probablemente también del área cerebral en la que se produce (Lopes da Silva, 2006).

ERD y ERS son respuestas inducidas porque aunque estén de algún modo temporalmente asociadas al estímulo (*time-locked*), su fase no permanece estacionaria entre diferentes épocas o ensayos (*non-phase-locked*). Esto hace que sus cambios se comporten como actividad aleatoria y sean cancelados si se promedian únicamente a escala temporal. Por este motivo, para identificar, caracterizar y cuantificar este tipo de respuestas es necesario estimar en cada época la amplitud de la actividad oscilatoria en función de su tiempo y frecuencia (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). Dado que estas estimaciones son una expresión en el tiempo de la amplitud de la oscilación independientemente de su fase, promediarlas entre ensayos revela las modulaciones de amplitud asociadas y no asociadas en fase puesto que ambas son consistentes entre ensayos en latencia y frecuencia (Mouraux & Iannetti, 2008). Además, ERD y ERS son medidas relativas porque sus valores dependen de la cantidad de actividad en la

frecuencia correspondiente durante un periodo de referencia o línea base (Lopes da Silva, 2006). Normalmente se obtienen filtrando la banda de frecuencia objeto de interés, calculando sus valores de amplitud al cuadrado y promediándolos entre ensayos. Además, dichos valores también se promedian entre un pequeño número de muestras temporales con objeto de reducir su varianza. La potencia absoluta de la frecuencia se transforma en potencia relativa respecto a un intervalo temporal de referencia o línea base y se expresa como un porcentaje de esta última. Un método alternativo consiste en estimar la varianza entre ensayos calculando la media entre ensayos de las frecuencias filtradas y restándosela al valor de cada muestra. Las diferencias obtenidas se elevan al cuadrado y se calculan las diferencias de medias entre ensayos (Kalcher & Pfurtscheller, 1995).

Otra medida de las respuestas inducidas en la actividad oscilatoria cerebral es la perturbación espectral asociada a eventos (*Event-Related Spectral Perturbation*; ERSP), que puede considerarse una alternativa al cómputo de ERD y ERS (Makeig, 1993). La ERSP mide los cambios de amplitud medios en la totalidad del espectro de frecuencias del EEG en función del tiempo y en relación a un estímulo o evento. Representa una función tiempo x frecuencia que expresa en decibelios (*dB*) los cambios en la potencia espectral respecto a una línea base. Al igual que la actividad ERD y ERS, la actividad ERSP se caracteriza por su latencia, magnitud respecto a una línea base y distribución en el cuero cabelludo. A pesar de que para su cálculo se considera la totalidad del rango de frecuencias, su significado funcional también varía según la frecuencia en la que se produzca. Para calcular la actividad ERSP, el espectro de la línea base se calcula a partir del EEG inmediatamente anterior al estímulo. Cada época completa se divide en pequeñas ventanas que se solapan para crear el promedio de la amplitud del espectro, y cada una de estas transformaciones de las épocas individuales se normaliza dividiéndose

por su respectivo espectro de línea base. Las transformaciones normalizadas de todas las épocas se promedian para producir el ERSP, que se representa finalmente como la amplitud espectral relativa en una función tiempo-frecuencia (Makeig, 1993).

1.3.4 Efectos de repetición en tareas de memoria implícita y explícita

Los efectos de repetición en la actividad cerebral se han observado tanto a escala espacial como temporal. Pueden encontrarse desde el nivel celular en neuronas corticales de primates hasta en cambios hemodinámicos en humanos. Estos cambios ocurren durante intervalos entre presentaciones del estímulo que pueden durar desde milisegundos hasta semanas o meses (e.g., Henson et al., 2003; Henson, 2003; Henson, Shallice, & Dolan, 2000; Henson & Rugg, 2003; Sobotka & Ringo, 1996; van Turennout, Ellmore, & Martin, 2000). Las respuestas evocadas (ERP) e inducidas (ERSP) de la actividad eléctrica cerebral se han mostrado sensibles a la repetición del estímulo, y son además capaces de disociar los correlatos neurales de las memorias explícita e implícita (e.g., Gruber & Muller, 2006; Friedman & Johnson, 2000; Rugg et al., 1998).

Los ERP asociados al procesamiento de material repetido muestran normalmente un aumento de actividad positiva en relación a su primera presentación tanto en tareas directas como indirectas de memoria, aunque los resultados varían en función del paradigma utilizado para presentar los estímulos y la propia naturaleza de estos últimos (e.g., Cycowicz, Friedman, & Snodgrass, 2001; Groh-Bordin, Zimmer, & Mecklinger, 2005; Friedman & Cycowicz, 2006; Penney, Mecklinger, Hilton, & Cooper, 2000; Penney, Mecklinger, & Nessler, 2001; Rugg & Curran, 2007).

En los estudios de ERP que investigan la percepción visual del objeto, el efecto de repetición en tareas indirectas de memoria implícita (*ERP repetition effect*) parece depender del paradigma elegido para evaluar el *priming*. Cuando la tarea establece un intervalo fijo de retención entre las fases de estudio y de prueba (*study-test delay*), el efecto de repetición consiste en un incremento de la actividad positiva ante estímulos repetidos (*repetition enhancement*)² que se hace evidente entre 300–700 ms (Friedman & Cycowicz, 2006; Groh-Bordin et al., 2005; Penney et al., 2000). Este componente parece ocurrir únicamente cuando el estímulo que lo evoca puede representarse mediante un código estructural unitario, puesto que no aparece cuando los estímulos presentados carecen de sentido (Friedman & Cycowicz, 2006; Penney et al., 2000; Rugg & Doyle, 1994). Su significado funcional es actualmente objeto de debate, ya que se ha asociado tanto con el reconocimiento consciente del estímulo (Friedman & Cycowicz, 2006; Penney et al., 2000) como con respuestas automáticas relacionadas con la familiaridad (Penney et al., 2001). Por otro lado, las tareas indirectas que utilizan un paradigma de presentación continua (*target detection*) también muestran un componente con aproximadamente la misma latencia, aunque en este caso puede consistir tanto en un aumento de actividad positiva (*repetition enhancement*) como negativa (*repetition reduction*) ante estímulos repetidos (Lawson, Guo, & Jiang, 2007; Penney et al., 2001; Rugg, Soardi, & Doyle, 1995). Además de por la presencia de este componente, los resultados obtenidos con este tipo de tareas se caracterizan por la aparición de otro efecto más tardío que muestra una mayor actividad negativa para el estímulo repetido (*repetition reduction*) que para su primera presentación (Lawson et al., 2007; Penney et al., 2001; Rugg et al., 1995).

² En la presente tesis doctoral se utiliza el concepto *repetition enhancement* para referirse tanto a incrementos de actividad positiva como a disminuciones de la actividad negativa. De la misma forma, *repetition reduction* puede aludir tanto a incrementos de actividad negativa como a disminuciones de actividad positiva.

En tareas directas de reconocimiento, los estímulos identificados correctamente como repetidos también muestran en general un aumento de la actividad positiva en comparación a los estímulos nuevos (Rugg & Curran, 2007). En este tipo de tareas también se han observado de forma consistente diferentes patrones temporales y topográficos ERP que parecen reflejar etapas concretas de los procesos de memoria. Por ejemplo, diversos estudios han mostrado un componente frontal (*mid-frontal old-new effect*) y otro parietal (*parietal old-new effect*) que se suponen correlatos neuronales de la memoria de reconocimiento. Su significado funcional se asocia normalmente a procesos de familiaridad y recuerdo contextual, respectivamente (e.g., Curran & Cleary, 2003; Curran & Dien, 2003; Friedman, de Chastelaine, Nessler, & Malcolm, 2010; Groh-Bordin et al., 2005; ver Rugg & Curran, 2007 para una revisión), aunque en ocasiones se ha propuesto exactamente la relación contraria entre ambos componentes y los distintos procesos de recuperación (e.g., Friedman, 2000; Cycowicz et al., 2001). El componente frontal se obtiene normalmente entre 300–500 ms y no se ve afectado por la profundidad de procesamiento. Parece reflejar un proceso relativamente automático que permite reconocer el objeto en ausencia de recuerdo explícito, por lo que no incluiría información sobre el contexto en el que se percibió el estímulo anteriormente. La naturaleza del componente frontal es actualmente fuente de controversia, ya que algunos autores han advertido la posibilidad de que esté más asociado al *priming* conceptual que a un efecto de familiaridad (Paller, Voss, & Boehm, 2007). Por otro lado, el efecto antiguo-nuevo parietal aparece entre 400–500 ms y puede extenderse hasta los 800 ms. Su magnitud es sensible a la profundidad del procesamiento (Rugg et al., 1998) y parece manifestar un proceso consciente de recuerdo explícito que incluye información sobre el contacto previo con el estímulo, pero también respecto al contexto

en el que se produjo dicho contacto (Groh-Bordin et al., 2005; Rugg et al., 1998; Rugg & Curran, 2007).

Curiosamente, utilizando imágenes de objetos en tareas de reconocimiento se han encontrado dos efectos antiguo-nuevo diferentes en áreas posteriores (Cycowicz et al., 2001). En primer lugar, surge un efecto entre 300–600 ms que parece reflejar el reconocimiento automático del material estudiado de manera consciente. Esta actividad es similar a la encontrada habitualmente en los paradigmas de reconocimiento, aunque en este caso su significado funcional se interpreta en función de la cartografía revelada por los mapas de actividad eléctrica en la superficie del cuero cabelludo. La respuesta se asocia a efectos de familiaridad cuando los mapas muestran que la actividad se restringe a áreas posteriores, pero si además muestran actividad frontal, entonces se considera que el componente incluye información adicional respecto al contexto de aprendizaje inicial (Cycowicz et al., 2001). Posteriormente se obtiene un segundo componente cuyo pico máximo, alrededor de 800 ms, muestra un aumento de la negatividad para los estímulos repetidos. Aunque su significado funcional aún no se ha establecido claramente, este componente tardío podría reflejar actividad relacionada con la recuperación de información contextual (Cycowicz et al., 2001).

Respecto a la actividad inducida (ERSP), estudios previos realizados en las modalidades olfativa, auditiva y visual sugieren que la percepción y el mantenimiento del trazo de memoria implican la sincronización mantenida de la banda gamma (Jensen et al., 2007; Jung et al., 2006; Lutzenberger, Ripper, Busse, Birbaumer, & Kaiser, 2002; Tallon-Baudry, Bertrand, Peronnet, & Pernier, 1998). Concretamente, la actividad gamma inducida parece relacionada con la generación de una representación del objeto (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999).

En la modalidad visual, diversos estudios han mostrado que tanto el grado de sincronización entre electrodos como las respuestas inducidas de la banda gamma (iGBRs) son sensibles a la repetición de estímulos familiares y no familiares (Conrad et al., 2007; Gruber, Malinowski, & Muller, 2004; Gruber & Muller, 2002; Gruber & Muller, 2006; Gruber et al., 2008). En tareas indirectas de memoria implícita, la repetición de estímulos familiares produce la supresión de las iGBRs (*repetition suppression*), mientras que la repetición de estímulos no familiares provoca su incremento (*repetition enhancement*). En cambio, las tareas de memoria directa o explícita no revelan modulaciones asociadas a la repetición en esta frecuencia (Gruber & Muller, 2006). Este patrón de resultados en las tareas indirectas es congruente con los modelos teóricos de *sharpening* y *formation* (formación).

El modelo *sharpening* asocia la supresión por repetición a una representación neural del estímulo más difusa después de cada repetición (Desimone, 1996; Wiggs & Martin, 1998). Las neuronas que no fuesen esenciales para lograr el reconocimiento abandonarían paulatinamente la red neuronal que contiene las características del estímulo familiar. Por otra parte, se ha propuesto que el aprendizaje asociativo se realiza mediante la formación y sincronización de nuevas redes neuronales (Gruber, Keil, & Muller, 2001). La formación de una nueva red neuronal sería necesaria al percibir un objeto que no dispone de representación neural previa, como es el caso de los estímulos no familiares. El aumento de iGBR reflejaría la formación de esta nueva red neuronal, con más neuronas uniéndose a la nueva red después de cada repetición del estímulo. De hecho, los efectos de formación y *sharpening* parecen descansar en redes cualitativamente diferentes que representan material familiar y no familiar (Conrad et al., 2007). En tal caso, no serían una mera consecuencia de la repetición sino que dependerían de la naturaleza implícita o explícita de la tarea.

En tareas directas de reconocimiento, la actividad de las bandas gamma y theta aumenta para los estímulos identificados correctamente como antiguos en comparación con los nuevos, revelándose la existencia de un efecto antiguo-nuevo (Osipova et al., 2006). Por otra parte, se ha propuesto recientemente que las iGBR están implicadas en procesos de recuperación asociados a la familiaridad, mientras que las respuestas inducidas de la banda theta (iTBR) reflejan procesos de recuerdo de la fuente o contextual (Gruber et al., 2008).

1.3.5 Cambios en el EEG asociados al envejecimiento

El envejecimiento afecta tanto a los componentes de los ERP como a las frecuencias del EEG espontáneo y a las propias relaciones entre ambos tipos de medida (Polich, 1997). En general, con la edad se produce una disminución de la potencia del EEG y un enlentecimiento de su frecuencia (Polich, 1997; Rossini, Rossi, Babiloni, & Polich, 2007; Fenton, 2002), y se ha propuesto que la amplitud de la actividad oscilatoria podría comenzar a disminuir alrededor de los 45 años (Bottger, Herrmann, & von Cramon, 2002). En estado de reposo, los cambios en el EEG asociados al envejecimiento incluyen un descenso en la amplitud de la frecuencia alfa y un incremento de la potencia y distribución espacial de las frecuencias delta y theta en áreas temporales, lo que causaría un enlentecimiento generalizado de la actividad EEG espontánea (Blackwood, Muir, & Förstl, 2002; Rossini et al., 2007). Este enlentecimiento parece subyacer al deterioro de la función cognitiva puesto que dichos cambios no se observan en aquellas personas cuyo envejecimiento se considera “exitoso” atendiendo a su rendimiento en tareas conductuales (Shigeta et al., 1995). En cualquier caso, el claro consenso que parece existir respecto al descenso de actividad en

la banda alfa no se ha alcanzado en cuanto al incremento de actividad en frecuencias delta y theta (Rossini et al., 2007), ya que algunos autores consideran que esta actividad lenta de carácter difuso aparecería únicamente en un 20% de las personas mayores de 75 años (Fenton, 2002). Otros investigadores incluso han informado de reducciones en la potencia de la banda alfa (Polich, 1997). En cuanto a la banda beta, en general parece no disminuir hasta superados los 80 años (Fenton, 2002), aunque existen estudios que informan de incrementos en su potencia asociados a la edad (Marciani et al., 1994; McEvoy et al., 2001).

Durante la realización de tareas de memoria, el análisis de los ensayos correctos permite observar incrementos de la actividad cerebral en las bandas alfa y theta tanto en jóvenes como en ancianos. El grado de activación de alfa se considera un reflejo de la cantidad de recursos cognitivos utilizados para realizar este tipo de tareas, y su desincronización es más fuerte y duradera que en aquellas otras que no implican retención de información (Babiloni et al., 2004b). Al aumentar la dificultad de la tarea se observa un descenso en la potencia de la banda alfa en adultos jóvenes y ancianos, donde si bien los primeros muestran normalmente mayores niveles de activación cerebral (Babiloni et al., 2004a; Karrasch et al., 2004), en tareas de memoria de trabajo se ha obtenido el efecto opuesto (McEvoy et al., 2001).

Por otra parte, la realización de tareas de memoria se acompaña normalmente de un incremento de la potencia en la banda theta, cuya magnitud en adultos jóvenes parece superior a la de los ancianos (Babiloni et al., 2004b; Karrasch et al., 2004). El descenso en la potencia de esta frecuencia, que se ha observado en ancianos incluso en situaciones de reposo, es todavía mayor durante la realización de tareas de memoria (Babiloni et al., 2004b; Cummins & Finnigan, 2007) y se agudiza aún más en el caso de que los participantes sufran deterioros cognitivos (Cummins, Broughton, & Finnigan,

2008). Por último, cabe resaltar que la estrecha relación entre ondas theta, envejecimiento y procesamiento cognitivo se ha observado no sólo en tareas visuales, sino también en otras de naturaleza háptica (Grunwald et al., 2002).

En cuanto a la actividad evocada (ERP), generalmente se observa un incremento lineal en la latencia de los componentes exógenos ya a partir de la segunda década de vida (Blackwood et al., 2002). Respecto a los componentes endógenos, con la edad se produce un incremento en la latencia de los componentes P3 (Polich, 1997; Goodin, Squires, Henderson, & Starr, 1978; Mueller, Brehmer, von, Li, & Lindenberger, 2008; Pfefferbaum, Ford, Wenegrat, Roth, & Kopell, 1984) y N3 (Mueller et al., 2008). La amplitud del componente P3 disminuye con el paso de los años (Polich, 1997; Goodin et al., 1978; Mueller et al., 2008), mientras que la amplitud del componente P2 parece aumentar (McEvoy et al., 2001).

Durante la ejecución de tareas cognitivas, distintos patrones ERP revelan diferencias asociadas a la edad incluso cuando jóvenes y mayores muestran un rendimiento conductual similar. Por ejemplo, existen diferencias relacionadas con el funcionamiento del lóbulo frontal en tareas de reconocimiento, memoria de trabajo y atencionales cuya interpretación funcional, bien como actividad ineficiente o bien como actividad de naturaleza compensatoria, depende del rendimiento conductual obtenido por el grupo de ancianos (Friedman, 2003). En cuanto al efecto de repetición (ERP *repetition effect*) obtenido durante tareas indirectas de memoria implícita, aunque algunos autores han defendido que permanece intacto en el envejecimiento (Friedman, 2000), lo cierto es que recientemente se han encontrado diferencias asociadas a la edad en alguno de sus componentes utilizando tanto palabras (Osorio, Fay, Pouthas, & Ballesteros, 2010) como objetos (Lawson et al., 2007).

En tareas de memoria explícita, las mayores diferencias entre jóvenes y ancianos parecen encontrarse en los componentes relacionados con los procesos de codificación (Friedman, Nessler, & Johnson, 2007). Además, determinados procesos de recuperación presentan diferencias asociadas a la edad cuya naturaleza aún no ha sido explicada. Los escasos estudios que han investigado directamente el efecto antiguo-nuevo frontal relacionado con los procesos de recuperación de información sobre el ítem (*mid-frontal old-new effect*) no han encontrado diferencias significativas entre jóvenes y ancianos. Esto parece indicar que los mecanismos automáticos basados en la familiaridad podrían estar preservados en el envejecimiento (Friedman et al., 2010; Friedman et al., 2007; Nessler, Friedman, Johnson, Jr., & Bersick, 2007). Por otra parte, la literatura respecto a la magnitud y distribución topográfica del efecto antiguo-nuevo parietal (*parietal old-new effect*) aún no ofrece un patrón claro de resultados. Al menos cuando se asocia a la recuperación de información contextual, este componente podría estar preservado en el envejecimiento (Friedman et al., 2007), aunque algunos estudios han informado de diferencias asociadas a la edad (Friedman et al., 2010; Friedman, 2000) o ni siquiera lo han observado en ancianos (Nessler et al., 2007). Cuando se obtiene en grupos de mayores, este efecto se prolonga aproximadamente unos 100 ms. Este resultado se ha interpretado como una señal de enlentecimiento cognitivo (Friedman et al., 2007).

Cuando se ha investigado el significado funcional de los efectos antiguo-nuevo frontal y parietal a partir de la hipótesis del “déficit del lóbulo frontal”, también se ha concluido que la edad afecta a los procesos de recuperación y recuerdo del contexto pero no a los procesos de familiaridad (Friedman, 2000). Sin embargo, en este caso la actividad medial-frontal se asocia al recuerdo de información contextual mientras que la actividad parietal se relaciona con la recuperación de información sobre el ítem. Estas discrepancias a la hora de establecer relaciones entre función y componente pueden

deberse tanto a diferencias respecto a la naturaleza de los estímulos presentados como al tipo de tarea elegida. En cualquier caso, adquieren cierto sentido si se analizan atendiendo a la latencia de los efectos. Mientras el componente temprano se asocia habitualmente a procesos de familiaridad, el más tardío se relaciona con la recuperación de información contextual. De hecho, se ha propuesto que este componente tardío relacionado con la recuperación explícita de la información, sería el realmente afectado en el envejecimiento (Rugg, Mark, Gilchrist, & Roberts, 1997).

Otro efecto importante que también se ha encontrado en los estudios sobre envejecimiento se refiere al mantenimiento de actividad negativa en áreas frontales que en ocasiones muestran los ancianos durante tareas atencionales (Friedman, 2003), de memoria de trabajo (Friedman, 2003) y de reconocimiento explícito (Friedman et al., 2010; Friedman, 2003; Nessler et al., 2007). Este efecto tardío (800–1600 ms) se ha relacionado directamente con la hipótesis del “déficit del lóbulo frontal” interpretándose como una respuesta de naturaleza compensatoria que refleja el sobreesfuerzo cognitivo necesario para completar la tarea con un rendimiento similar al de los jóvenes. El efecto se debería a la utilización continua de recursos cognitivos en áreas frontales.

1.4 PERCEPCIÓN Y MEMORIA HÁPTICA

La mano humana está tan bellamente formada, sus acciones son tan poderosas, tan libres y, sin embargo, tan delicadas, que no se piensa en su complejidad como instrumento; la utilizamos de la misma manera que respiramos: de manera inconsciente. Sir Charles Bell (1833).

El término *Haptics* se ha definido recientemente como el conocimiento científico, tecnología y aplicaciones asociados a la adquisición de información y manipulación de objetos a través del tacto (Srinivasan & Zimmer, 2009). A lo largo de la última década, el estudio científico del tacto ha evolucionado rápidamente hasta convertirse en un campo de investigación multidisciplinar compartido por áreas de conocimiento tan dispares como la Psicología, la Ingeniería, la Neurociencia o la Robótica (Heller & Ballesteros, 2006). Las aplicaciones derivadas de su estudio abarcan actualmente aspectos como la evaluación y rehabilitación de la capacidad manual, el diseño de interfaz táctiles para entornos reales y virtuales, o el desarrollo de sistemas de comunicación para personas invidentes (Grunwald, 2008; Jones & Lederman, 2006). En el campo de la Neurociencia Cognitiva, el diseño de aparatos que permiten la percepción táctil de estímulos durante el registro de la actividad cerebral ha permitido la obtención simultánea de medidas conductuales y registros funcionales de la actividad cerebral asociadas al tacto (Reales, Munoz, Kleinbohl, Sebastián, & Ballesteros, 2010; Dykes et al., 2007).

La percepción háptica o tacto activo es un sistema perceptivo complejo que procesa e integra información táctil y propioceptiva a partir de los receptores cutáneos y cinestésicos (Loomis & Lederman, 1986). En el sistema háptico, los campos receptivos de los mecanorreceptores sensibles a la deformación mecánica de la piel y las terminaciones nerviosas que responden al dolor y a la temperatura se solapan entre sí (Vallbo & Johansson, 1984). Este solapamiento nos permite percibir diferentes tipos de sensaciones en una misma zona de la piel simultáneamente. Además, a la información sensorial estrictamente táctil se añade la información de carácter propioceptivo y cinestésico procedente de mecanorreceptores situados en músculos, tendones y articulaciones de las manos. Es su capacidad para integrar información sensorial y

motora mediante una exploración activa la que permite al sistema háptico extraer características físicas de los objetos de forma rápida y eficiente, muy especialmente cuando se realiza una exploración de tipo bimanual (Ballesteros & Reales, 2004b; Ballesteros, Manga, & Reales, 1997). Aunque el sistema háptico es perfectamente capaz de proporcionar información espacial de nuestro entorno, resulta especialmente efectivo en el procesamiento de las propiedades materiales de objetos y superficies (Lederman & Klatzky, 2009b).

1.4.1 Percepción háptica del objeto

La importancia del tacto a la hora de manipular y reconocer objetos en la vida diaria quizá no se haya valorado como en realidad merece. A pesar de que la capacidad funcional de nuestras manos se deteriora con la edad (Carmeli, Patish, & Coleman, 2003), nuestra habilidad para percibir formas tridimensionales con este sentido se mantiene prácticamente intacta a lo largo de la vida (Bushnell & Baxt, 1999; Norman et al., 2006) y cada día la utilizamos con frecuencia de manera automática. Manipulamos objetos habitualmente sin necesidad de mirarlos e incluso podemos realizar con ellos acciones de gran complejidad en ausencia de información visual. Somos capaces de identificar un conjunto de más de 100 objetos familiares o de evaluar la simetría de formas complejas utilizando únicamente información háptica, sin apenas cometer errores y con un tiempo de exploración medio de tan sólo dos segundos (Ballesteros, Millar, & Reales, 1998; Ballesteros & Reales, 2004b; Ballesteros et al., 1997; Ballesteros et al., 1997; Klatzky, Lederman, & Metzger, 1985).

La identificación de objetos familiares puede considerarse una versión específica de la tarea perceptual más general denominada reconocimiento de patrones (Klatzky &

Lederman, 2003). Este proceso de reconocimiento de objetos se ha explicado en la modalidad visual mediante el modelo de reconocimiento por componentes (Biederman, 1987), que básicamente implica extraer bordes del objeto y agruparlos según su distribución espacial hasta formar primitivos representacionales denominados “geones”. La combinación de un pequeño número de “geones” es suficiente para crear una representación del objeto que pueda compararse con las categorías almacenadas en la memoria y lograr su identificación. En la modalidad táctil, los bordes del objeto pueden presentarse de tres maneras diferentes: formando un patrón bidimensional no mayor que la yema del dedo, formando un patrón bidimensional que se extiende más allá de la yema del dedo, o formando el contorno de un objeto tridimensional (Klatzky & Lederman, 2003). En los dos últimos casos, el procesamiento espacial abarca superficies que superan el tamaño de la yema de los dedos y hace necesario que la extracción de bordes se realice utilizando el *contour following* o “seguimiento del contorno”, un patrón de exploración lento y secuencial que contrasta con la rapidez que demostramos a la hora de identificar objetos. Si el reconocimiento háptico de objetos dependiese únicamente de la detección espacial de bordes, el proceso resultaría muy poco eficiente (Klatzky, Loomis, Lederman, Wake, & Fujita, 1993). Afortunadamente, la flexibilidad del sistema háptico le permite utilizar diferentes patrones de exploración para extraer otros tipos de información de forma mucho más veloz.

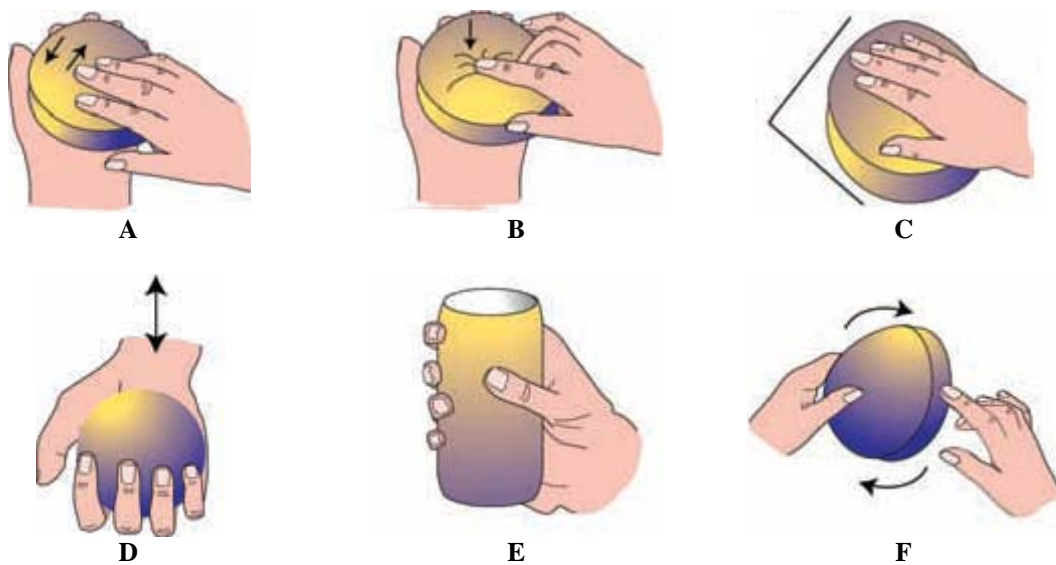
La rápida y precisa identificación de objetos familiares del sistema háptico se basa en la extracción simultánea de información geométrica y material. Las propiedades geométricas incluyen forma y tamaño, las cuales describen la estructura del objeto. Las propiedades materiales son independientes de la estructura geométrica, e incluyen textura, dureza y temperatura. El peso se considera una propiedad híbrida que refleja tanto el tamaño como la densidad del objeto. Las propiedades materiales se procesan

más rápidamente que las propiedades geométricas y compensan la limitada información disponible respecto a la forma del objeto en algunas situaciones. Además, el proceso de reconocimiento háptico se ve también influido por procesos arriba-abajo (*top-down*) que aceleran la identificación. A la información percibida pueden sumarse expectativas basadas en el contexto o la experiencia, ya que las representaciones mentales del objeto almacenadas en la memoria también incluyen información referente a sus características materiales además de sus características geométricas (Klatzky & Lederman, 2003).

Los estudios sobre percepción háptica han mostrado que cuando exploramos un objeto realizamos “procedimientos exploratorios”, una serie de movimientos manuales de carácter estereotipado cada uno de los cuales está asociado a la extracción de características concretas del objeto (Lederman & Klatzky, 1987). Estos movimientos poseen la clave para entender el motivo por el que los humanos somos tan hábiles a la hora de reconocer objetos utilizando el sentido del tacto. En función del tipo de información que desee obtenerse se utilizará un procedimiento exploratorio determinado (ver Figura 1.5). Si se realizan de forma concurrente dos o más de estos movimientos, como por ejemplo mediante una exploración de tipo bimanual, resulta posible extraer simultáneamente características geométricas y materiales del objeto (Lederman & Klatzky, 2009b).

Los procedimientos exploratorios más adecuados para identificar un objeto son sin duda “seguimiento del contorno” y “encerramiento entre las manos”, ya que permiten extraer simultáneamente información geométrica y material. El primero consiste en seguir los bordes del objeto con la yema de los dedos para obtener la información espacial más precisa posible. Este tipo de movimiento manual resulta imprescindible si queremos conocer la forma exacta del objeto. Además puede ofrecernos información suficiente respecto a todas sus características geométricas y

materiales, aunque para ello requiere tiempos de exploración largos. En cambio, encerrar el objeto entre las manos permite obtener una estimación rápida de su volumen y su forma global. Esta información, junto a la información de carácter material obtenida, resulta suficiente para lograr la identificación en apenas un par de segundos (Lederman & Klatzky, 2009a).



	Procedimiento Exploratorio	Propiedad del objeto	Duración (s)
A	Movimiento lateral	Textura	3
B	Presión	Dureza	2
C	Contacto estático	Temperatura	< 1
D	Mantenimiento sin soporte	Peso	2
E	Encerrar/Agarrar	Forma global, volumen	2
F	Seguimiento del contorno	Forma exacta, forma global	11

Figura 1.5. Movimientos exploratorios, propiedades del objeto asociadas y tiempo de exploración medio estimado en segundos. A partir de Lederman y Klatzky (2008) Human Haptics. Encyclopedia of Neuroscience, vol. 5, 11-18. Academic Press. Original de Lederman y Klatzky (1987) Hand movements: A window into haptic object recognition. Cognitive Psychology 19(3): 342–368. Copyright Elsevier Ltd.

En resumen, el proceso de reconocimiento háptico de objetos es rápido y preciso. Comparte con la modalidad visual el análisis de las características físicas del objeto y su posterior comparación con las representaciones almacenadas en la memoria, pero difiere en que el análisis de las propiedades materiales tiene mayor importancia, motivo éste por el que los modelos visuales de reconocimiento de objetos no resultan los más apropiados para analizar el proceso de percepción háptica (Lederman & Klatzky, 2009b). Aunque la forma es el atributo más importante a la hora de definir las categorías de los objetos, las representaciones almacenadas en la memoria incluyen suficiente información de las características materiales para permitir una identificación háptica rápida y fiable.

1.4.2 Memoria háptica

La literatura sobre percepción y memoria humana ha prestado tradicionalmente poca atención a la modalidad háptica. En cambio, los investigadores en percepción y memoria basaban sus estudios fundamentalmente en la presentación de estímulos a las modalidades visual y auditiva (Millar, 1999; Klatzky & Lederman, 2002). A finales del siglo pasado, varias investigaciones interesadas en el estudio de la memoria háptica a corto plazo comprobaron que su capacidad era sensiblemente inferior a la obtenida en estudios visuales o auditivos, estableciendo su amplitud máxima en 2 o 3 ítems (Millar, 1974; 1999). Posteriormente, estudios psicofísicos mostraron que los gradientes de retención de la memoria a corto plazo eran similares para estímulos táctiles, auditivos y visuales, lo que parece sugerir que los mecanismos neurales entre modalidades sensoriales son análogos (Burton & Sinclair, 2000).

Un tipo de memoria a corto plazo que ha recibido especial atención en la literatura sobre percepción háptica es la memoria operativa (Baddeley & Hitch, 1974; Baddeley, 2003). La duración de la memoria operativa táctil o háptica se ha establecido en un máximo de 30 segundos. En este tipo de memoria activa de corta duración es necesaria la acción de mecanismos de repaso para poder retener con éxito un número limitado de ítems durante ese intervalo (Burton & Sinclair, 2000). Su sustrato biológico parece hallarse en regiones topográficamente organizadas de la corteza somato-sensorial que están implicadas en el mantenimiento del trazo de memoria durante el intervalo de retención (Kaas et al., 2007; Harris, Harris, & Diamond, 2001a; Harris, Harris, & Diamond, 2001b). Utilizando el paradigma *n-back* en tareas de reconocimiento de letras se ha comprobado que la capacidad de la memoria operativa háptica es más limitada y muestra mayor variabilidad que la memoria operativa visual (Bliss & Hämäläinen, 2005). El mismo paradigma ha servido para comparar la capacidad de este tipo de memoria en personas ciegas y con visión, demostrándose que el rendimiento de los invidentes descansa en el tacto de forma comparable a como las personas con visión dependen de la modalidad visual, y que la práctica diaria puede mejorar notablemente la capacidad perceptiva aun en presencia de déficit sensoriales (Bliss, Kujala, & Hämäläinen, 2004).

La memoria háptica se ha estudiado también en tareas de naturaleza espacial. En este caso, la capacidad y funcionamiento del componente espacial de la memoria operativa háptica han sido investigados mediante el “paradigma de la doble tarea”. Este paradigma experimental implica realizar una tarea secundaria distractora durante la codificación, el mantenimiento o la recuperación de información relacionada con otra tarea primaria. La amplitud de la memoria operativa háptica de tipo espacial parece disminuir tanto en el envejecimiento normal como en el patológico (Paz, Mayas, &

Ballesteros, 2007). Al menos en el caso de los adultos jóvenes, este tipo de memoria parece sensible a la naturaleza de los efectos de interferencia, dado que tareas secundarias espaciales interfieren los mecanismos de repaso afectando selectivamente al componente espacial del sistema (Sebastián, Mayas, Manso, & Ballesteros, 2008). Nuestro conocimiento sobre el funcionamiento de la memoria operativa háptica también ha aumentado recientemente gracias a las importantes aportaciones realizadas desde el campo de la Neurociencia Cognitiva, que en los últimos años se ha interesado en el estudio de los correlatos neurales de este tipo de memoria utilizando técnicas electroencefalográficas y hemodinámicas (Grunwald et al., 1999; Kaas et al., 2007).

Un área de estudio de especial relevancia en el campo de la memoria háptica es la dedicada a investigar la naturaleza implícita o explícita de las representaciones almacenadas en la memoria. Durante la última década se ha mostrado de forma consistente la existencia de disociaciones entre memoria háptica implícita y explícita (Ballesteros & Reales, 2004a; Ballesteros, Reales, & Manga, 1999; Craddock & Lawson, 2008; Reales & Ballesteros, 1999). Como se ha comentado con anterioridad, estos dos tipos de memoria se asocian a la representación automática y no consciente del objeto, en el caso de la memoria implícita, y al reconocimiento y recuerdo consciente del mismo, en el caso de la memoria explícita. Estudios conductuales previos han informado de la existencia de *priming* de repetición para objetos familiares y no familiares presentados al tacto (Ballesteros et al., 1999). Este tipo de memoria parece no verse afectado por el envejecimiento normal (Ballesteros, Reales, Mayas, & Heller, 2008) y podría estar preservado incluso en enfermos de Alzheimer (Ballesteros & Reales, 2004a).

Algunos estudios han mostrado *priming* intermodal completo entre visión y tacto en grupos de adultos jóvenes y mayores (Reales & Ballesteros, 1999; Sogo & Wada,

2006), por lo que similares descripciones estructurales del objeto parecen mediar el *priming* perceptual en visión y tacto. Son varias las similitudes claramente establecidas entre visión y tacto en el proceso de percepción del objeto (Easton et al., 1997; James, Kim, & Fisher, 2007). Ambas modalidades sensoriales comparten representaciones solapadas en la percepción de formas tridimensionales (Norman et al., 2006). Además, el sistema de representación del objeto en el sistema ventral visual podría ser utilizado durante la percepción háptica del objeto (James et al., 2002). Manipulaciones que inducen cambios en la modalidad visual, como cambios de orientación en la presentación del objeto, también afectan de forma similar al tacto (Craddock & Lawson, 2008). De hecho, una revisión reciente de la literatura sugiere la existencia de un sistema multisensorial para la representación de objetos (Lacey, Campbell, & Sathian, 2007).

1.5 OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE ESTA TESIS DOCTORAL

El principal objetivo de este trabajo de investigación es comprobar la existencia de marcadores neurales del envejecimiento y los efectos de repetición en tareas de memoria háptica implícita y explícita. En la introducción del presente capítulo se mencionaron una serie de hipótesis generales respecto al rendimiento de adultos jóvenes y mayores durante la realización de tareas directas e indirectas de memoria háptica. Una vez revisada la literatura y considerando las similitudes entre las modalidades háptica y visual anteriormente señaladas, resulta posible concretar dichas predicciones postulando un conjunto de hipótesis específicas referidas tanto al rendimiento conductual como al comportamiento de las respuestas evocadas e inducidas de la actividad cerebral.

Respecto a la tarea de memoria implícita háptica, se postulan las siguientes hipótesis:

- I. Conductualmente, jóvenes y ancianos mostrarán *priming* de repetición. Su rendimiento será similar en medidas de precisión, pero el tiempo de exploración será mayor en ancianos debido al enlentecimiento cognitivo.
- II. Los patrones de actividad cerebral evocada mostrarán efectos de repetición (*ERP repetition effect*) en ambos grupos. Sin embargo, existirán diferencias asociadas a la edad en su distribución, latencia y amplitud.
- III. Se obtendrán diferencias entre adultos jóvenes y mayores en la actividad inducida de las frecuencias alfa, theta y gamma. Además, las dos últimas se mostrarán sensibles a los efectos de repetición.

En cuanto a la tarea de memoria explícita háptica, las hipótesis que se someten a contrastación experimental son las siguientes:

- I. La precisión de adultos jóvenes y mayores en la tarea de reconocimiento antiguo-nuevo será similar, aunque el enlentecimiento cognitivo obligará a los ancianos a utilizar tiempos de exploración más elevados.
- II. La actividad cerebral evocada mostrará efectos antiguo-nuevo (*ERP old-new effect*) que diferirán entre grupos de edad en su distribución, latencia y amplitud.
- III. Se encontrarán diferencias entre jóvenes y ancianos en la actividad inducida de las frecuencias alfa, theta y gamma. Además, las bandas theta y gamma serán sensibles a los efectos de repetición.

CAPÍTULO 2

EFFECTS OF NORMAL AGING ON EVENT-RELATED POTENTIALS AND OSCILLATORY BRAIN ACTIVITY DURING A HAPTIC REPETITION PRIMING TASK

Manuel Sebastián^{1,2} and Soledad Ballesteros^{1,2}

¹ Department of Basic Psychology II, UNED, Madrid, Spain

² Aging and Neurodegenerative Diseases Laboratory, UNED, Madrid, Spain

(Submitted)

ABSTRACT

This study is the first to report neural repetition effects in young and older adults while performing a haptic repetition priming task consisting in the detection of the bilateral symmetry of familiar objects. To examine changes in the neurophysiological signals of implicit memory with aging, we recorded EEGs from healthy groups of young ($n = 14$; mean age = 29.93 years) and older adults ($n = 15$; mean age = 66.4). Event-related potentials (ERPs) were complemented with oscillatory brain activity measures. Both groups exhibited similar haptic priming across repetitions, although young adults responded faster than the older group. Young and older adults showed ERP repetition effects at the 500–900 ms time window, although the effect was larger in the younger group than for the older participants. At the 1200–1500 ms segment, only the young participants showed ERP repetition suppression. The results from the oscillatory brain activity responses showed theta power increases in the younger group and decreases in the older group at both time windows. In alpha, spectral power decreased more in the older than younger participants. At the gamma band, power decreased at all time segments in the older group, while for the young adults there was an initial decrease in power followed by increases at a later time window (1000–1900 ms). The results suggest that although behavioral priming is spared with age, normal aging affects ERPs and oscillatory theta, alpha and gamma responses when performing an implicit symmetry detection task with familiar objects explored haptically.

Keywords: Alpha waves, Ageing, EEG, Event-related potentials, Haptic repetition priming, Brain oscillations, Implicit memory, Theta waves

2.1 INTRODUCTION

In this report, we present behavioral and electrophysiological results from a study that investigated the neural markers of repetition priming for familiar objects explored haptically by young and older adults. We used an implicit (indirect) speeded symmetry-asymmetry detection task while recording electroencephalographic data to investigate the effect of age on both behavioral performance and brain activity. Event-related potentials (ERPs) and event-related spectral perturbation (ERSP) were calculated to measure phase-locked activity and induced non phase-locked oscillations, respectively. To our knowledge, this is the first study reporting neural repetition effects and brain oscillatory patterns for objects presented repeatedly to touch in young and older adults.

2.1.1 Age-related behavioral changes in repetition priming and haptics

Active touch (haptics) is a complex perceptual system that integrates information from cutaneous and kinesthetic receptors (Loomis & Lederman, 1986). When perceiving an object by touch, we extract its geometric and material properties by performing a series of stereotypical hand movements, called exploratory procedures (Lederman & Klatzky, 1987; Lederman & Klatzky, 2009b), that allow perceivers to identify objects efficiently (Klatzky et al., 1985) and also to detect the symmetry of complex shapes and objects (Ballesteros et al., 1997; Ballesteros et al., 1998; Ballesteros & Reales, 2004b). Interestingly, our ability to perceive three-dimensional (3-D) objects haptically seems to remain stable throughout life (Bushnell & Baxt, 1999; Norman et al., 2006), even though hand function decreases with age (Carmeli et al., 2003).

Implicit memory is a cognitive function that is usually preserved in normal aging and even in Alzheimer's disease patients (e.g., Ballesteros & Reales, 2004a; La Voie & Light, 1994; for reviews, Fleischman, 2007; Fleischman & Gabrieli, 1998). This type of memory refers to previous experience with stimuli that do not require conscious or voluntary retrieval, and is assessed by showing improvement in performance (in accuracy and/or response time) with stimulus repetition (Tulving & Schacter, 1990). People typically respond faster and more accurately to repeated than to novel stimuli, as has been widely demonstrated in auditory (e.g., Schacter & Church, 1992; Schacter & Church, 1995) and visual studies (e.g., Cooper, Schacter, Ballesteros, & Moore, 1992). Although research on human memory has traditionally neglected the sense of touch (Klatzky & Lederman, 2002), a number of studies conducted on haptic repetition priming revealed dissociations between implicit and explicit memory tasks (Ballesteros & Reales, 2004a; Ballesteros et al., 1999; Craddock & Lawson, 2008; Reales & Ballesteros, 1999). Behavioral repetition priming is usually spared with ageing (Fleischman, 2007; La Voie & Light, 1994), although its rate of decline could be faster in elders than in young adults (Wiggs et al., 2006).

2.1.2 Age-related changes in ERP repetition effects

Complementary to behavioral data, event-related potentials (ERPs) have served as online processing measures in studies of repetition priming with words (Holcomb & Grainger, 2007; Rugg et al., 1998), line drawings (Gruber & Muller, 2005; Rugg et al., 1995) and pictures of objects (Eddy & Holcomb, 2009). ERP studies investigating ageing effects in neural repetition priming have reported conflicting results. While some studies have found age-related differences (e.g., Joyce, Paller, McIsaac, & Kutas, 1998;

Lawson et al., 2007; Osorio et al., 2010), others have not (e.g., Friedman, Ritter, & Snodgrass, 1996; Rugg, Pearl, Walker, Roberts, & Holdstock, 1994). These inconsistencies may be due to contamination from explicit memory, as suggested in behavioral (Mitchell & Bruss, 2003) and ERP studies (Joyce et al., 1998). A series of electrophysiological studies that investigated implicit memory reported ERP modulations in brain activity as neural correlates of behavioral repetition priming, including both amplitude reductions (e.g., Rugg et al., 1995) and enhancements (e.g., Penney et al., 2001). In the present investigation, we use the term *repetition enhancement* to refer to positive-going repetition effects across repeated presentations, irrespective of their voltage values, whereas the term *repetition reduction* refers to negative-going repetition effects.

The ERP repetition effect typically consists in an enhancement of positive activity in response to a repeated stimulus relative to its first presentation. This positive-going effect is termed ERP repetition enhancement and has been found consistently between 300–700 ms in study-test delay tasks when pictures of objects are presented visually (Friedman & Cycowicz, 2006; Groh-Bordin et al., 2005; Penney et al., 2000). An additional late negative-going effect for repeated objects has also been reported in studies without fixed retention intervals, i.e., immediate repetition procedures and target detection tasks (Lawson et al., 2007; Penney et al., 2001; Rugg et al., 1995). This late ERP repetition reduction consists in a negative voltage deflection for repeated stimuli as opposed to new items and is usually observed following the repetition enhancement.

Using line drawings of novel objects, Rugg et al. (1995) found an early repetition reduction between 200–400 ms at posterior sites followed by another effect at frontal electrodes occurring between 400–900 ms post-stimulus. Penney et al. (2001) reported repetition enhancement occurring between 250–400 ms at frontal sites and

repetition reduction between 300–600 ms at posterior sites for repeated items compared to the first presentation. In a recent study with drawings of familiar objects, Lawson et al. (2007) investigated age-related changes in the ERP repetition effects. These authors reported an early repetition effect occurring between 200–550 ms followed by a second effect occurring between 550–850 ms. As in Penney et al. (2001), young participants showed early repetition enhancement followed by late repetition reduction in brain activity. In contrast, older adults showed repetition suppression followed by enhancement at the early time window, followed by repetition reduction in the late segment. As far as we know, ERP repetition effects have not previously been studied in the haptic modality.

2.1.3 Age-related changes in brain oscillations

The ongoing EEG can be broken down into oscillatory components characterized by frequency and amplitude. One way to assess event-related oscillatory responses is event-related spectral perturbation (ERSP). This method measures average dynamic changes in amplitude of the broadband frequency spectrum as a function of time relative to an experimental event (Makeig, 1993).

Brain oscillations in different frequency bands reflect different aspects of sensorial and cognitive processing (Basar et al., 2001; Sauseng & Klimesch, 2008; Ward, 2003). Theta power (4–7.5 Hz) has been associated with memory processes such as encoding (Sederberg et al., 2003), recognition (Jacobs et al., 2006), episodic processes (Klimesch et al., 2001; Klimesch et al., 2006), and working memory (Onton, Delorme, & Makeig, 2005). Moreover, theta power changes in short-term memory tasks have also been reported in pioneering haptic studies conducted by Grunwald and

collaborators (Grunwald et al., 1999; Grunwald et al., 2001). The alpha band (8–12 Hz) has been linked to attentional demands (Klimesch, et al., 1998), multisensory integration (Hummel & Gerloff, 2005), complex motor behavior (Andres et al., 1999), inhibitory control (Klimesch et al., 2007) and memory processes (Babiloni et al., 2004a; Klimesch, 1999). Finally, the gamma frequency (30–45 Hz) has been associated with binding processes (Rose, Sommer, & Buchel, 2006), object representation (Bertrand & Tallon-Baudry, 2000; Tallon-Baudry & Bertrand, 1999), attention (Jensen et al., 2007) and memory (Conrad et al., 2007; Gruber & Muller, 2006; Gruber et al., 2008; Jensen et al., 2007). In general, slow frequency oscillations (theta) as well a fast frequency bands (gamma) usually increase in amplitude with cognitive effort. In contrast, alpha and beta oscillations tend to show amplitude reductions with cognitive processing (see Basar et al., 2001; Sauseng & Klimesch, 2008 for reviews).

The effects of ageing in brain oscillatory responses when young and older participants perform implicit memory tasks are largely unknown. However, a number of recent studies have revealed aging differences in brain dynamics. In a visual study using simple delayed choice reaction time tasks, Babiloni et al. (2004b) reported that reductions in alpha power were stronger and more prolonged during memory than non-memory tasks. These authors found that young adults showed stronger power decrements than older adults at frontal and posterior sites in both alpha and theta frequency bands. In a visual working memory task, McEvoy et al. (2001) also reported age-related differences in alpha and theta bands. Young adults showed an increase in frontal midline theta power that increased with task difficulty, whereas older adults did not show this effect. In the alpha band, young adults showed a decrease in power at parietal sites as task difficulty increased, whereas older adults showed decreased power over both frontal and parietal regions. This suggests that normal aging may be

accompanied by changes in the fronto-parietal networks involved in spatial working memory tasks. In a recent study using an explicit word recognition task, Cummins and Finnigan (2007) studied theta power in normal aging. They found lower theta power in older than young adults during resting intervals, although the differences were even more pronounced during both the retention and recognition intervals. In another memory study with words, Karrasch et al. (2004) reported larger decreases in alpha power in young than older adults, whereas the decreases in theta power were larger in the older adults than for the young participants during both encoding and retrieval phases. The only study reporting changes in brain dynamics in both normal and pathological aging in haptic memory tasks was conducted by Grunwald et al. (2002). These researchers observed that both healthy elders and cognitive impaired patients showed a decrease in theta power when performing the haptic task compared to resting intervals. Furthermore, they also found that the healthy elders showed lower theta power than the patients. As far as we know, age-related changes in brain oscillations have not yet been studied in haptic repetition priming tasks with three-dimensional familiar objects.

2.1.4 The current study

In the present study, we recorded electrophysiological data during a speeded haptic repetition priming task in which familiar symmetric and asymmetric 3-D objects were presented three times to young participants and healthy older adults. We selected this task because it had shown reliable behavioral effects in previous studies (Ballesteros & Reales, 2004b; Ballesteros et al., 1999). Accuracy and exploration times were recorded. This allowed us to associate behavioral priming to ERP repetition and

brain dynamics effects. In line with previous behavioral studies, we predict that response time facilitation for repeated objects would be reduced in both age groups, as a signal of behavioral repetition priming (Ballesteros et al., 1999; Ballesteros & Reales, 2004a; Ballesteros et al., 2008). Based on previous ERP visual studies with object drawings (e.g., Friedman & Cycowicz, 2006; Groh-Bordin et al., 2005), we expected to find ERP repetition enhancement. Furthermore, we also expected to observe a late ERP repetition reduction because we presented familiar objects using an immediate repetition procedure (Lawson et al., 2007; Penney et al., 2001). We also anticipated age-related changes in oscillatory brain activity in both theta and alpha frequencies. Concretely, we predicted increases in theta power for young adults and decreases for older adults (Grunwald et al., 2002). We also hypothesize larger age-related reductions in alpha power reflecting more cognitive effort in older adults (Cabeza et al., 2002). As far as we know, this is the first electrophysiological study that has recorded brain activity responses while participants performed a repetition priming task exploring familiar objects by touch.

2.2 METHOD

2.2.1 Participants

The young adult group included 14 healthy volunteers (8 male, 6 female). Their mean age was 29.93 years ($SD = 4.98$; range 20–37) with a mean of 16.83 years of education ($SD = 2.52$). Their mean score on the Spanish adaptation (Lobo, Escobar, Ezquerra, & Díaz, 1980) of the Mini-Mental State Exam (Folstein, Folstein, & McHugh, 1975) was 29.45 ($SD = 0.69$). The older group was composed of 15 healthy older adults (6 male, 9 female) with a mean age of 66.4 years ($SD = 3.31$; range 60–72).

They were recruited from “*Seniors’ University*” courses (Universidad Complutense, Madrid) and had completed an average of 15.73 years of education ($SD = 3.86$). Their mean score in the Spanish adaptation (Lobo et al., 1980) of the MMSE (Folstein et al., 1975) was 29.07 ($SD = 1.10$). They also had a mean score of 1.27 ($SD = 1.28$) on the Spanish adaptation (Martínez de la Iglesia et al., 2002) of the short form of the Geriatric Depression Scale (Yesavage et al., 1982). Table 2.1 summarizes the demographic data and test scores of both groups of participants.

Table 2.1 – Demographic data and neuropsychological test scores

	Young adults (n = 14)		Older adults (n = 15)		p
	M	SD	M	SD	
Age	29.93	4.98	66.4	3.31	-
Education	16.83	2.52	15.73	3.86	NS
MMSE	29.45	0.69	29.07	1.10	NS
GDS	-	-	1.27	1.28	-

MMSE: Mini-Mental State Examination; **GDS:** Geriatric Depression Scale; **M:** Mean; **SD:** Standard Deviation; **NS:** Non Significant.

All participants were right-handed as assessed by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971; Bryden, 1977) and demonstrated adequate hearing, tactile and visual performance. None had a history of medical or psychiatric disorder. They were not taking psychoactive medication at the time of the study. Informed consent was obtained from each participant. The experiment was approved by the UNED Ethics

Committee and performed in accordance with the ethical standards laid down in the Declaration of Helsinki (1964).

2.2.2 Materials and procedure

The stimuli were 40 familiar objects selected from a larger set previously used in our laboratory (Ballesteros & Reales, 2004a; Ballesteros et al., 1999). Five additional familiar objects were used for practice trials. The objects pertained to several basic-level categories (tools, personal care, household objects) and they were small enough to be enclosed in the participants' hands. They did not make any special noise or emit any odors that would allow them to be identified. Examples of the asymmetric and symmetric objects are shown in Figure 2.1. A haptic tachistoscope that hid the objects from sight was used for stimulus presentation and data collection (see Figure 2.2). The apparatus was equipped with a piezoelectric device located at the centre of the presentation platform, below the place where the object was presented. The 3-D object tachistoscope was interfaced with a computer. The pressure sensor sent triggers to the computer while participants explored the stimulus haptically, in order to record the exploration time (Ballesteros & Reales, 2004a; 2004b; Ballesteros et al., 1999). Two foot-pedals were used for collecting the responses.

Symmetric



Asymmetric



Figure 2.1. Examples of the symmetric and asymmetric three-dimensional familiar objects used in this haptic study.

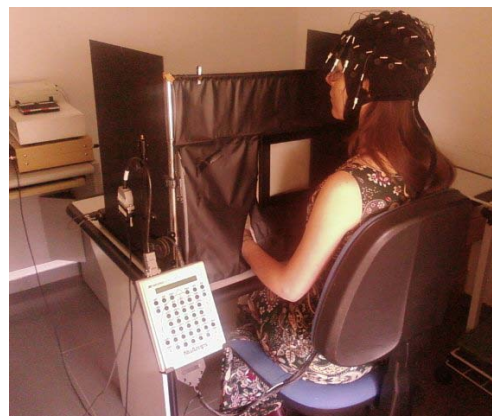
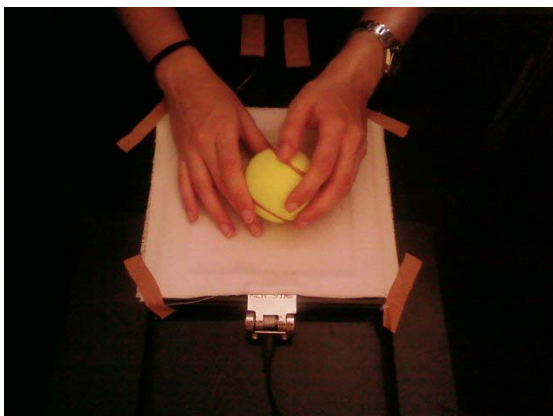


Figure 2.2. Participant performing the implicit task on the piezoelectric board (left); the same participant seated in front of the haptic tachistoscope connected to the EEG amplifier (right).

The task consisted in speeded bilateral symmetry-asymmetry detection. In each trial, participants explored an object bimanually and decided as fast as possible whether its right and the left halves were identical or different. The mid-axis of the object was aligned to the mid-axis of the participant's body in the mid-transverse plane. The object was symmetric when its left and right halves were identical, and it was asymmetric when its halves were different. Participants were instructed to press one pedal for symmetric objects and the other for asymmetric objects. Before starting the experimental task, they were given examples of symmetric and asymmetric stimuli both visually and haptically, followed by ten haptic practice trials that were not included in the data analysis.

For each participant, the objects were randomly divided into four blocks each containing 10 objects each (5 symmetric and 5 asymmetric) which were presented three times in random order. Thus, the participants completed 30 experimental trials within each block, for a total of 120 experimental trials. There was a five-minute resting interval after each block. The stimuli were always oriented in the same way. To avoid habituation effects, there was at least one intervening object between presentations of the same stimulus.

In order to minimize the influence of circadian fluctuations in arousal and oscillatory brain activity, participants performed the task between late morning and early afternoon (Higuchi, Liu, Yuasa, Maeda, & Motohashi, 2001). Each participant was comfortably seated in front of the piezoelectric board. The objects were presented at the center of the presentation platform one at a time. In each trial, the experimenter adjusted the pressure-sensor threshold and informed the participant that the object was ready for exploration. Participants explored the stimulus bimanually and judged whether it was bilaterally symmetric or asymmetric, responding as fast as possible while

maintaining accuracy. They were not allowed to pick up or to rotate the object during exploration. They were also instructed to avoid blinking and horizontal eye movements during haptic object exploration. The force-sensitive sensor sent continuous triggers to the computer from the first contact with the object (stimulus onset) until the end of exploration. The exploration time was automatically recorded by the computer. Responses were given by pressing one of the two pedals.

After completing the implicit memory task, participants performed a five-minute free-recall verbal task consisting in writing down the names of the objects that had been presented haptically. This test was followed by a verbal old-new recognition task. The experimenter presented a list of 80 familiar objects composed of the 40 objects presented during the task plus the names of 40 new objects. Participants were asked to mark the objects that had been explored haptically in the first part of the experiment.

2.2.3 EEG recordings

A thirty-two channel elasticized Quick-cap with sintered Ag/AgCl electrodes (NeuroMedical Supplies, Inc.) was used to acquire EEG data from scalp electrodes (FP1, FP2, F7, F3, Fz, F4, F8, FT7, FC3, FCz, FC4, FT8, T3, C3, Cz, C4, T4, TP7, CP3, CPz, CP4, TP8, T5, P3, Pz, P4, T6, O1, Oz, O2) positioned according to the International 10–20 system (American EEG Society, 1991; Jasper, 1958). In order to control the influence of ocular artifacts, vertical (VEOG) and horizontal (HEOG) electrooculograms were recorded in two bipolar channels. Vertical artifacts were monitored via electrodes placed below and on the supra-orbital ridge of the left eye. Horizontal artifacts were monitored via electrodes on the outer canthus of each eye. Participants were grounded to the AFz electrode and linked earlobes were used as

reference electrodes. All data were digitized by a NuAmps amplifier (Neuroscan, Inc.) in continuous recording mode. Sampling rate was 250 Hz and all channels were on-line band-pass filtered from 0.1 to 70 Hz. The overall impedance was maintained below 5k Ω . Prior to the task, participants were shown their ongoing EEG on a computer screen to demonstrate how to avoid eye blinking, jaw clenching and body movement artifacts.

2.3 DATA ANALYSIS

2.3.1 Behavioral data

Repetition priming was computed as the shortest exploration time as a function of the number of presentations. The analysis was a 2 Group (young, older adults) x 3 Presentation (first, second, third) x 2 Object Type (symmetric, asymmetric) mixed factorial design. The first factor was between-subjects and the last two factors were within-subjects. The main dependent variable was the mean exploration time for correct trials in each condition, but accuracy was also recorded. For statistical analyses of behavioral and EEG data, the Greenhouse–Geisser (1959) correction for non-sphericity was used when appropriate. Uncorrected degrees of freedom and epsilon (ϵ) values are reported. *Post hoc* testing was performed using either Bonferroni pairwise comparisons or Tukey HSD tests for main and interaction effects, respectively. We performed one-way ANOVAs to analyze interaction effects (Jennings & Gianaros, 2007; Pardo, Garrido, Ruiz, & San Martín, 2007) and we indicate *p*-values whenever *post hoc* comparisons were significant. The level of significance was adjusted ($\alpha = 0.05$) in all *post hoc* contrasts.

2.3.2 EEG data

Offline data analysis of the EEG recordings was conducted using the EEGLAB toolbox (Delorme & Makeig, 2004) for MATLAB environment (The MathWorks, Inc.). After filtering the continuous files using a digital FIR filter (0.3–45 Hz.; 12dB/oct. roll-off), blinks and ocular artifacts were corrected by Conventional Recursive Least Square regression (Gómez-Herrero et al., 2006). Segments were made for each trial from 1000 ms pre-stimulus to 2000 ms post-stimulus, with the pre-stimulus interval serving as baseline. Infomax Independent Component Analysis decomposition (Makeig, Jung, Bell, Ghahremani, & Sejnowski, 1997) was conducted for artifact rejection based on independent data components. Artifactual components were removed after visual inspection of their scalp maps, power spectra, and ERP-image plots (Jung et al., 2000b; 2000a). Only artifact-free segments from correct trials were selected for averaging, resulting in about 35 epochs per condition. In the young adult group, the mean number of trials for the first, second, and third presentation were 34 (range = 28–38), 35 (range = 28–39), and 36 (range = 26–40), respectively. In the elderly group, the mean number of trials for the first, second, and third presentation were 36 (range = 26–39), 36 (range = 26–40), and 35 (range = 25–38), respectively. Segments were sorted by number of presentation and averaged. One young participant was excluded due to excessive artifacts.

Measurements were made at 9 electrode sites (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4) to compute ERP and ERSP activity. These electrodes were grouped according to Axis (anterior: F3, Fz, F4; central: C3, Cz, C4; posterior: P3, Pz, P4) and Laterality (left: F3, C3, P3; midline: Fz, Cz, Pz; right: F4, C4, P4). Differences in amplitude and spectral power were evaluated using the averaged potential of these electrode groups.

Event-Related Potentials (ERP). Based on the visual inspection of repetition effects, the ERP mean amplitude was measured at time windows 100–400, 500–900, and 1200–1500 ms and compared with the mean amplitude of the pre-stimulus baseline. We analyzed the mean voltages for each time window using independent mixed ANOVAs with Group (young, older adults) as between-subject factor and with Presentation (first, second, third), Axis (anterior, central, posterior), and Laterality (left, midline, right) as within-subjects factors.

Event-Related Spectral Perturbation (ERSP). Different time windows were selected for each of the following frequency ranges: theta (3–7 Hz), alpha (8–14 Hz), and gamma (30–45 Hz). To assess event-related spectral amplitudes for each condition, we carried out a time-frequency analysis of the segments which computed the ERSP in the power spectrum for each channel (Makeig, 1993). This was carried out by EEGLAB software using custom spectral decomposition techniques (Delorme & Makeig, 2004). The power spectrum in the post-stimulus segment (1996 ms) was normalized related to the baseline. The ERSP requires the power spectrum to be computed over a sliding latency window and then averaging across trials. Mathematically, $F_k(f, t)$ is the spectral estimate of trial k at frequency f and time t . We computed this function over 2972 epochs, 43 log-spaced frequencies (from 3.1 Hz to 45 Hz) and 200 time-points (from -870 ms to 1866 ms). To compute $F(f, t)$ k we used the discrete short-time Fourier transform, a sinusoidal wavelet (Hanning DFT) transform. Each wavelet consists of a single cycle at 3 Hz increasing progressively from 0.8 to 11.52 cycles at 45 Hz in each data window (window size 260 ms). To compare the ERSP between conditions, we used the grand average time-frequency representations of the selected electrodes to define time-frequency windows. Mean power in these windows was used for subsequent repeated-measures ANOVA with the Group (young, older adults), Presentation (first,

second, third), Axis (anterior, central, posterior), and Laterality (left, midline, right) as factors.

2.4 RESULTS

2.4.1 Behavioral results

Accuracy. After excluding invalid trials due to technical errors, young adults completed an average of 116 (range = 90–120) symmetry decisions, and older adults an average of 119 (range = 116–120). The two groups performed the symmetry detection task with similar accuracy level [$t(27) = -0.404$; $p = 0.69$]. The mean percentages of error were 6.43 ($SD = 3.69$) and 5.53 ($SD = 9.32$) for young and older adults, respectively.

Exploration Time. Scores more than 3 times the inter-quartile range away from the twenty-fifth or seventy-fifth percentile were defined as extreme values and removed from the analysis. Overall, 20 trials were removed which represent 0.06% of the valid trials. A repeated measures mixed ANOVA with 2 (Group) x 3 (Presentation) x 2 (Object Type) factors was conducted on the remaining 3231 valid trials. The young adults were faster than the older participants ($M = 2.26$ sec vs. $M = 3.22$ sec), as shown by the significant main effect of Group [$F(1,27) = 5.059$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.158$]. Participants showed a robust repetition priming effect, as revealed by the highly significant main effect of Presentation [$F(2,54) = 75.715$; $p < 0.001$; partial $\eta^2 = 0.737$]. The exploration time clearly decreased with repetition. *Post hoc* comparisons showed differences between the first ($M = 3.39$ sec) and second presentations ($M = 2.56$ sec; $p < 0.001$), between the first and third presentations ($M = 2.26$ sec; $p < 0.001$) and between

the second and the third presentations ($p < 0.005$). Interestingly, the lack of a significant Presentation x Group interaction ($p = 0.96$) suggest that the two groups showed a similar amount of priming. Figure 2.3 displays exploration time as a function of presentation number (top) and Object Type (bottom) for young and older adults.

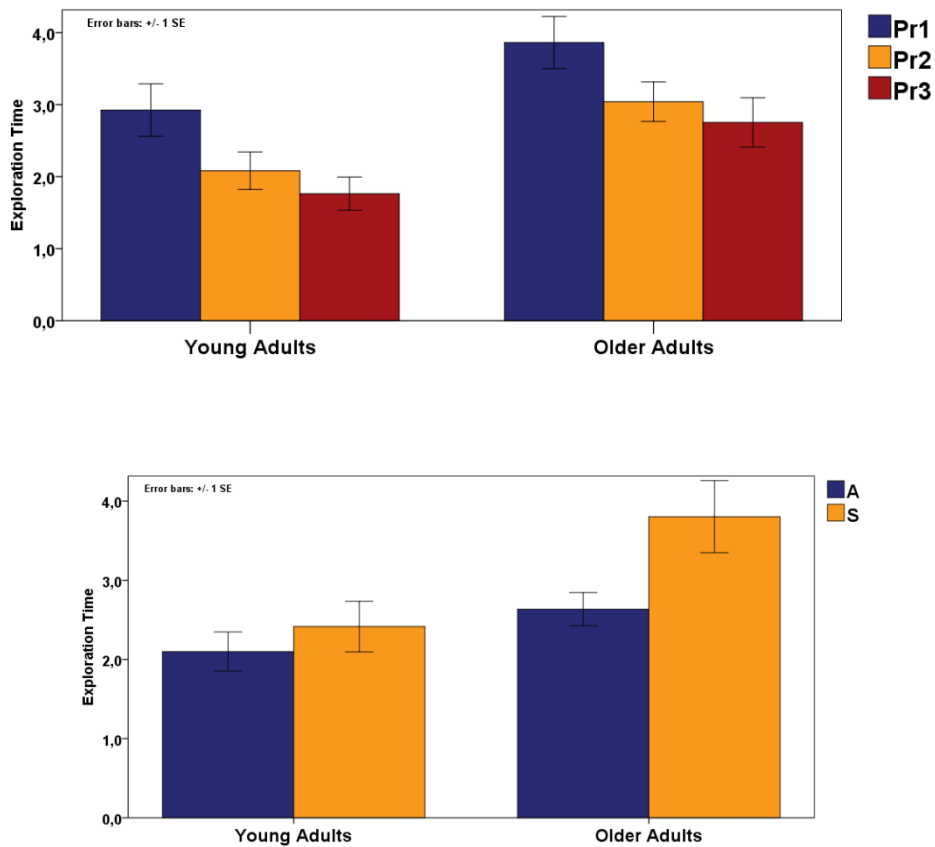


Figure 2.3. Mean exploration time (in seconds) as a function of repetition (up) and symmetry (down). **Pr1:** first presentation; **Pr2:** second presentation; **Pr3:** third presentation; **A:** asymmetric; **S:** symmetric. **Error bars:** ± 1 Standard Error.

The main effect of Object Type was also significant [$F(1,27) = 19.460$; $p < 0.001$; partial $\eta^2 = 0.419$], showing that participants were faster when exploring

asymmetric than symmetric objects ($M = 2.37$ sec vs. $M = 3.11$ sec). Furthermore, the significant Object Type x Group interaction [$F(1,27) = 6.424$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.192$] revealed differences in exploration time between young and older participants. *Post hoc* contrasts confirmed that elders were only slower than younger participants when exploring the symmetric objects ($p < 0.05$; see Figure 2.3). The Object Type x Presentation interaction was also significant [$F(2,54) = 6.504$; $p < 0.005$; partial $\eta^2 = 0.194$]. *Post hoc* comparisons revealed that the first presentation was only slower than the third presentation when exploring symmetric objects ($p < 0.005$), showing that longer exploration times for the symmetric objects were even more pronounced when they were perceived for the first time. No other effects or interactions were significant.

Free Recall and Recognition Tasks. The lack of significant differences between groups in either verbal free recall [$t(26) = 0.056$; $p = 0.95$] or recognition tasks [$t(24) = 1.810$; $p = 0.08$] indicates that young and older adults remembered and recognized a similar number of objects. Table 2.2 shows the free recall and recognition scores for young and elderly participants.

Table 2.2 – Free recall and recognition tasks scores					
	Young adults		Older adults		<i>p</i>
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	
Free Recall	17.77	4.15	17.67	5.37	N.S.
Recognition	36.08	3.04	33.00	5.32	N.S.

M: Mean; SD: Standard Deviation; NS: Non Significant

In summary, the two age groups showed similar facilitation with stimulus repetition. Unsurprisingly, older adults were significantly slower than the young participants. Performance was also similar in both age groups in the verbal free-recall and recognition tasks.

2.4.2 EEG results

Event-Related Potentials (ERP). The grand-averaged ERPs waveforms at frontal, central and parietal sites evoked by the first, second and third object presentations for each age group are shown in Figure 2.4 to illustrate repetition effects. Figure 2.5 displays surface potential scalp maps at different latencies with significant electrodes as a function of group and presentation.

For the 100–400 ms time window, the mean amplitude was higher for the older participants than for the young adults ($M = 4.66 \mu\text{V}$ vs. $M = 1.40 \mu\text{V}$), as revealed by the significant main effect of Group [$F(1,26) = 24,450$; $p < 0.001$; partial $\eta^2 = 0.485$]. The main effect of Axis was also highly significant [$F(2,52) = 55.060$; $p < 0.001$; $\epsilon = 0.753$; partial $\eta^2 = 0.679$]. *Post hoc* comparisons showed higher mean amplitude at both the midline and posterior positions ($M = 3.25 \mu\text{V}$ and $M = 3.68 \mu\text{V}$, respectively) than at anterior electrodes ($M = 1.62 \mu\text{V}$; $p < 0.001$). No other main effect or interaction was significant (all $ps > 0.05$).

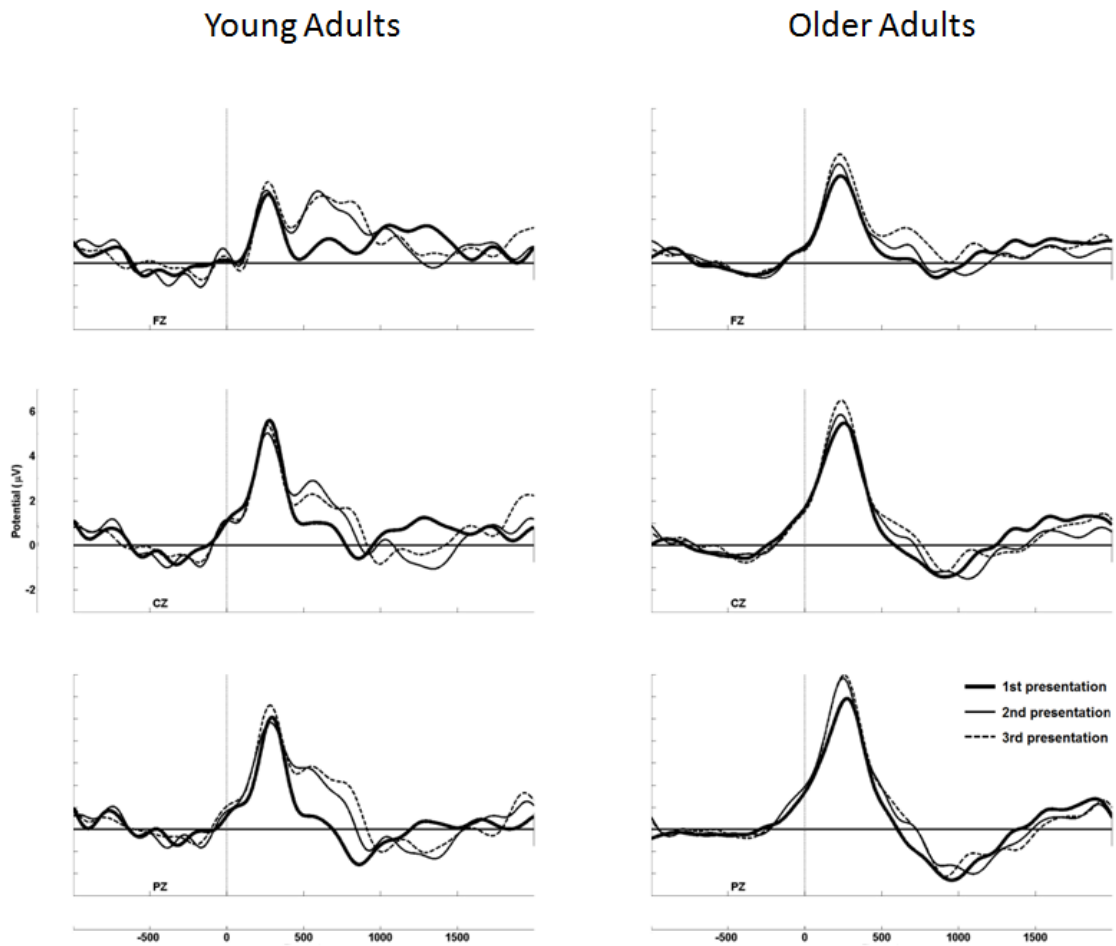


Figure 2.4. Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by first, second, and third presentations for young (left) and older adults (right). Abbreviations: **FZ**: fronto-central; **CZ**: central-central; **PZ**: parietal-central.

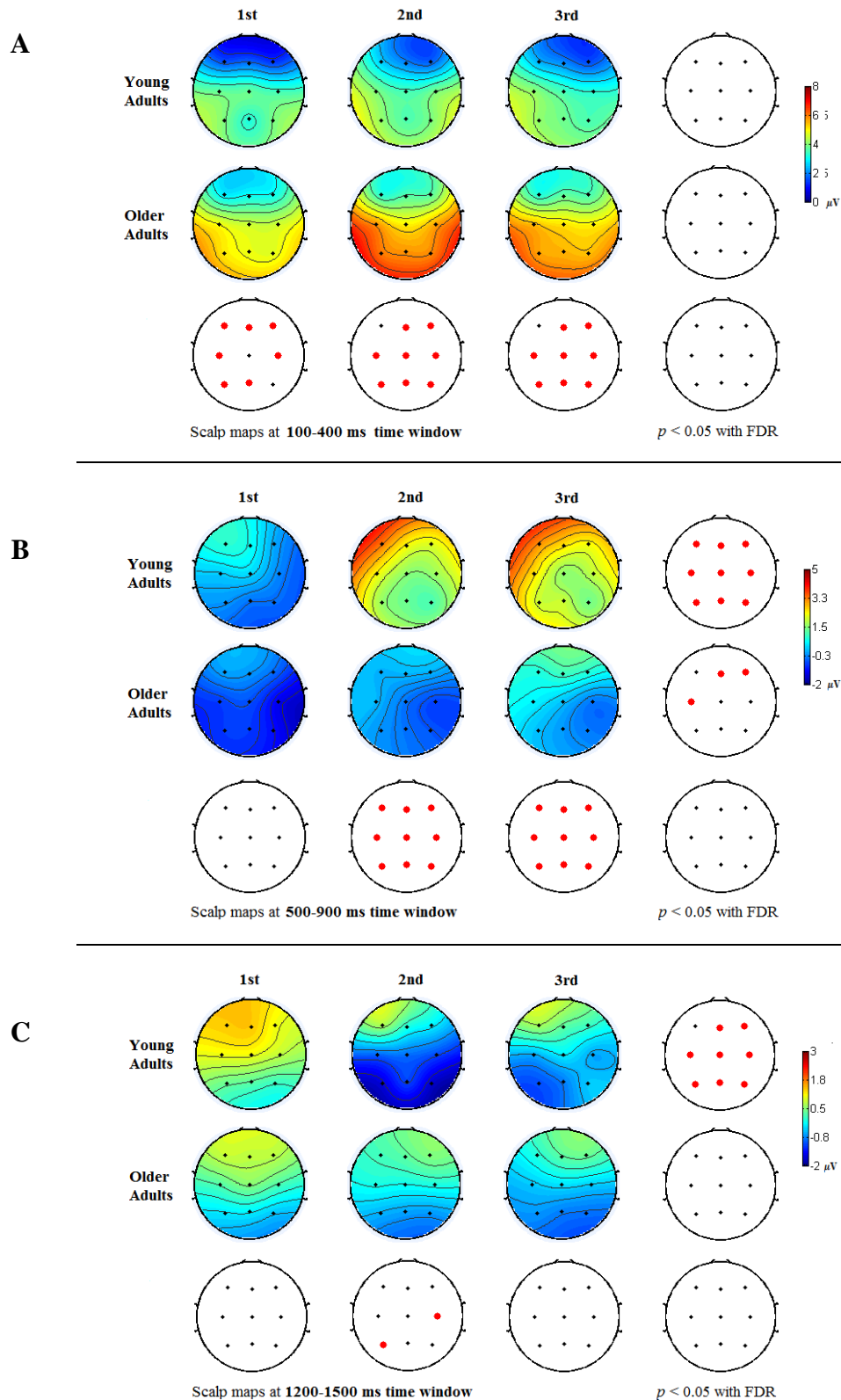


Figure 2.5. Surface potential scalp maps for young and older adults as a function of repetition. Black dots represent electrode positions at analyzed time windows (100–400, 500–900 and 1200–1500 ms). Red dots ($p < 0.05$ parametric corrected with false discovery rate – FDR) showing significant differences as a function of age (vertical right) and age group (bottom row) at the three time windows.

In the 500–900 ms time window, the analysis revealed a significant main effect of Group [$F(1,26) = 5,718$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.180$]. Repeated objects elicited more positivity in the younger than older group ($M = 1.361 \mu\text{V}$ vs. $M = -0.078 \mu\text{V}$), suggesting that repetition enhancement was greater for the younger group than for the older participants in this time window. The main effect of Presentation was significant [$F(2,52) = 19.418$; $p < 0.001$; partial $\eta^2 = 0.428$]. *Post hoc* comparisons showed higher mean amplitude in both the second and third presentations ($M = 0.998 \mu\text{V}$ and $M = 1.243 \mu\text{V}$, respectively) than in the first presentation ($M = -0.316 \mu\text{V}$; $p = 0.001$). Furthermore, the inspection of scalp maps showing surface potentials revealed significant group differences in both the second and third presentations compared to the first presentation ($p < 0.05$). The main effect of Axis was also significant [$F(2,52) = 6.787$; $p < 0.01$; $\varepsilon = 0.702$; partial $\eta^2 = 0.207$]. *Post hoc* contrasts showed lower mean amplitude at both the midline and posterior sites ($M = 0.53 \mu\text{V}$ and $M = 0.33 \mu\text{V}$, respectively) than at anterior electrodes ($M = 1.07 \mu\text{V}$; $p < 0.05$). Finally, there was a significant main effect of Laterality [$F(2,52) = 8.177$; $p = 0.001$; partial $\eta^2 = 0.239$]. *Post hoc* contrasts revealed higher amplitude in the left electrodes than in right positions ($M = 0.939 \mu\text{V}$ and $M = 0.338 \mu\text{V}$; $p < 0.01$). No other effect or interaction was significant.

Between 1200–1500 ms, there was a significant main effect of Presentation [$F(2,52) = 13.912$; $p < 0.001$; partial $\eta^2 = 0.349$]. *Post hoc* tests showed lower amplitude in both the second and third presentations ($M = -0.442 \mu\text{V}$ and $M = -0.295 \mu\text{V}$, respectively) than in the first presentation ($M = 0.529 \mu\text{V}$; $p = 0.001$). Furthermore, the Presentation x Group interaction was also significant [$F(2,52) = 4.216$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.140$]. *Post hoc* contrasts showed an amplitude reduction between the first and second presentations in the young adults group but not in the older group ($M = 0.795$

μV and $M = -0.751 \mu\text{V}$, respectively; $p < 0.01$). There was also a highly significant main effect of Axis [$F(2,52) = 35.346$; $p < 0.001$; $\varepsilon = 0.735$; partial $\eta^2 = 0.576$]. *Post hoc* tests showed that amplitude decreased systematically from anterior ($M = 0.494 \mu\text{V}$) to central ($M = -0.094 \mu\text{V}$) to posterior sites ($M = -0.609 \mu\text{V}$; all $ps < 0.001$).

In sum, ERP data showed a significant repetition enhancement for both the young and the older participants at the 500–900 ms time window. However, the repetition priming effect was greater for the young than for the older participants. At the 1200–1500 ms time segment, the young participants showed reliable ERP repetition suppression, whereas this effect did not appear in the older group.

Event-Related Spectral Perturbation (ERSP). Figure 2.6 plots ERSP (3–45 Hz) grand averages elicited by the repeated haptic exploration of familiar objects in both young and older adults. Based on visual inspection of ERSP activity, the theta band analysis was performed on the following time windows: 200–400 ms, 600–800 ms, and 1000–1200 ms. The time windows used to analyze the alpha frequency were 300–500, 500–700, 850–1050, 1200–1400, and 1500–1700 ms. The gamma band was measured at 600–900, 1000–1300, and 1500–1900 ms.

Theta Band (3–7 Hz). In the 200–400 ms time window, there was a significant main effect of Axis [$F(2,52) = 56.523$; $p < 0.001$; partial $\eta^2 = 0.685$]. *Post hoc* tests revealed stronger power increments in both the central and posterior positions ($M = 1.357 \text{ dB}$ and $M = 1.485 \text{ dB}$, respectively) than at anterior electrodes ($M = 0.720 \text{ dB}$; $p < 0.001$). The interaction Axis x Laterality was significant [$F(4,104) = 4.069$; $p < 0.005$; partial $\eta^2 = 0.135$]. *Post hoc* comparisons showed that the stronger power increments between anterior and posterior locations were evident at left ($p < 0.01$) and right electrodes ($p < 0.05$) but not at the central ones ($p > 0.05$).

In the 600–800 ms time window there was a significant main effect of Group [$F(1,26) = 15.831$; $p < 0.001$; partial $\eta^2 = 0.378$], revealing a power increment in young adults ($M = 0.639$ dB) and a power decrement in older adults ($M = -0.208$ dB). The main effect of Presentation was also significant [$F(2,52) = 6.275$; $p < 0.005$; partial $\eta^2 = 0.194$]. *Post hoc* contrasts revealed a small power decrement in the first presentation ($M = -0.062$ dB) which differed statistically from the power spectrum increments obtained in both the second and third presentations ($M = 0.317$ dB and $M = 0.391$ dB, respectively; $p < 0.05$; see Figure 2.8), showing that the theta band was sensitive to repetition in this time window. The Presentation x Group interaction did not reach statistical significance ($p = 0.178$), suggesting that theta changes associated with repetition did not differ between young and older participants. The main effect of Axis was also significant [$F(2,52) = 37.195$; $p < 0.001$; $\varepsilon = 0.693$; partial $\eta^2 = 0.589$]. *Post hoc* tests showed that the spectral power increased at central positions ($M = 0.252$ μ V). The power increments were even stronger at posterior electrodes ($M = 0.443$ dB; $p = 0.001$). In contrast, there was a small power decrement at anterior sites showing a marked difference from both the central and posterior sites ($M = -0.049$ dB; $p < 0.001$). The Axis x Group interaction was also significant [$F(2,52) = 3.727$; $p < 0.05$; $\varepsilon = 0.693$; partial $\eta^2 = 0.125$]. *Post hoc* tests revealed that the young group showed power increments while the older adults showed power decrements. The differences were larger at both central ($p = 0.001$) and posterior electrodes ($p < 0.005$) than at anterior sites ($p < 0.05$).

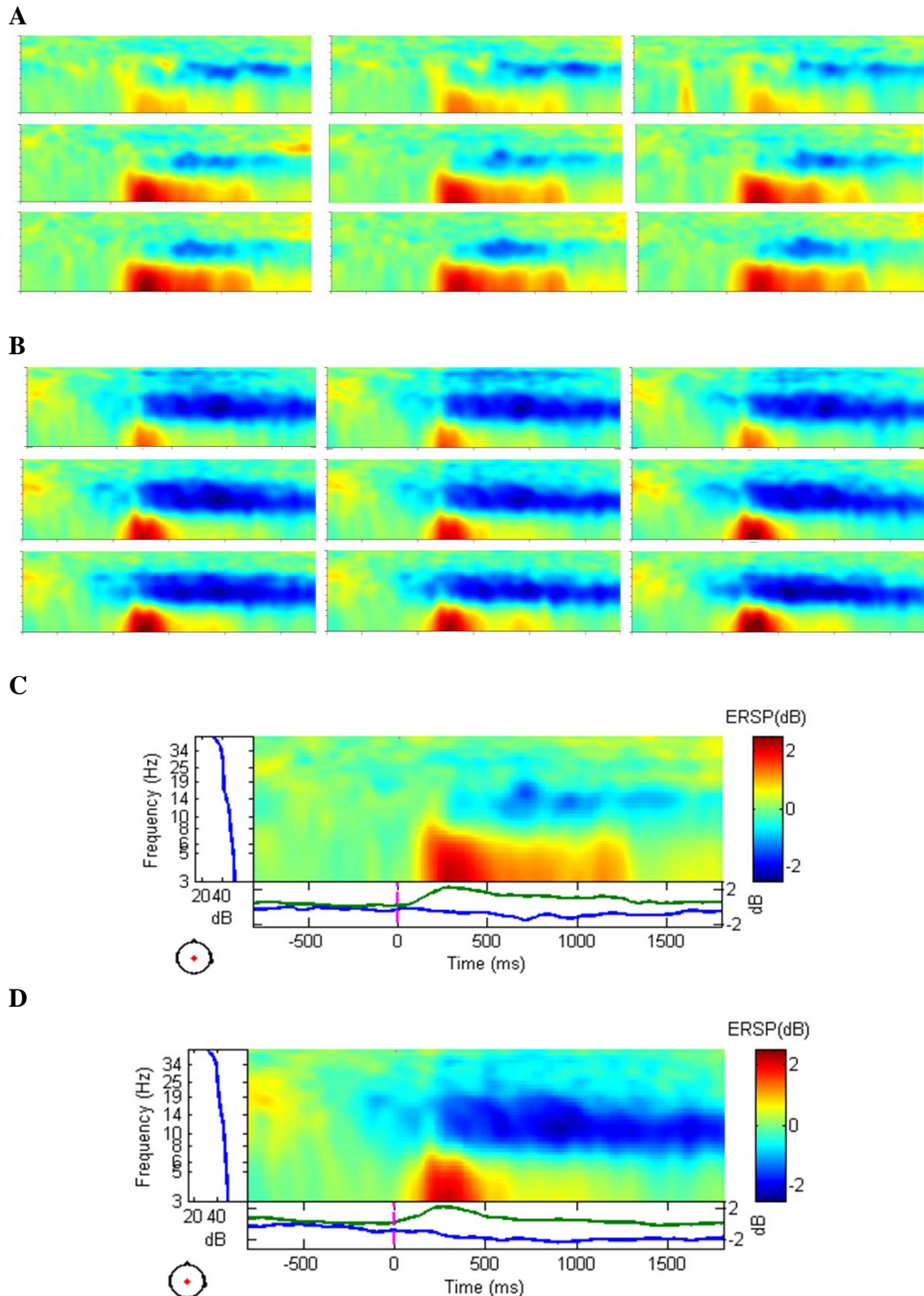


Figure 2.6. ERSP grand average for both young (**A**) and older (**B**) participants during object explorations. Cz electrode is showed in young (**C**) and older adults (**D**)

In the 1000–1200 ms time window, the spectral power increased in young adults while decreased in older adults ($M = 0.410$ dB vs. $M = -0.362$ dB) as reflected by the significant main effect of Group [$F(1,26) = 9.925$; $p < 0.005$; partial $\eta^2 = 0.276$]. There was also a significant main effect of Axis [$F(2,52) = 19.145$; $p < 0.001$; $\varepsilon = 0.708$; partial $\eta^2 = 0.424$]. *Post hoc* contrast showed that spectral power decreased in anterior sites ($M = -0.176$ dB) but increased at both central ($M = 0.034$ dB; $p < 0.001$) and posterior electrodes ($M = 0.214$ dB; $p < 0.001$). The differences in power spectra between central and posterior sites were also significant ($p < 0.05$). Finally, the significant main effect of Laterality [$F(2,52) = 4.854$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.157$] revealed higher spectral power in the midline ($M = 0.117$; $p < 0.05$) than at either left or right electrode sites ($M = -0.014$ dB and $M = 0.031$ dB, respectively). Figure 2.7 displays ERSP group differences in theta power spectrum for both the 600–800 ms and 1000–1200 ms time windows.

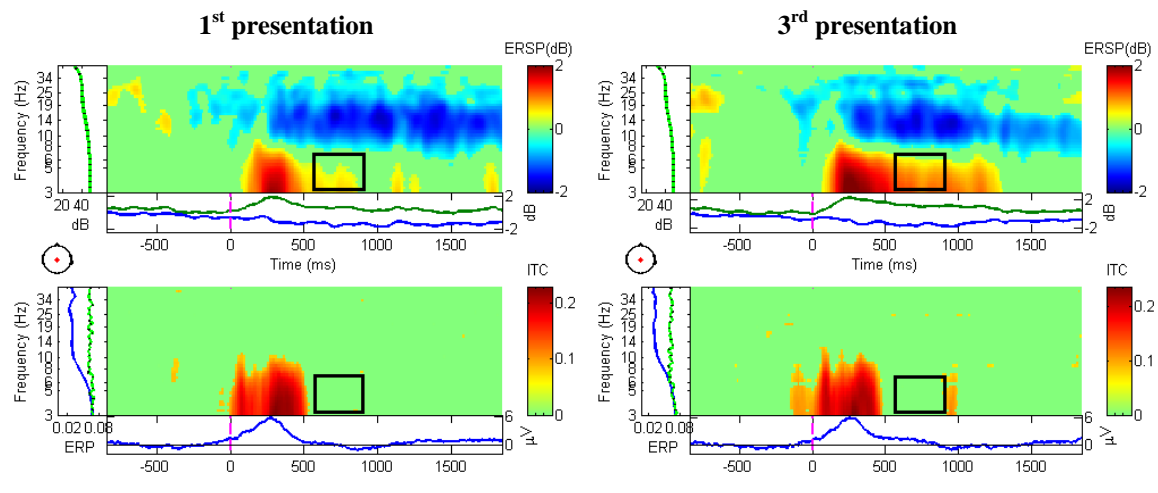


Fig 2.7. Grand average theta band ERSP activity for the first and third object presentations at the Cz electrode ($p < 0.05$ parametric FDR-corrected). Within the 600–800 ms time window (black squares), spectral power increased when exploring repeated objects although inter-trial coherence (ITC) was not significant, suggesting induced theta activity changes with repetition.

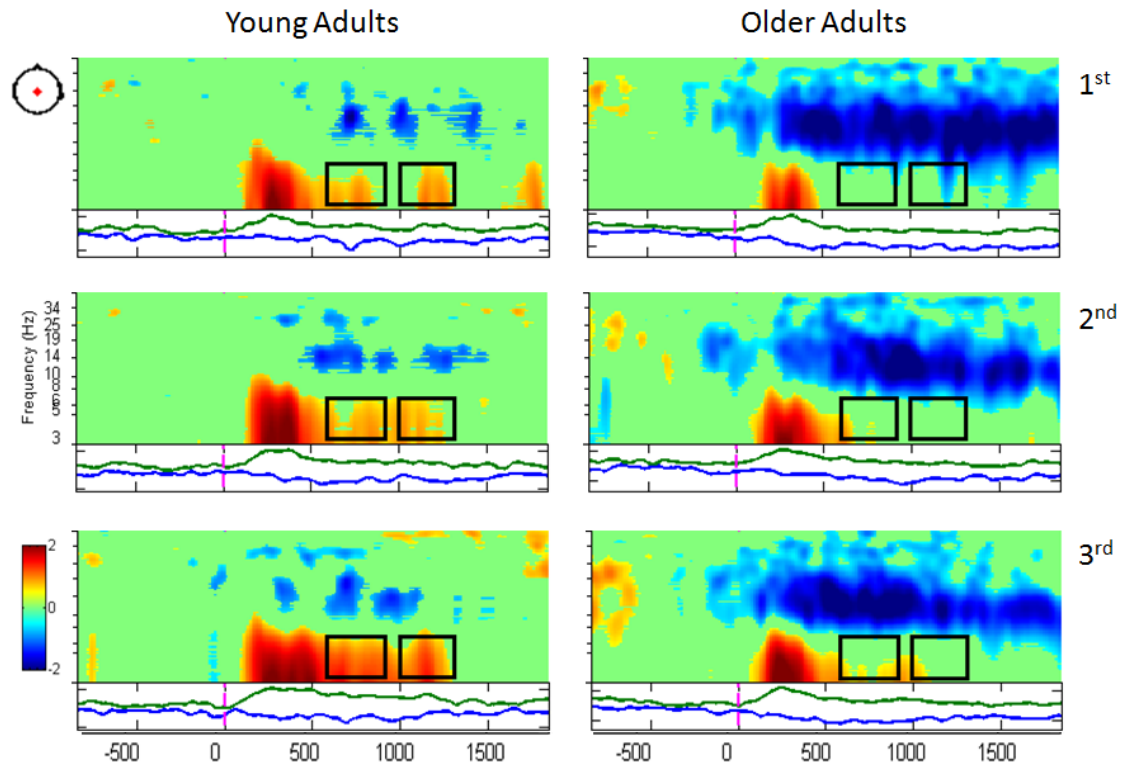


Fig 2.8. ERSP differences in theta band for both age groups within the 600-800 and 1000-1200 ms time windows (black boxes) at the Cz electrode ($p < 0.05$ parametric FDR-corrected). The x -axis depicts time (-1000 to 2000 ms), the y -axis depicts frequency (3–45 Hz).

Alpha Band (8–14 Hz). The main findings were the larger decrements in the power spectrum in the older group compared to the younger group throughout the entire post-stimulus period. This result was confirmed by the significant main effect of Group obtained in all time windows. Figure 2.9 displays alpha and gamma ERSP as a function of group at a representative electrode (Cz).

Between 300–500 ms, the power spectra decreased more in the older participants than in the younger ones ($M = -1.575$ dB vs. $M = -0.401$ dB) as indicated by the significant main effect of Group [$F(1,26) = 10.482$; $p < 0.005$; partial $\eta^2 = 0.287$].

In the 500–700 ms time window, there was also a significant main effect of Group [$F(1,26) = 9.419$; $p < 0.005$; partial $\eta^2 = 0.266$], showing larger decreases in spectral power in the elders than in the young participants ($M = -1.888$ dB vs. $M = -0.798$ dB). The Presentation \times Laterality interaction was significant [$F(4,104) = 3.915$; $p < 0.05$; $\epsilon = 0.773$; partial $\eta^2 = 0.131$]. However, *post-hoc* comparisons did not reach statistical significance ($p > 0.05$).

In the 850–1050 ms time window, there was a larger power decrement in the elders than in the young adults ($M = -1.963$ dB vs. $M = -0.861$ dB) as revealed by the significant main effect of Group [$F(1,26) = 9.879$; $p < 0.005$; partial $\eta^2 = 0.275$]. There was also a significant effect of Laterality [$F(2,52) = 4.725$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.154$]. *Post-hoc* comparisons showed larger power spectra at left ($M = -1.506$ dB) than at midline positions ($M = -1.345$ dB; $p < 0.05$).

In the 1200–1400 ms time window, the main effect of Group was significant [$F(1,26) = 10.632$; $p < 0.005$; partial $\eta^2 = 0.290$]. Decreases in spectral power were larger in the older than in the young participants ($M = -1.742$ dB vs. $M = -0.699$ dB). The main effect of Presentation was also significant [$F(2,52) = 3.650$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.123$]. However, *post hoc* comparisons did not reach statistical significance ($p > 0.05$).

Between 1500–1700 ms, spectral power also decreased more for the older group than for the younger group ($M = -1.583$ dB vs. $M = -0.576$ dB) as revealed by the significant main effect of Group [$F(1,26) = 8.218$; $p < 0.01$; partial $\eta^2 = 0.240$].

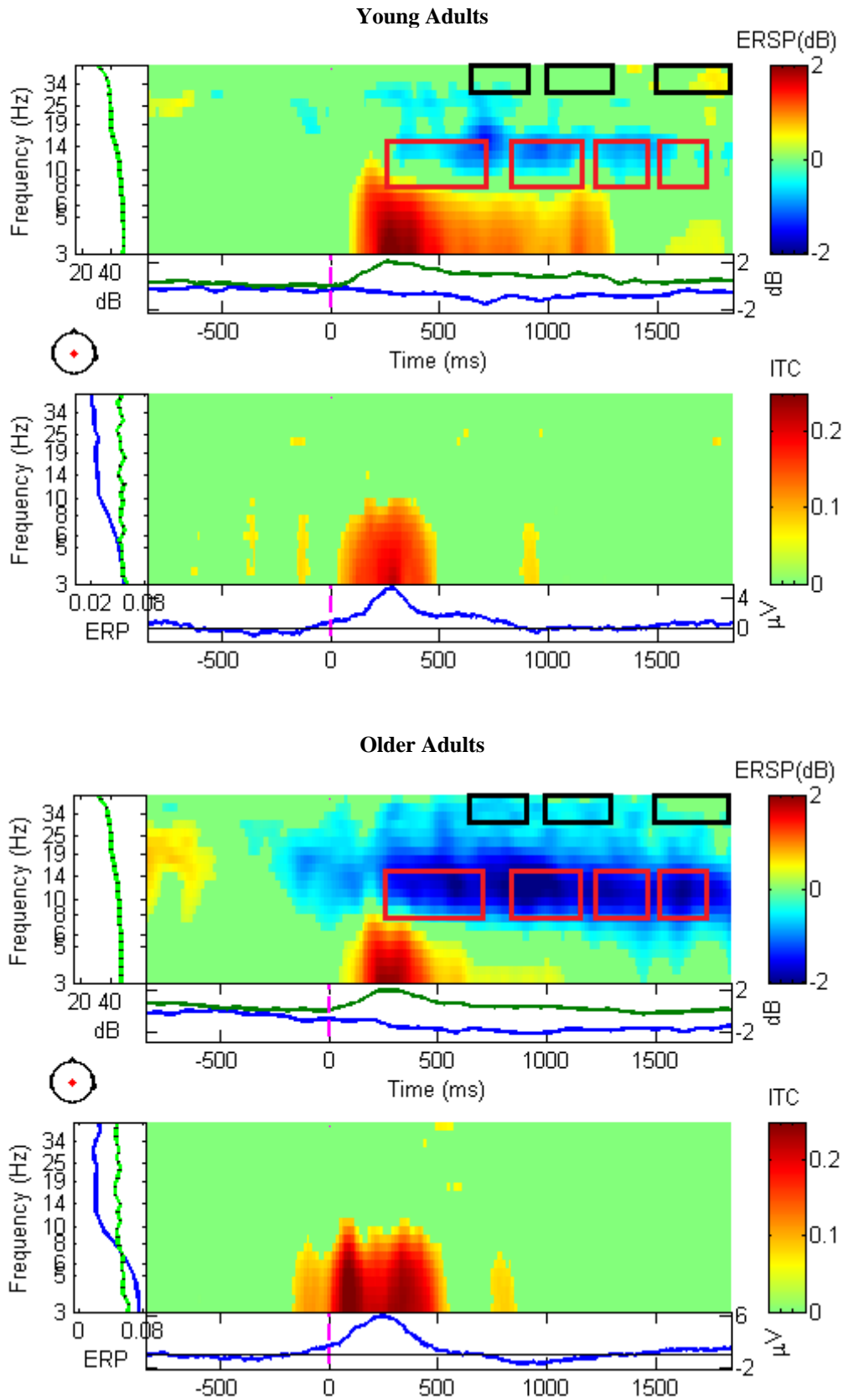


Figure 2.9. ERSP differences between young and older participants for alpha (red boxes) and gamma (black boxes) bands are shown in Cz electrode using $p < 0.05$ parametric FDR corrected.

Gamma Band (30–45 Hz). Figure 2.9 shows ERSP effects corresponding to the gamma band for young and older adults as a function of time using $p < 0.05$ parametric FDR-corrected.

In the 600–900 ms time window, a significant effect of Group [$F(1,26) = 4.577$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.150$] revealed stronger decrements in spectral power in the older group ($M = -0.562$ dB) than in the younger group ($M = -0.214$ dB). The main effect of Axis was also significant [$F(2,52) = 19.891$; $p < 0.001$; $\varepsilon = 0.699$; partial $\eta^2 = 0.433$]. *Post hoc* comparisons showed that power decreased more at anterior ($M = -0.560$) than at central ($M = -0.413$; $p < 0.05$) and posterior electrodes ($M = -0.190$; $p < 0.001$). The differences between central and posterior positions were also significant ($p < 0.001$).

In the 1000–1300 ms time window, there was a significant decrement in power spectra in the older group ($M = -0.474$ dB) but only a small power increment in the young adult group ($M = 0.025$ dB), as shown by the significant main effect of Group [$F(1,26) = 7.757$; $p = 0.01$; partial $\eta^2 = 0.230$]. The main effect of Axis was also highly significant [$F(2,52) = 11.967$; $p < 0.001$; $\varepsilon = 0.771$; partial $\eta^2 = 0.315$]. *Post-hoc* contrasts showed small power decrements at posterior sites ($M = -0.073$) compared to both central ($M = -0.238$; $p < 0.005$) and frontal electrodes ($M = -0.365$; $p < 0.005$).

Within the 1500–1900 ms time window, young adults showed an increase ($M = 0.255$ dB) while older participants showed a decrease in power spectra ($M = -0.323$ dB), as revealed by the significant main effect of Group [$F(1,26) = 6.649$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.204$]. The main effect of Axis was also significant [$F(2,52) = 10.378$; $p < 0.001$; partial $\eta^2 = 0.285$]. *Post-hoc* comparisons revealed a power increase at posterior electrodes ($M = 0.076$) and decreases at both central ($M = -0.047$; $p < 0.05$) and frontal positions ($M = -0.130$; $p < 0.001$).

In summary, ERS data showed theta power increases in young adults while older adults showed decreases within the 600–900 and the 1000–1200 ms time windows during the performance of the implicit haptic memory task. In addition, both age groups displayed theta power repetition enhancement within the 600–900 ms time window. The alpha band spectral power decreased more in the older than in the younger group, suggesting greater brain activation in the older participants. The older adults showed gamma power decreases at all time segments, while the young adults showed a decrease in power (600–900 ms) followed by increases at later time windows (1000–1900 ms).

2.5 DISCUSSION

The aim of the present study was to investigate age-related effects in both behavioral and electrophysiological data of repetition priming as a measure of implicit memory by presenting familiar objects three times to touch without vision. We used an incidental speeded symmetry-asymmetry detection task while simultaneously recording the electroencephalogram (EEG). Event-related potentials (ERPs) and event-related spectral perturbation measures (ERS) were also obtained to assess phase-locked activity and induced non phase-locked oscillations, respectively. To our knowledge, this is the first study reporting neural repetition effects for objects presented to touch in young and older adults.

The three main results of the present study were as follows. First, young and older adults showed robust behavioral repetition priming effects. However, in line with previous findings, older adults were slower than young participants. Secondly, both age groups displayed reliable ERP repetition enhancement at the 500–900 ms time window, but only the younger group showed later ERP repetition reductions at the 1200–1500 ms

time segment. Thirdly, the two groups differed in their oscillatory brain activity patterns: a) young adults showed increments in theta power, whereas older participants displayed power decreases between 600–1200 ms; b) both age groups showed theta power increases with repetition at the 600–800 ms time window; c) interestingly, older adults showed stronger alpha power reductions than young participants; and d) the elders displayed decreases in gamma power from 600 to 1900 ms, whereas the young adults showed an early decrease followed by power enhancement at 1000 ms post-stimulus.

2.5.1 Haptic priming effects in both young and older adults

In line with our expectations based on previous results, we found similar behavioral priming in the two age groups. Using a speeded object naming task with study-test delay procedure, Ballesteros and Reales (2004a) found preserved haptic repetition priming for familiar objects in normal and pathological aging (Alzheimer's disease, AD patients). In their study, younger adults named objects faster than both healthy older adults and AD patients. In line with these results, we found robust haptic repetition priming for familiar objects explored haptically using immediate repetitions during a speeded symmetry/asymmetry detection task. Both young and older adults were faster with stimulus repetition, although older participants were slower than young adults. Interestingly, most group differences occurred because older adults needed longer exploration time for symmetric objects but the groups did not differ in asymmetric judgments. As older adults were as fast as young adults with asymmetric objects, these differences cannot be explained by cognitive slowing. As asymmetric responses can be made easily just by detecting any difference between the right and left

sides of the objects, while reliable symmetric judgments require the entire object to be explored, we suggest that elders need longer exploration time to gain confidence in their symmetric responses. Although it could be argued that repetition effects were caused mainly by symmetric objects, it should be noted that young adults showed robust priming with similar exploration times for both symmetric and asymmetric objects.

Several studies conducted with young adults have shown that the haptic system is very efficient in detecting bilateral symmetry (Ballesteros et al., 1997; Ballesteros et al., 1999; Ballesteros & Reales, 2004b). However, none of these studies evaluated the effect of ageing. In the present study, both age groups were very accurate. However, high performance is not surprising due to the lack of time constraints. Further investigation including limited exploration time is needed in order to pursue this issue further. Finally, young and older participants showed similar performance in two explicit verbal memory tasks (free-recall and recognition) performed after the implicit task. In sum, the present experiment provides further evidence of spared behavioral repetition priming with age in the haptic modality. Moreover, our behavioral results extend previous findings obtained with study-test paradigm to continuous repetition.

2.5.2 Age affects ERP repetition effects during haptic symmetry detection

Based on previous ERP visual repetition studies with line drawings, we anticipated ERP enhancement followed by a reduction in brain activity in both young and older adults when exploring repeated objects by touch. In vision, ERP investigations on repetition priming have typically found reliable repetition enhancement within a 300–900 ms time window using study-test delay procedures (e.g., Friedman & Cycowicz, 2006). Tasks using continuous repetitions without fixed

retention intervals elicit a similar enhancement effect, but appear between 200–500 ms. Furthermore, these procedures also obtained an ERP repetition reduction between 300–900 ms (Lawson et al., 2007; Penney et al., 2001). We found the predicted early positive-going activity as a function of repetition for both age groups, whereas only the young adults showed the hypothesized late negative-going activity. Neural repetition priming in the incidental haptic task was reflected in young and older adults by ERP repetition enhancement occurring between 500–900 ms post-stimulus. However, young adults showed greater neural priming than older adults. In addition, young participants showed a reliable ERP repetition reduction at 1200–1500 ms post-stimulus, whereas this effect did not appear in the older group. In agreement with studies by both Penney (2001) and Lawson (2007), our surface potential maps show early enhancement at frontal sites in young adults (Figure 2.5B), whereas the late reduction is evident at posterior areas (Figure 2.5C). We are fully aware of the limited ERP spatial resolution when estimating source signals. However, the topography of neural repetition effects on the scalp appeared to be stable in previous visual studies, as it is in the present haptic study.

The pattern of results shown by our young adults strongly converges with findings reported in Penney et al.'s visual study (2001). These investigators observed an early repetition enhancement in young adults at 250–400 ms interval at frontal sites followed by a late activity reduction at posterior areas. They associated the frontal effect with familiarity processes arising from access to conceptual, semantic and visuo-spatial representations during object categorization. Penney and colleagues (2001) explained the late repetition reduction as reflecting the availability of a newly formed object representation. In contrast, our findings partly diverge from those of Lawson et al. (2007) using a working memory task including repetitions to investigate age related

ERP repetition effects. They reported an early enhancement within the 200–550 ms time window in frontal-central areas followed by an activity reduction between 550–850 ms at posterior sites. Lawson and colleagues attributed the early repetition effect to explicit contamination because it was affected by prior explicit learning in young but not in older adults. The well-established decline in working memory with age probably caused the differences between groups. These authors also found the late ERP repetition reduction significant for older adults, suggesting an age-related repetition mechanism.

The frontal repetition effect found in our study is in line with the results of both Penney et al. (2001) and Lawson et al (2007). This early enhancement could reflect facilitation in the processing of object features due to either perceptual repetition priming or familiarity processes; although explicit contamination cannot be entirely ruled out as suggested by Lawson and colleagues, in our case is less probable as we used a perceptual task instead of object naming. In spite of similar behavioral performance in the two age groups, our finding of age-related differences at frontal sites provides further evidence of discrepancies in the early stages of object perception processing. One possibility is that the young adults could access explicit information whereas the older participants could not. This idea may explain the differences in the amount of neural priming in terms of greater explicit contamination rather than perceptual processing, as noted by Friedman and Cywicz (2006). Previous findings revealing that young and older adults used different retrieval strategies when perceiving repeated material could also support this interpretation (Friedman et al., 2010). With regard to the late voltage reduction, we only observed the posterior repetition reduction in young adults, in contrast to Lawson's results but in agreement with those of Penney's. While this negativity could reflect access to semantic knowledge, we postulate that it reflects the influence of explicit recognition processes. The idea that

young adults had access to explicit information is also supported by the group differences found in the early frontal effect, as mentioned above. Unfortunately, no conclusions regarding the nature of these ERP repetition effects can be drawn from the present and further research is needed using a source memory approach.

In sum, the current investigation provides clear evidence of ERP repetition effects in haptics in both young and older adults. Furthermore, the present findings extend previous results obtained in visual studies to the haptic modality. These effects were found to differ topographically, suggesting that they could reflect different cognitive functions.

2.5.3 Age-related modulations of theta, alpha and gamma oscillations

Previous visual studies on brain dynamics have reported age related differences in oscillatory brain patterns. Power increases in the theta band are strongly involved in both information encoding and retrieval. In this study, we obtained a constant theta power increase during the haptic exploration task with familiar objects in young adults, whereas the older adults showed power attenuation beginning at 600 ms post-stimulus. These findings are in line with prior haptic working memory studies which reported theta power increases in young adults (Grunwald et al., 1999; Grunwald et al., 2001) and power decreases in older participants during haptic memory segments compared to resting intervals (Grunwald et al., 2002). Moreover, several visual studies reported the same pattern of results in resting and memory intervals, with stronger increases during the latter (Cummins & Finnigan, 2007; Karrasch et al., 2004; McEvoy et al., 2001). One very plausible suggestion based on these findings is that our young participants might have completed the perceptual encoding up to 1200 ms, which could offer further

support for the idea that the posterior ERP repetition reduction was not related to perceptual but to explicit memory processes. Even more interesting, the stronger power increase observed in young adults might reflect more elaborative encoding, since theta power increases have been associated with successful memory encoding and retrieval (e.g., Klimesch, 1999). Alternatively, it has been proposed that theta power decreases in elderly adults might indicate changes in the efficiency of memory encoding (Karrasch et al., 2004). These ideas are speculative since the symmetry detection task did not reveal behavioral differences. However, in the current study we found theta power modulations as a function of repetition for both age groups which temporarily overlapped the early ERP repetition enhancement. This finding suggests the involvement of theta oscillations in perceptual encoding. Thus, early ERP enhancement and theta power increases might reflect the same neural mechanisms when processing repeated material. Therefore, the present results suggest a robust relationship between ERP repetition effects and theta oscillations.

To summarize, the current study provides additional evidence of age-related differences in theta power when performing an implicit haptic memory task. Our results extend previous findings reported by Grunwald and colleagues in the haptic domain to perceptual repetition priming of tangible 3-D objects. In addition, the present findings strongly suggest that ERP repetition effects and theta oscillations might reflect a basic neural mechanism involved in processing repeated material.

The present results show stronger alpha power decreases in older adults than in young participants throughout the whole post-stimulus interval. This suggests that, despite preserved behavioral priming in old age, the two groups used different cognitive strategies to perform the task. Although prior visual investigations have reported both similar (McEvoy et al., 2001) and opposite patterns (Babiloni et al., 2004b; Karrasch et

al., 2004) of age related differences, greater alpha reductions have been consistently found when task difficulty increases and more neurons become involved in task-related processing (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). Accordingly, it could be suggested that stronger alpha power decreases reveal the greater cognitive effort required by older than young adults. Considering the alpha reduction as a reflection of the amount of cortical resources used in task performance, this notion is consistent with neuroimaging findings that some older individuals recruit additional brain areas and cognitive resources in order to mirror young adults' performance (Cabeza et al., 2002). Though it is difficult with the present design to draw a definitive conclusion as to whether this activity is compensatory or merely shows inefficiency, future research might clarify this point using source analyses and different levels of task difficulty. Alternatively, since alpha power has been associated with inhibitory control and increasing attentional demands, it is also possible that the greater power reduction in elders merely reflect the greater effort needed to maintain attention. In sum, our findings in the alpha band extend previous results in the visual domain to the haptic modality.

Unexpected and interestingly, we found age-related differences in the gamma band at 1000–1900 ms post-stimulus. While older adults showed sustained power reductions between 600–1900 ms, young participants displayed enhancements starting at 1000 ms post-stimulus. Although induced gamma band responses are largely involved in implicit memory, visual studies reporting modulations in this frequency have found earlier effects (e.g., Gruber & Muller, 2006). However, it should be noted that haptic perception is slower than visual perception. The early ERP repetition enhancement, which has been proposed as reflecting a perceptual process, was observed up to 900 ms, while gamma power suddenly increases between 900–1000 ms in young adults. Thus, the gamma power enhancement might reflect the successful binding of

object features leading to the completion of a mental image. This hypothesis is supported by the fact that the young participants showed late ERP repetition reduction, postulated as reflecting explicit effects. However, this issue requires further investigation.

To summarize, we speculate that both ERP repetition enhancement and theta power increases might reflect perceptual processes sensitive to repetition effects, while the gamma power enhancement might reveal successful object processing. This process could be completed by late ERP repetition reduction, which may imply explicit object recognition.

Acknowledgements

The present study was supported by the European Commission grant FP6-2005-NEST-Path No. 043432 (SOMAPS) and the Madrid Community grant S2006/BIO-0170 (MULTIMAG) to Soledad Ballesteros. Manuel Sebastián was a pre-doctoral fellow in the SOMAPS project. The authors would like to thank Francisco Muñoz for his support throughout this project. They also wish to thank all the participants, particularly the older adults enrolled in the Seniors Program at the Complutense University of Madrid, without whom this study could not have been conducted.

CAPÍTULO 3

AGING AFFECTS EVENT-RELATED POTENTIALS AND BRAIN OSCILLATIONS: A BEHAVIORAL AND ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDY USING A HAPTIC RECOGNITION MEMORY TASK

Manuel Sebastián^{1,3}, José Manuel Reales^{2,3} and Soledad Ballesteros^{1,3}

¹ Department of Basic Psychology II, UNED, Madrid, Spain

² Department of Methodology of Behavioral Sciences, UNED, Madrid, Spain

³ Aging and Neurodegenerative Diseases Laboratory, UNED, Madrid, Spain

(Submitted)

ABSTRACT

In this electrophysiological study, we investigated the effects of aging on recognition memory for three-dimensional (3D) familiar objects presented to touch in a continuous old-new paradigm. The behavioral results showed that young and older adults exhibited similar accuracy and exploration times when making old-new judgments. Event-related potentials (ERPs) showed a reliable ERP old/new enhancement for both age groups at the 550–750 ms time window distributed widely over the scalp. However, surface potential maps revealed age-related differences in scalp topography as a function of object presentation. Between 1200 and 1500 ms post-stimulus, the older adults showed lower mean amplitude than the young participants. Furthermore, scalp topography revealed a late negativity in older adults that was sensitive to the number of object presentations. In addition, there were age-related differences in induced oscillatory brain activity as measured by event-related spectral perturbation (ERSP). Older adults showed greater alpha power reductions than young adults when exploring new objects, suggesting the recruitment of additional neural resources as a means of adaptation. The present results suggest that despite similar behavioral performance, young and older adults recruited different neural resources to perform a haptic recognition task.

Keywords: Alpha power, Aging, Brain oscillations, ERP old/new effect, Explicit memory, Theta power, Touch

3.1 INTRODUCTION

The aim of the present study was to investigate the effects of age on the neural correlates (event-related potentials and brain oscillations) of explicit memory in a continuous old-new recognition paradigm for familiar objects explored haptically without vision. Electroencephalographic (EEG) data were recorded while healthy young and older participants performed an old-new haptic recognition task, in order to explore age-related effects in both brain activity and behavioral performance. Event-related potentials (ERPs) and event-related spectral perturbation (ERSP) were calculated to measure phase-locked activity and induced non phase-locked oscillations, respectively. To the best of our knowledge, this is the first study to investigate neural old/new effects using a continuous recognition paradigm for objects presented to touch in healthy young and older adults.

3.1.1 Behavioral age-related changes in haptic recognition

Aging is a complex process understood as a dynamic set of “gains” and “losses” (Baltes, Freund, & Li, 2005) that comprises both anatomic and physiological changes leading to sensorial and cognitive declines (Li & Lindenberger, 2002; Park & Reuter-Lorenz, 2009). An extensive literature suggests that aging is accompanied by a decline in many cognitive functions, in particular episodic (explicit) memory, i.e., the retrieval of an item with the contextual information accompanying the item encounter (Tulving, 2002). The term “explicit memory” refers to the intentional, conscious retrieval of facts and events, whereas “implicit memory” refers to the unconscious recollection of previous experience with the stimulus (e.g., Fleischman & Gabrieli, 1998; Light, 1991; Nilsson, 2008; Tulving & Schacter, 1990). Despite large inter-subject variability,

episodic memory is more vulnerable to aging than implicit memory (Mitchell & Bruss, 2003). In contrast to the well-established decline in episodic (explicit) memory in older adults, age invariance has usually been found in implicit memory for words, pictures and objects (e.g., Ballesteros, Reales, & Mayas, 2007; La Voie & Light, 1994; Mitchell, 1989; Schacter et al., 1992; see Fleischman & Gabrieli, 1998 for a review) as well as for objects presented to touch (Ballesteros & Reales, 2004a). The widely observed pattern of preserved implicit memory and compromised explicit memory in the old age suggests an age-related deterioration of the medial temporal lobe system, but relative good preservation of the primary sensory and cortical association areas responsible for implicit memory (e.g., Squire, 1994; Tulving & Schacter, 1990). Thus, young and older adults often show similar performance in implicit memory tasks, although older adults sometimes have difficulty retrieving information intentionally (e.g., Light, 1991; Park & Reuter-Lorenz, 2009). However, performance on free-recall tasks is more impaired than that of old-new recognition tasks. This has been attributed to the greater dependence of free-recall on strategic components (Friedman, 2000; Spencer & Raz, 1995; Wheeler, Stuss, & Tulving, 1995).

Although the study of touch has interested psychologists and neuroscientists for many years, there have been considerable advances in the last ten years, with major developments in neurosciences and the psychology of touch, as well as in new areas such as virtual interfaces, robotics, haptic design and rehabilitation (see Grunwald, 2008; Heller & Ballesteros, 2006). In haptic perception, key material and geometrical features of the object's surface are detected by performing a series of stereotyped hand movements known as exploratory procedures (Lederman & Klatzky, 1987; Lederman & Klatzky, 2009b). These hand movements allow perceivers to extract important attributes of complex shapes, such as bilateral symmetry (Ballesteros et al., 1997; Ballesteros &

Reales, 2004b) and to identify objects fast and accurately (Klatzky et al., 1985). Interestingly, although age-related impairments in the haptic domain include a decline in hand function, as revealed by changes in hand dexterity and apprehension patterns (Carmeli et al., 2003), the identification of objects by active touch remains stable throughout the lifespan (Bushnell & Baxt, 1999; Norman et al., 2006).

Research on human memory has traditionally been conducted with stimuli presented either visually or auditorily, while the sense of touch was neglected until relatively recently (Klatzky & Lederman, 2002). However, several studies have investigated long-term memory in the haptic domain, with most studies examining functional dissociations between the implicit and explicit memory systems (Ballesteros & Reales, 2004a; Ballesteros et al., 1999; Craddock & Lawson, 2008; Reales & Ballesteros, 1999). To our knowledge, the only study that has investigated age-related dissociations between implicit and explicit haptic memory tasks in normal and pathological aging was conducted by Ballesteros and Reales (2004a). These authors investigated both implicit memory and explicit haptic recognition in healthy older adults and patients with Alzheimers' disease (AD) using a study-test paradigm. In accordance with the visual literature on cognitive aging, the results showed that implicit haptic memory was spared in both healthy older adults and AD patients, whereas haptic recognition was preserved in young and older healthy subjects but not in AD patients.

3.1.2 Age-related changes in ERP old/new effects and scalp topography

ERPs have extremely good temporal resolution which allows researchers to study the brain's processing of information in real time (Friedman, 2000). Recording electrical brain activity is a useful way to studying neural activity associated with the

retrieval of episodic information (Fabiani et al., 2007), because the successive deflections of the EEG phase-locked activity in response to stimuli have been successfully linked to psychological processes (Rugg & Coles, 1996). In young adults, ERPs elicited by stimuli that are correctly recognized as old (hits) are more positive-going than those that are correctly rejected as new (correct-rejections) (see Friedman, 2000; Rugg, 1995; Rugg & Curran, 2007, for reviews). These old/new enhancements of positive activity have been identified as two topographically distinct correlates of qualitatively different processes in recognition memory. This old/new effect has been found in both study-test and continuous recognition paradigms. In visual studies, the mid-frontal ERP old/new effect occurs between 300 and 500 ms post-stimulus. This effect has been related to familiarity-based retrieval processes (e.g., Duarte, Ranganath, Trujillo, & Knight, 2006; Morcom & Rugg, 2004), whereas the parietal ERP old/new effect, including both the N400 and the P3b components, appears at 400–800 ms and has usually been associated with conscious recollection of words (e.g., Curran & Dien, 2003; Nessler, Friedman, Johnson, & Bersick, 2007) and pictures (e.g., Curran & Cleary, 2003; Groh-Bordin et al., 2005; Penney et al., 2000). Hence, while the frontal effect seems to involve just item information, the parietal effect has been linked to the explicit retrieval of both item and contextual information from memory (Rugg & Curran, 2007; but see Cycowicz et al., 2001).

Despite the importance of episodic (explicit) memory in old age, memory function studies recording electrophysiological data are relatively scarce. However, several investigations suggest that age does not seem to affect familiarity and recollection processes to the same extent. Studies investigating age-related changes in the frontal ERP old/new effect have reported similar waveform magnitude and scalp topography in young and older adults, suggesting that familiarity mechanisms are

preserved in the aging brain (e.g., Friedman et al., 2010; Friedman et al., 2007; Nessler et al., 2007). In contrast, the pattern of results for the parietal old/new effect is somewhat controversial. Although a number of studies with and without a source memory component have also shown similarities in magnitude and topography between the two age groups, this effect is about 100 ms longer in the elders than in young participants. Moreover, age-related differences in amplitude as a function of inter-item lag have also been observed, suggesting that the parietal ERP old/new effect is impaired with age (see Friedman, 2000; Friedman et al., 2007, for reviews).

In contrast to this notion of preserved familiarity and impaired recollection processes with age, as revealed by both the frontal and parietal ERP effects, a few studies conducted with words and pictures have found the opposite pattern. For instance, a study with elderly participants showing high and low recognition memory performance for pictures reported that the high-performing participants showed intact parietal recollection but impaired frontal familiarity, whereas the low-performing group exhibited impairments in both processes compared to younger adults (Duarte et al., 2006). Similar results were reported in a recent study using a study-test paradigm with words as stimuli under shallow and deep encoding conditions (Osorio, Ballesteros, Fay, & Pouthas, 2009). The results showed that highly educated and professionally active older adults exhibited the same level of explicit memory as young adults. The parietal old/new effect was similar in both age groups and developed between 400 and 1000 ms post-stimulus. At frontal sites, the shallow old/new effect developed and ended earlier for older than young adults, but the deep old/new effect started later for the elders and ended at 1000 ms for both age groups. In short, the results of Osorio and colleagues (2009) showed age-related changes in brain activity associated with explicit word retrieval, particularly at frontal sites, in spite of similar behavioral performance.

Furthermore, studies with tasks requiring the recollection of contextual information have reported a late frontal negativity following the parietal effect in older but not in young adults (Czernochowski, Fabiani, & Friedman, 2008; Friedman et al., 2010; Nessler et al., 2007; Swick, Senkfor, & Van, 2006). In line with previous findings in the cognitive neuroscience of aging (Cabeza et al., 2002), this negative-going activity which is absent in young adults has been proposed as a marker of neural compensation with age, reflecting the recruitment of additional neural resources by older adults.

The growing research on multisensory processing has provided support for the idea of a “metamodal” brain (Pascual-Leone & Hamilton, 2001; Sathian, Zangaladze, Hoffman, & Grafton, 1997; see Lacey & Sathian, 2008 for a review). Functional imaging studies (fMRI) with objects explored by touch suggest that areas once believed to be specifically visual can be considered as polimodal sensory areas (e.g., Amedi et al., 2005; Stilla & Sathian, 2007). The posterior lateral temporal cortex is considered to be a multisensory region. Regions in the ventral occipito-temporal cortex and the lateral occipital cortex (LOC) process abstract stimulus properties, such as object category, that are accessible through vision and touch (e.g., Beauchamp, Lee, Argall, & Martin, 2004; James et al., 2002; Wallace, Ramachandran, & Stein, 2004). Based on these findings, we expected to observe similar old/new waveforms in our haptic memory study to those reported previously in visual electrophysiological studies. However, as touch is slower than vision, the haptic old/new effect may require more time to show up compared to the visual old/new effect.

3.1.3 Age-related changes in brain oscillations

The ongoing EEG consists of oscillatory components that can be characterized in terms of frequency and amplitude. One way of measuring event-related oscillatory responses to different stimuli is event-related spectral perturbation (ERSP). This method uses average dynamic changes in the amplitude of the broadband frequency spectrum as a function of time relative to an experimental event (Makeig, 1993).

Brain oscillations at different frequency ranges carry important information for understanding sensorial, cognitive and neural processes (Basar et al., 2001; Sauseng & Klimesch, 2008; Ward, 2003). For instance, theta power (4–7.5 Hz) has been related to different memory aspects such as encoding (Sederberg et al., 2003), recognition (Jacobs et al., 2006), episodic memory (Klimesch et al., 2001; Klimesch et al., 2006), and working memory (Onton et al., 2005). Interestingly, Grunwald and colleagues reported a linear relationship between the exploration time of unfamiliar raised-line patterns and theta power over fronto-central regions, suggesting that theta power in these areas correlates with working memory load. The results were interpreted as supporting the hypothesis that fronto-central theta power is independent of stimulus modality (Grunwald et al., 1999; Grunwald et al., 2001).

In previous studies, alpha band (8–12 Hz) has been associated with attention (Klimesch et al., 1998), inhibition (Klimesch et al., 2007), multisensory integration (Hummel & Gerloff, 2005) and memory (Babiloni et al., 2004a; Klimesch, 1999), while the beta band (13–29 Hz) has been mainly related to motor activity (Neuper & Pfurtscheller, 2001). Finally, the gamma band (30–45 Hz) has been related to binding processes (Rose et al., 2006), object representation (Bertrand & Tallon-Baudry, 2000; Tallon-Baudry & Bertrand, 1999), attention (Jensen et al., 2007), and memory (Conrad et al., 2007; Gruber & Muller, 2006; Gruber et al., 2008; Jensen et al., 2007).

The effects of aging on brain oscillatory responses reflecting cognitive processes are largely unknown. However, a few visual memory studies have reported age-related effects in brain dynamics with conflicting results. For instance, a study that presented objects using delayed-choice reaction-time tasks reported stronger reductions in alpha power during the memory task than in the non-memory task. Furthermore, the power decreases in both alpha and theta frequencies were greater in young than in older adults at frontal and posterior sites (Babiloni et al., 2004b). In contrast, McEvoy et al. (2001) observed the opposite pattern of aging differences in alpha and theta bands in a working-memory task: When the task difficulty increased, only the young participants showed an enhancement at frontal midline theta power. The young group also showed a decrease in alpha power at parietal sites, whereas the older adults showed alpha power reductions over both frontal and parietal regions. These results suggest that normal aging is associated with changes in the fronto-parietal networks involved in spatial working memory.

Karrasch et al. (2004) studied event-related desynchronization/synchronization in young and older participants performing an auditory Stenberg memory task with words. They reported lower alpha power for young than older adults in both encoding and retrieval phases. In contrast, the pattern of results in the theta band revealed that the mean power was lower for older than young adults in both test phases. In a recent study, Cummins and Finnigan (2007) also used a word-recognition task to investigate theta power changes in normal aging. Their results were similar to those of Karrasch and colleagues, and showed that theta power was greater for young than older adults during resting intervals but that age-related differences were even more pronounced during both the retention and recognition intervals. Interestingly, the power decrements associated with ageing were evident even when there was similar recognition accuracy.

In the tactile modality, Grunwald et al. (2002) investigated brain dynamics while healthy and mildly cognitively impaired older adults performed a haptic memory task with unfamiliar raised-line shapes. The study found that the healthy older group showed lower theta power than the impaired groups while performing the task. As far as we know, age-related effects in oscillatory brain activity have not been studied in a haptic recognition task with familiar 3D objects.

3.1.4 The current study

In this study, we recorded electrophysiological data while young and older adults performed a haptic recognition task in which familiar objects were presented three times in a continuous memory paradigm. Accuracy and exploration time were recorded to associate behavioral responses with possible modulations of brain dynamics and ERP old/new effects. Based on the results of a previous haptic explicit recognition study, we expected similar recognition accuracy in young and older adults (Ballesteros & Reales, 2004a). In terms of brain activity, previous ERP visual studies using drawings of objects have reported ERP old/new enhancements (e.g., Curran & Cleary, 2003; Groh-Bordin et al., 2005). Based on the idea that the brain is “metamodal”, we expected to find similar old/new memory effects in the haptic modality to those reported in vision. Thus, we hypothesized a preserved frontal but impaired parietal old/new effect as reported in previous visual studies (e.g., Friedman et al., 2010), although the opposite pattern has been reported by other authors (e.g., Duarte et al., 2006). Furthermore, we also expected to observe a late negative-going effect for older adults as reported by several studies in aging. With regard to oscillatory activity, we anticipated age-related effects in brain dynamics at both theta and alpha frequencies. Based on the

results of a few visual studies, we predict both higher theta and lower alpha power for the young than for the older adults (Cummins & Finnigan, 2007; Karrasch et al., 2004). However, alpha power might be lower for elders reflecting higher cognitive effort (e.g., Cabeza et al., 2002).

To our knowledge, this is the first electrophysiological study that has recorded brain activity responses while participants performed an old-new recognition task while young and older participants explored familiar objects by touch.

3.2 METHOD

3.2.1 Participants

The young adult group comprised 14 healthy volunteers (6 male, 8 female). Their mean age was 32.29 years ($SD = 3.81$; Range 26–39) with a mean of 14.91 years of formal education ($SD = 2.91$). Their mean score on the Spanish adaptation (Lobo et al., 1980) of the Mini-Mental State Exam (Folstein et al., 1975) was 29.29 ($SD = 0.73$). The older group was composed of 14 healthy older adults (6 male, 8 female) with a mean age of 65.14 years ($SD = 3.09$; Range 61–72). They were recruited from the “*Seniors’ University*” Program (Universidad Complutense of Madrid) and had a mean 17.36 years of education ($SD = 4.96$). Their mean score on the Spanish adaptation (Lobo et al., 1980) of the MMSE (Folstein et al., 1975) was 29 ($SD = 1.3$). They also averaged 0.54 ($SD = 0.88$) on the Spanish adaptation (Martínez de la Iglesia et al., 2002) of the short form of the Geriatric Depression Scale (Yesavage et al., 1982). Table 3.1 summarizes the demographic data and test scores corresponding for both groups of participants.

Table 3.1 – Demographic data and neuropsychological test scores

	Young adults (n = 14)		Older adults (n = 14)		<i>p</i>
	M	SD	M	SD	
Age	32.39	3.81	65.14	3.09	-
Education	14.91	2.91	17.36	4.96	NS
MMSE	29.29	0.73	29.0	1.3	NS
GDS	-	-	0.54	0.88	-

MMSE: Mini-Mental State Examination; **GDS:** Geriatric Depression Scale; **M:** Mean; **SD:** Standard Deviation; **NS:** Non Significant

All participants were right-handed as assessed by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971; Bryden, 1977) and demonstrated adequate hearing, tactile and visual performance. None had a history of medical or psychiatric disorder. They were not taking psychoactive medication at the time of the study. Informed consent was obtained from each participant. The experiment was approved by the UNED Ethical Committee and the study was conducted in accordance with the ethical standards laid down in the Declaration of Helsinki (1964). All participants in the study signed an informed consent form.

3.2.2 Materials and procedure

The stimuli were 40 familiar objects selected from a larger set previously used in our laboratory (Ballesteros & Reales, 2004a; Ballesteros et al., 1999). Ten additional objects were used for practice trials. The objects were chosen from several basic-level

categories (tools, personal care, household objects) and their size allowed them to be enclosed within the hands. They did not produce any special noise or smell that would allow them to be identified. Some of the objects used in the study are shown in Figure 3.1.

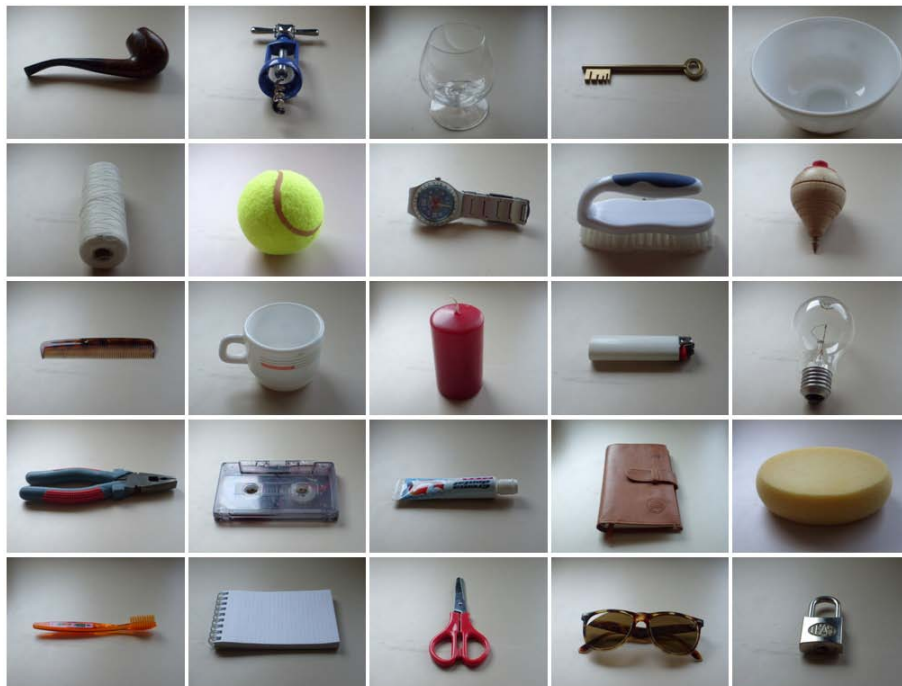


Figure 3.1. Examples of familiar objects presented to touch.

A haptic tachistoscope that hid the objects from sight was used for stimulus presentation and data collection (see Figure 3.2). The apparatus included an adjustable force-sensitive sensor located at the center of the presentation platform, below the place where the object was presented. This piezoelectric board was interfaced with a computer. Exploration time was recorded by triggers sent by a pressure sensor to the

computer while participants explored the stimulus haptically (Ballesteros & Reales, 2004a; Ballesteros et al., 1999; Ballesteros & Reales, 2004b). Two foot-pedals were used for collecting the responses.



Figure 3.2. The haptic tachistoscope connected to NuAmps EEG amplifier (right) and piezoelectric board with pressure sensor (left).

The task consisted of an old-new recognition paradigm. In each trial, participants explored an object bimanually and decided whether it had been presented previously in the current block (old items) or not (new items). Participants were instructed to press one pedal for new objects and the other for old objects. Before starting the experimental task, they performed ten practice trials that were not included in the data analysis.

The familiar objects were divided randomly into four blocks containing ten objects presented three times, once as a new item and twice as an old item in a randomized order that was different for each participant. Thus, participants completed 30 experimental trials within each block. The total task contained 120 experimental

trials. There was five-minute rest after each block. Each object was always presented in the same way. To avoid habituation, there was always at least one intervening object between presentations of the same stimulus.

To minimize the influence of circadian fluctuations in arousal and oscillatory brain activity, the participants performed the task between late morning and early afternoon (Higuchi et al., 2001). Each participant was comfortably seated in front of the piezoelectric board. The objects were presented one at a time at the center of the presentation platform. For each trial, the experimenter adjusted the pressure-sensor threshold and informed the participant that the object was ready for exploration. Participants explored the stimulus with both hands aligned to his/her body midline and judged as fast as possible whether the object was “old” (i.e., previously presented in the current block) or “new” (i.e., not presented before in the block) while maintaining accuracy. They were not allowed to pick up or rotate the object. Participants were also instructed to avoid blinking and horizontal eye movements during haptic exploration. The piezoelectric sensor sent triggers continuously from the first contact of the hands with the object (stimulus onset) until the pressing of one of the two foot-pedals. Exploration time was automatically recorded by the computer. After completing the haptic old-new recognition task, participants performed a free recall task for five minutes in which they had to write down the names of the objects that had been presented haptically. The object recognition task was followed by a verbal old-new recognition test. The experimenter presented a list of 80 names of familiar objects composed by the 40 objects presented during the haptic task plus 40 new objects organized in a random order. Participants marked the names of the objects that they had explored haptically.

3.2.3 EEG recordings

A thirty-two channel elasticized Quick-cap with sintered Ag/AgCl electrodes (NeuroMedical Supplies, Inc.) was used to acquire EEG data from scalp electrodes (FP1, FP2, F7, F3, Fz, F4, F8, FT7, FC3, FCz, FC4, FT8, T3, C3, Cz, C4, T4, TP7, CP3, CPz, CP4, TP8, T5, P3, Pz, P4, T6, O1, Oz, O2) positioned according to the International 10–20 system (American EEG Society, 1991; Jasper, 1958). In order to control the influence of ocular artifacts, vertical (VEOG) and horizontal (HEOG) electrooculograms were recorded in two bipolar channels. Vertical artifacts were monitored via electrodes placed below and on the supra-orbital ridge of the left eye. Horizontal artifacts were monitored via electrodes on the outer canthus of each eye. Linked earlobes were used as reference electrodes and participants were grounded to the AFz electrode. All data were digitized by a NuAmps amplifier (Neuroscan, Inc.) in continuous recording mode. Sampling rate was 250 Hz and all channels were on-line band-pass filtered from 0.1 to 70 Hz. The overall impedance was maintained below 5k Ω . Before starting the experimental task, participants were shown their ongoing EEG on a computer screen to demonstrate how to avoid eye blinking, jaw clenching and body movement artifacts.

3.3 DATA ANALYSIS

3.3.1 Behavioral data

The design was a 2 Group (young, older adults) x 3 Presentation (first, second, third) mixed factorial design. Accuracy was the main dependent variable. Exploration time for correct trials was also recorded. Sensitivity measures on the old-new recognition task were computed from individual judgments of each participant and then

individual estimates were averaged. The sensitivity (d') and bias (c) indexes from the Signal Detection Theory (SDT) were calculated from the z -score transformation of the mean proportions of hits and false-alarms. The hit rate was the proportion of old objects correctly recognized as “old” (studied), and the false-alarm rate was the proportion of new objects falsely judged as “old” (or studied). In order to assess differences between repetitions, these parameters were calculated for the comparisons between first and second object presentations (d'_1, c_1) and between first and third object presentations (d'_2, c_2) using STD_SP software (Reales & Ballesteros, 2000). For statistical analyses of both behavioral and EEG data, the Greenhouse-Geisser (1959) correction for non-sphericity was used when appropriate. We reported uncorrected degrees of freedom and epsilon (ϵ) values. *Post hoc* tests were performed using either Bonferroni pairwise comparisons or Tukey HSD tests for main effects and interactions, respectively. One-way ANOVAs were performed for analyzing interaction effects (Jennings & Gianaros, 2007; Pardo et al., 2007) and p -values are given whenever *post hoc* contrasts were significant. The level of significance was adjusted ($\alpha = 0.05$) in all *post hoc* comparisons.

3.3.2 EEG data

Offline data analysis of the EEG recordings was conducted using the EEGLAB toolbox (Delorme & Makeig, 2004) for MATLAB environment (The MathWorks, Inc.). The continuous files were filtered using a digital FIR filter (0.3-45 Hz; 12dB/oct. roll-off). Blinks and ocular artifacts were corrected by Conventional Recursive Least Square regression (Gómez-Herrero et al., 2006). Segments were made for each trial from 1000 ms pre-stimulus until 2000 ms post-stimulus, with the pre-stimulus interval serving as

baseline. An Infomax Independent Component Analysis decomposition (Makeig et al., 1997) was conducted for artifact rejection based on independent data components. Artifactual components were removed after visual inspection of their topographic scalp maps, power spectra, and ERP-image plots (Jung et al., 2000b; Jung et al., 2000a). Only artifact-free segments from correct trials were selected for averaging, resulting in about 34 epochs per condition. In the young adult group, the mean number of trials for the first, second, and third presentation was 34 (range = 18–40), 34 (range = 16–40), and 34 (range = 16–40), respectively. In the elderly group, the mean number of trials for the first, second, and third presentation was 36 (range = 23–40), 34 (range = 17–40), and 34 (range = 21–40), respectively. Segments were sorted by number of presentations and averaged. One older adult was excluded from the analysis due to excessive artifacts.

Measurements were made at nine electrode sites (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4) to compute the ERP and ERSP activity. The electrode positions were distributed as a function of Axis (anterior: F3, Fz, F4; central: C3, Cz, C4; posterior: P3, Pz, P4) and Laterality (left: F3, C3, P3; midline: Fz, Cz, Pz; right: F4, C4, P4). Differences in amplitude and spectral power were evaluated using the averaged potential of these electrode groups.

Event-Related Potentials (ERP). Based on the visual inspection of topography and waveforms, the ERP mean amplitude was measured at the following time windows: 200–400 ms, 550–750 ms, and 1200–1500 ms. We analyzed the mean voltages for each time window using independent mixed ANOVAs, with Group (young, older adults) as between-subject factor, and Presentation (first, second, third), Axis (anterior, central, posterior), and Laterality (left, central, right) as within-subjects factors. We also show topographic scalp maps at the same time windows.

Event-Related Spectral Perturbation (ERSP). Different time windows were selected for each of the following frequency ranges: theta (3–7 Hz), alpha (8–14 Hz), beta (15–28 Hz) and gamma (30–45 Hz). To assess event-related spectral amplitudes for each condition, the segments were submitted to a time-frequency analysis that computed the power spectrum for each channel (Makeig, 1993). This was performed with EEGLAB software using custom spectral decomposition techniques (Delorme & Makeig, 2004). The power spectrum in the post-stimulus segment (1996 ms) was normalized related to baseline. The ERSP requires the power spectrum to be computed over a sliding latency window and then averaged across trials. Mathematically, $F_k(f, t)$ is the spectral estimate of trial k at frequency f and time t . We compute this function over 2782 epochs, 43 log-spaced frequencies (from 3.1 Hz to 45 Hz) and 200 time-points (from -870 ms to 1866 ms). To compute $F(f, t)$ k we used the short-time Fourier transform, a sinusoidal wavelet (Hanning DFT) transform. Each wavelet consists of a single cycle at 3 Hz, increasing progressively from 0.8 to 11.52 cycles at 45 Hz, in each data window (window-size 260 ms). To compare conditions, we used the grand average time-frequency representations of the selected electrodes to define time-frequency windows. Mean data in these windows were used for subsequent repeated-measures ANOVAs, with Group (young, elderly) as between-subject factor, and Presentation (first, second, third), Axis (anterior, central, posterior), and Laterality (left, midline, right) as within-subjects factors.

3.4 RESULTS

3.4.1 Behavioral results

Accuracy. After excluding invalid trials due to technical errors, young and older adults performed an average of 108 (range = 59–120) and 116 (range = 103–120) valid trials, respectively, out of 120 trials per participant. The mean percentages of errors in the old-new recognition task were 2.36 ($SD = 2.24$) for the young participants and 2.21 ($SD = 1.67$) for the older adults, indicating that both age groups performed the task very accurately. A mixed ANOVA with Group and Repetition (d'_1 and d'_2) as factors was conducted for sensitivity. The main effect of Group did not reach statistical significance ($p = 0.58$), demonstrating that both age groups differentiated between old and new objects with similar accuracy (sensitivity in terms of the SDT). Despite of the overall high sensitivity, there was a significant main effect of Repetition [$F(1,26) = 12.827$; $p = 0.001$; partial $\eta^2 = 0.330$]. *Post hoc* contrasts revealed higher sensitivity to the second ($\bar{d}_2 = 5.208$) than first repetition ($\bar{d}_1 = 4.763$) suggesting a learning effect.

Another mixed ANOVA was conducted with Group and Repetition (c_1 and c_2) as factors for the variable bias. The main effect of Group was not significant ($p = 0.09$), suggesting that young and older adults did not differ in bias (STD). The main effect of Repetition was significant [$F(1,26) = 12.823$; $p = 0.001$; partial $\eta^2 = 0.330$]. *Post hoc* contrasts showed that bias decreased from the first ($M = 0.267$) to the second ($M = 0.044$) repetition. Interestingly, despite the lack of a significant Group x Repetition interaction, the c_1 index revealed that young adults were biased to respond “new” in the first repetition ($p < 0.05$). Table 3.2 summarizes the sensitivity (d'_{avg}) and bias (c_{avg}) parameters corresponding to each group.

Table 3.2 – Averaged sensitivity (\bar{d}') and response bias (\bar{c}) for young and older adults

	Sensitivity		Bias	
	\bar{d}'_1	\bar{d}'_2	\bar{c}_1	\bar{c}_2
Young adults	4.847 (1.14)	5.331 (1.11)	0.416 (0.43)*	0.174 (0.38)
Older adults	4.679 (1.04)	5.084 (0.87)	0.117 (0.46)	-0.085 (0.53)

Note: d' and c are mean values corresponding to the first and second object repetitions as a function of age. Standard deviations are in brackets. Asterisks indicate confidence intervals which do not include the zero value.

Exploration Time. For each participant, scores more than three times the inter-quartile range away from the twenty-fifth or seventy-fifth percentile were defined as extreme values and removed from the analysis. Overall, 38 trials were removed, which represent 1% of the trials. A mixed ANOVA with Group and Presentation as factors was conducted on the remaining 3052 valid trials. Figure 3.3 plots exploration time as a function of Group and Presentation. The main effect of Group did not reach statistical significance ($p = 0.1$), suggesting that the exploration time was similar in the two age groups. The main effect of Presentation was highly significant [$F(2,52) = 74,808$; $p < 0.001$; $\varepsilon = 0.579$; partial $\eta^2 = 0.742$], indicating that participants were faster as a function of the number of repetitions. *Post hoc* contrasts showed significant differences between the first ($M = 2.438$), second ($M = 1.836$) and third presentations ($M = 1.674$), and also between the second and the third presentations (all $ps < 0.001$).

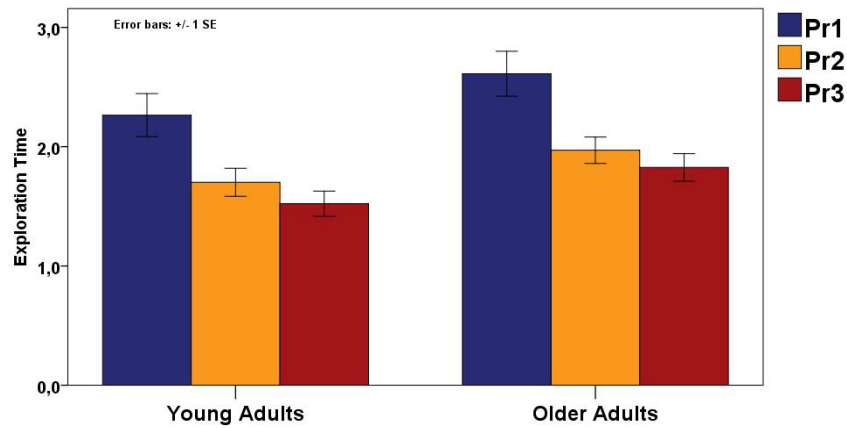


Figure 3.3. Mean exploration time (in seconds) as a function of presentation number. **Pr1**: first presentation (new); **Pr2**: second presentation (old 1); **Pr3**: third presentation (old 2). **Error bars:** ± 1 Standard Error.

Free Recall and Recognition Tasks. Young participants showed better performance than older participants on the verbal free-recall task [$t(25) = 4.202$; $p < 0.001$]. In contrast, the two groups recognized a similar number of objects in the verbal recognition task [$t(25) = 1.107$; $p = 0.33$]. Table 3.3 summarizes both the free recall and recognition scores for young and older participants.

Table 3.3 – Free recall and recognition tasks scores

	Young Adults		Older Adults		<i>P</i>
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	
Free Recall	25.64	5.06	18.85	2.99	< 0.001
Recognition	38.50	1.99	37.54	2.88	N.S.

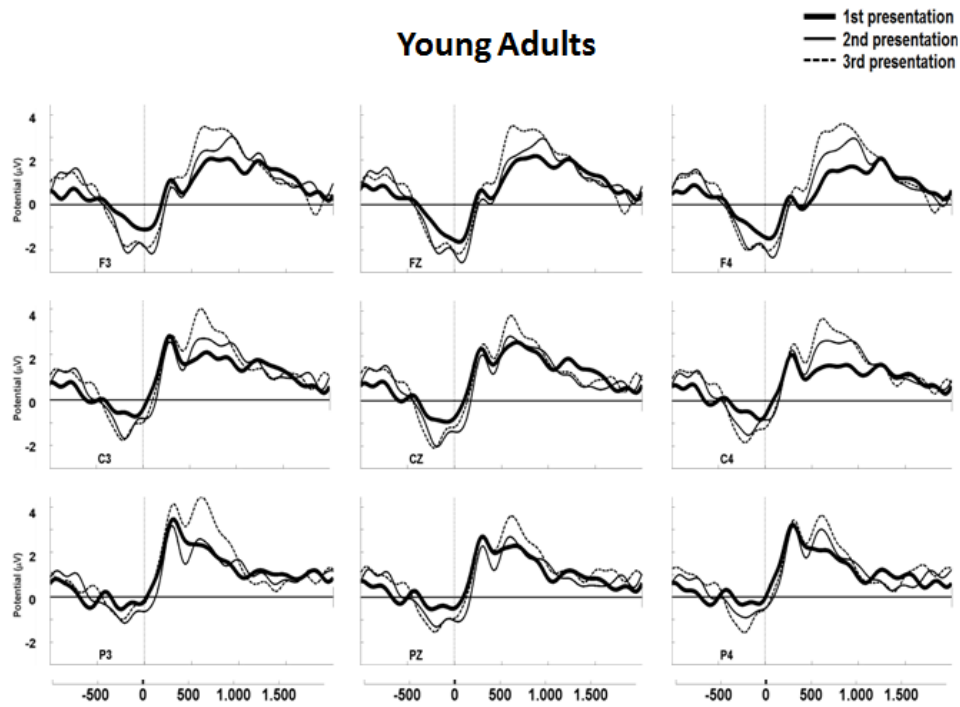
Note: **M:** Mean; **SD:** Standard Deviation; **NS:** Non Significant.

In summary, the two age groups showed similar accuracy and exploration times to make old/new decisions in the haptic memory task with familiar objects. In contrast, the young participants were more accurate than the older adults in the verbal free-recall task performed after the haptic task, whereas their performance was similar in the verbal recognition task.

3.4.2 EEG results

Event-Related Potentials (ERP). Figure 3.4 shows the ERPs grand-averaged waveforms evoked by the first (hits, new objects), second (correct-rejections 1, old 1), and third (correct-rejections 2, old 2) object presentations for each age group at representative electrodes. Figure 3.5 plots surface potential scalp maps with significant electrodes as a function of group and presentation.

A



B

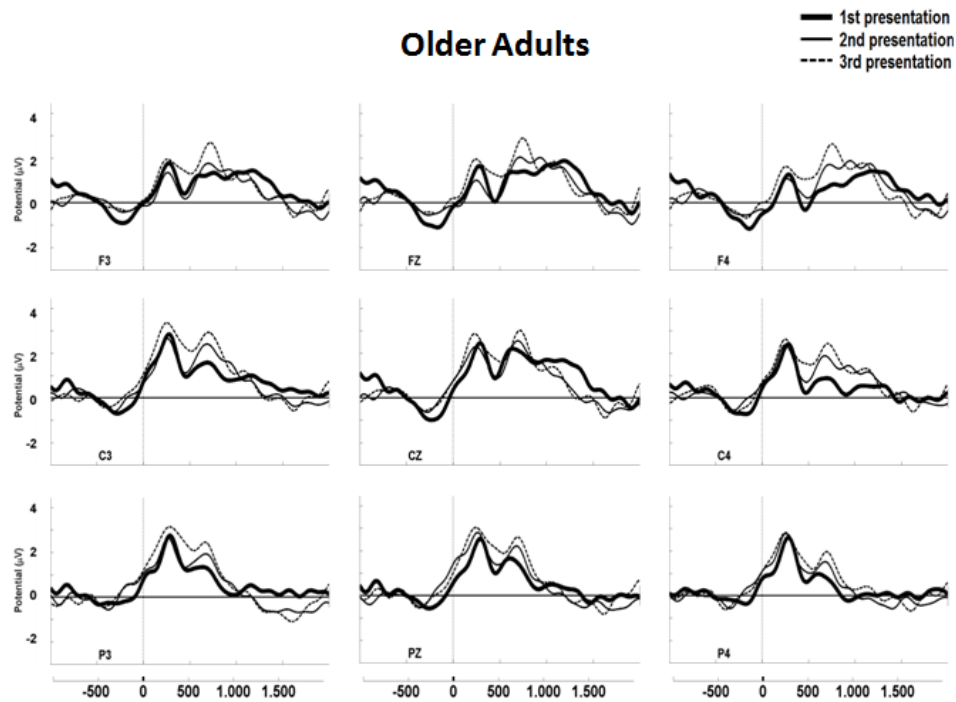


Figure 3.4. Grand average event-related potentials (ERPs) evoked by new (1st presentation) and old objects (2nd and 3rd presentations) for young (A) and older adults (B). Abbreviations: *top line*: left frontal (F3), fronto-central (Fz), right frontal (F4); *middle line*: central left (C3), central central (Cz), central right (C4); and *bottom line*: left parieto-occipital (P3), central parieto-occipital (Pz) and right parieto-occipital (P4).

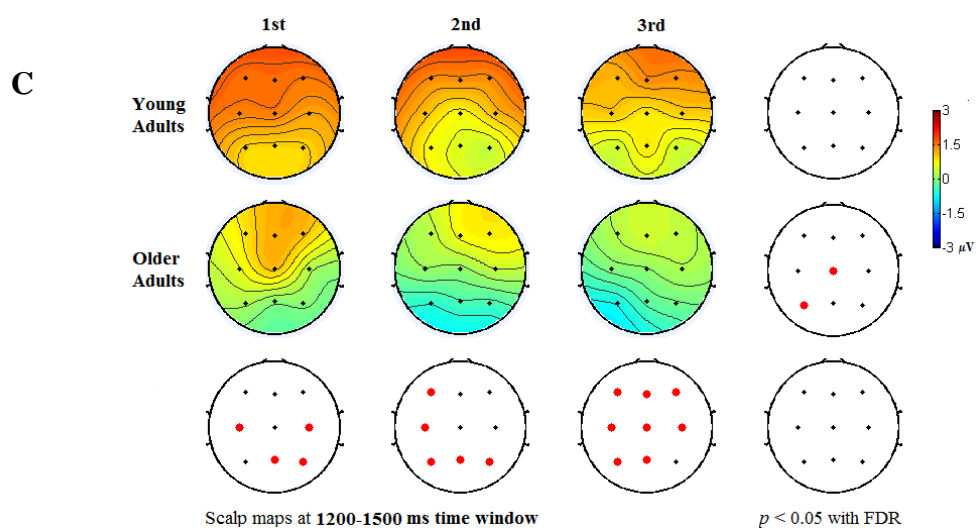
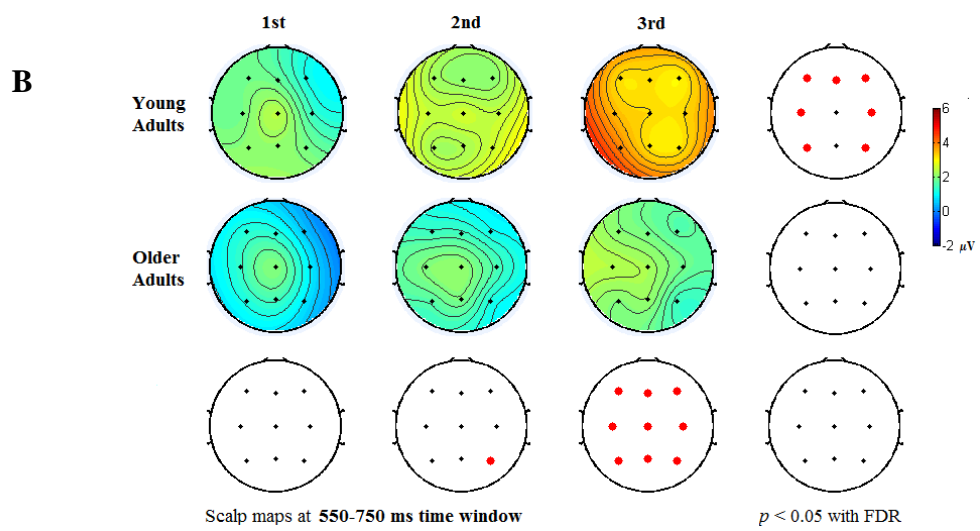
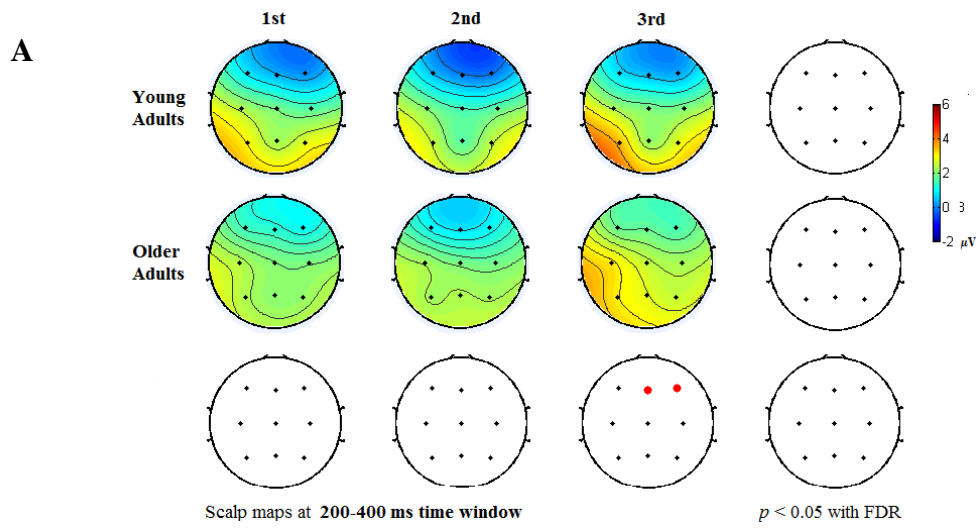


Figure 3.5. Scalp topography maps showing surface potentials for young and older adults as a function of presentation. Black and red dots represent electrode positions at analyzed time windows (200–400, 550–750, and 1200–1500 ms) viewed from above. Red dots show significant differences ($p < 0.05$ parametric corrected with false discovery rate-FDR) for young and older adults across stimulus presentation (vertical right) and comparing age group across presentations (bottom row).

A four-way mixed ANOVA was conducted with 2 Group x 3 Presentation x 3 Axis x 3 Laterality, with Group as between-subjects factor and Presentation, Axis and Laterality as within-subject factors. Between 200 and 400 ms, neither the main effects of Group or Presentation, nor the Group x Presentation interaction were significant ($p > 0.05$). The main effect of Axis was statistically significant [$F(2,50) = 34.723$; $p < 0.001$; $\varepsilon = 0.738$; partial $\eta^2 = 0.581$]. *Post hoc* tests revealed higher amplitude at both central and posterior sites ($M = 2.046 \mu\text{V}$ and $M = 2.400 \mu\text{V}$, respectively) than at anterior positions ($M = 0.804 \mu\text{V}$; $p < 0.001$). The main effect of Laterality was also significant [$F(2,50) = 3.405$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.120$], but *post hoc* comparisons did not reach significance ($p > 0.05$).

For the 550–750 ms time window, the analysis showed that the main effect of Group was not significant ($p > 0.05$), but there was a significant main effect of Presentation [$F(2,50) = 5.270$; $p = 0.02$; $\varepsilon = 0.675$; partial $\eta^2 = 0.174$]. *Post hoc* tests revealed higher mean amplitude for the third ($M = 2.482 \mu\text{V}$) than for the second presentation ($M = 1.849 \mu\text{V}$; $p < 0.05$). The differences between the third and first ($M = 1.479 \mu\text{V}$) presentations were marginally significant ($p = 0.06$). Despite the lack of significance of the Presentation x Group interaction ($p = 0.65$), surface potential scalp maps showed voltage modulations as a function of repetition for young adults ($p < 0.05$; see Figure 3.5B). The main effect of Laterality was also significant [$F(2,50) = 4.227$; $p < 0.05$; $\varepsilon = 0.763$; partial $\eta^2 = 0.145$]. *Post hoc* contrasts showed higher voltage at midline ($M = 2.075 \mu\text{V}$) than at right electrodes ($M = 1.652 \mu\text{V}$; $p = 0.01$). The

Presentation x Laterality interaction was significant [$F(4,100) = 4.108$; $p = 0.01$; $\varepsilon = 0.684$; partial $\eta^2 = 0.141$] but *post hoc* comparisons did not reach significance ($p > 0.05$). No other interaction reached significance.

In the 1200–1500 ms time window, Group was statistically significant [$F(1,26) = 4.247$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.145$], revealing higher amplitude for young participants ($M = 0.995 \mu\text{V}$) than for older adults ($M = 0.159 \mu\text{V}$). Interestingly, surface potential scalp maps revealed that the lower voltage found in older adults was sensitive to object repetition (old/new effect) at posterior electrodes ($p < 0.05$; Figure 3.5C). The main effect of Axis was significant [$F(2,50) = 21.964$; $p < 0.001$; $\varepsilon = 0.659$; partial $\eta^2 = 0.468$]. *Post hoc* contrasts showed higher amplitude at anterior sites ($M = 0.941 \mu\text{V}$) as compared to both central and posterior positions ($M = 0.623 \mu\text{V}$ and $M = 0.168 \mu\text{V}$, respectively; $p < 0.001$). Furthermore, the differences between central and posterior electrodes were also significant ($p = 0.002$). Neither other effects nor any interactions were significant.

To investigate more closely whether the frontal waveforms differed between age groups, additional ANOVAs with Group (young, older adults) x Presentation (first, second, third) x Electrode (F3, Fz, F4) were performed with the mean ERP amplitudes over successive 200 ms time from 500 to 1100 ms (500–700; 700–900, and 900–1100 ms time windows). For the 500–700 ms time segment, the main effect of Group did not reach significance ($p > 0.05$). There was a significant main effect of Presentation [$F(2,50) = 5.317$; $p < 0.05$; $\varepsilon = 0.791$; partial $\eta^2 = 0.175$]. *Post hoc* contrasts revealed voltage increases between both the first and second presentations ($M = 1.006 \mu\text{V}$ and $M = 1.330 \mu\text{V}$; respectively) and the third presentation ($M = 2.073 \mu\text{V}$; $p < 0.05$). The main effect of Laterality was also significant [$F(2,50) = 7.270$; $p = 0.005$; $\varepsilon = 0.715$; partial $\eta^2 = 0.225$]. *Post hoc* tests showed higher amplitude in both left and central sites

($M = 1.683 \mu\text{V}$ and $M = 1.562 \mu\text{V}$; respectively) than in the right site ($M = 1.164 \mu\text{V}$; $p < 0.05$). No other effect or interaction was significant.

For the 700–900 ms time window, the main effect of Group was not significant ($p > 0.05$), but the main effect of Presentation was significant [$F(2,50) = 5.685$; $p = 0.01$; $\varepsilon = 0.750$; partial $\eta^2 = 0.185$]. *Post hoc* tests showed an increase in amplitude from the first ($M = 1.419 \mu\text{V}$) to the third presentation ($M = 2.559 \mu\text{V}$; $p < 0.05$). The Presentation x Laterality interaction was also significant [$F(4,100) = 2.997$; $p < 0.05$; $\varepsilon = 0.642$; partial $\eta^2 = 0.106$], but *post hoc* contrast did not reach significance. No other effect or interaction was significant.

Finally, the ANOVA conducted at the 900–1100 ms time window did not show any significant effect.

In sum, ERP data showed a significant repetition enhancement for both age groups at the 550–750 ms time window. The ERP old/new effect was also observed in young and older adults at frontal sites from 500 to 900 ms. However, scalp topographies within 550–750 ms revealed widespread positivity in young adults at the third presentation compared to the previous object presentations, which contrasted with the negativity observed in older adults. Between 1200 and 1500 ms, young participants showed higher mean amplitude than older adults who displayed lower voltage at posterior sites. Moreover, the surface potential scalp maps of older adults indicate a late posterior negative-going activity at left-posterior sites that was sensitive to object presentation; this was not observed in the younger group.

Event-Related Spectral Perturbation (ERSP). Figure 3.6 shows ERSP (3–45 Hz) grand averages elicited by the first (new), second (old 1), and third (old 2) object presentations in the two groups. ERSP age-related differences as a function of repetition are shown in Figure 3.7. Based on visual inspection of ERSP activity, the theta band was analyzed on the following time windows: 200–400, 550–750, and 850–1050 ms. The time segments used to analyze the alpha band were 400–600, 650–850, 850–1050, 1100–1300, and 1450–1650 ms. Beta band was measured at 200–400, 600–800, and 800–1000 ms. Finally, power changes in gamma frequency were calculated at 600–900, 1000–1300, and 1500–1900 ms.

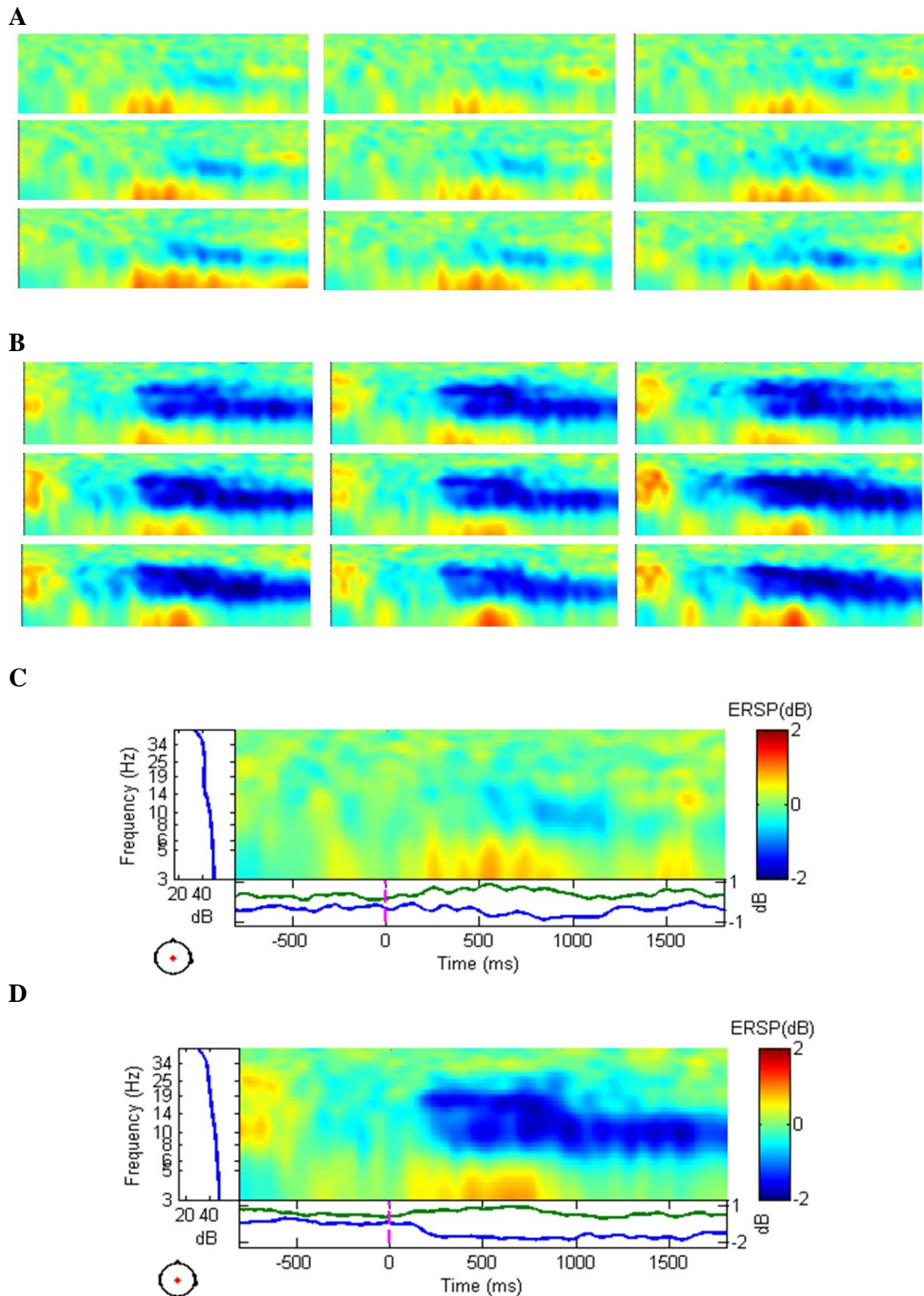


Figure 3.6. ERSP grand average for young (A) and older adults (B) s at frontal (top row), central and parietal (bottom row) electrodes at the right, central and left hemispheres (scale min -2, max: 2dB). Electrode Cz is also showed for young (C) and older adults (D).

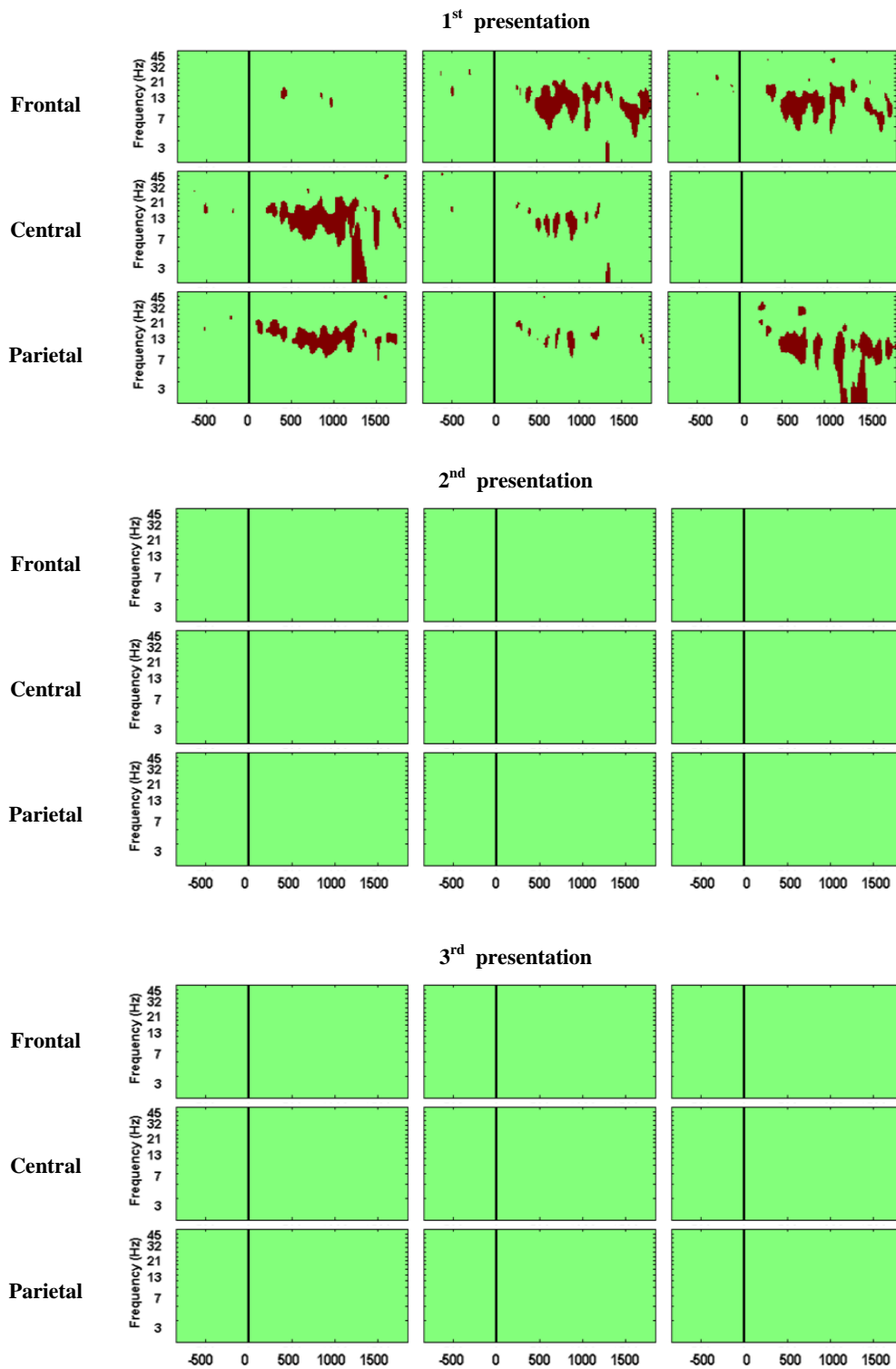


Figure 3.7. ERSP significant differences between young and older participants ($p < 0.05$ parametric FDR-corrected) at Frontal, Central, and Parietal electrodes as a function of stimulus presentation.

Theta Band (3–7 Hz). For the 200–400 ms time window, there was a significant main effect of Presentation [$F(2,50) = 4.091$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.141$]. *Post hoc* contrasts showed greater theta power at the second ($M = 0.459$ dB) than at the third presentation ($M = 0.058$ dB; $p < 0.05$). For the 550–750 ms time window, the main effect of Presentation was significant [$F(2,50) = 6.693$; $p < 0.005$; partial $\eta^2 = 0.211$]. *Post hoc* tests revealed a power decrement during the first presentation ($M = -0.167$ dB) and a robust increment during the second presentation ($M = 0.458$ dB; $p < 0.01$). There were no significant differences between 850 and 1050 ms. No other effect or interaction was significant. Figure 3.8 plots theta ERSP changes as a function of repetition at 200–400 and 550–750 ms time windows.

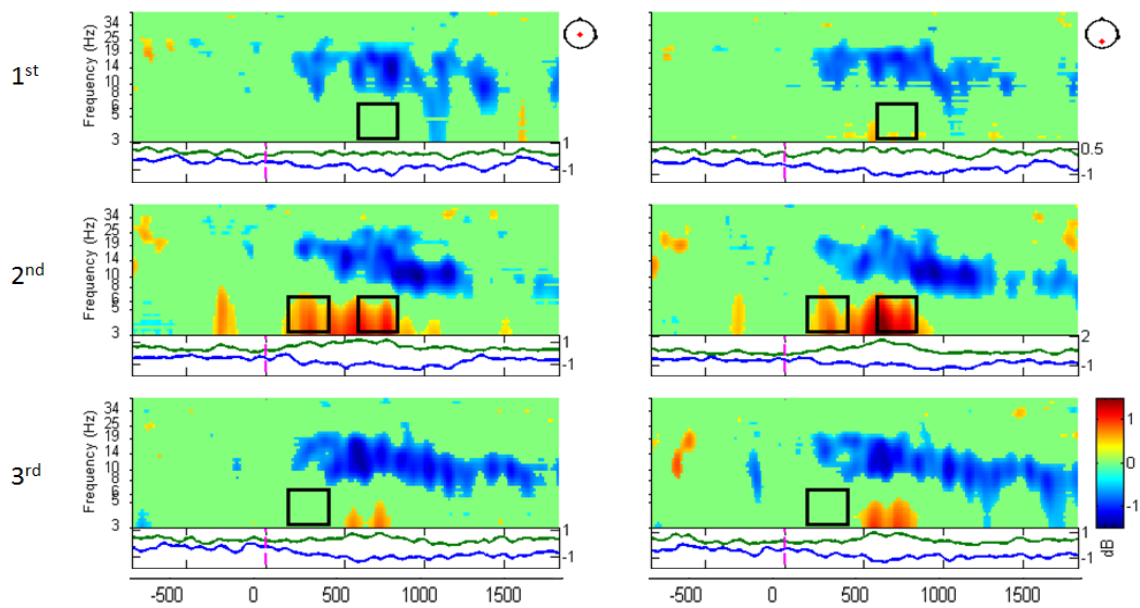


Figure 3.8. ERSP theta changes as a function of repetition are shown in Cz (left) and Pz (right) electrodes using $p < 0.05$ parametric FDR-corrected.

Alpha Band (8–14 Hz). The main findings were stronger decrements in spectral power for older than younger adults throughout the entire post-stimulus period. This outcome was confirmed by significant main effects of Group at all time windows (see Figure 3.9).

In the 400–600 ms time window, there was a significant main effect of Group [$F(1,25) = 4.703$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.158$]. The older adults showed greater power spectrum decreases ($M = -1.292$ dB) than the young participants ($M = -0.547$ dB). The main effect of Presentation was also significant [$F(2,50) = 5.529$; $p < 0.01$; partial $\eta^2 = 0.181$]. *Post hoc* comparisons revealed a stronger power decrease during the third presentation ($M = -1.165$ dB) than the first ($M = -0.635$ dB; $p < 0.01$). The Axis x Laterality interaction was significant [$F(4,100) = 2.822$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.101$]. However, *post hoc* comparisons did not reach significance ($p > 0.05$). The three-way Presentation x Axis x Laterality interaction was also significant [$F(8,200) = 3.645$; $p < 0.005$; $\varepsilon = 0.624$; partial $\eta^2 = 0.127$] but *post hoc* contrast did not reach significance.

In the 650–850 ms time window, there was a significant main effect of Group [$F(1,25) = 7.994$; $p < 0.01$; partial $\eta^2 = 0.242$]. The power decrement was stronger in older adults ($M = -1.515$ dB) than in young participants ($M = -0.552$ dB; $p < 0.01$). The main effect of Axis was also significant [$F(2,50) = 4.202$; $p < 0.05$; $\varepsilon = 0.741$; partial $\eta^2 = 0.144$]. *Post hoc* contrasts revealed that the decrement in power was stronger at central ($M = -1.121$ dB) than anterior sites ($M = -0.923$ dB; $p < 0.01$). The Axis x Laterality interaction was significant [$F(4,100) = 5.844$; $p < 0.005$; $\varepsilon = 0.727$; partial $\eta^2 = 0.189$]. However, *post hoc* tests did not reach significance. The three-way interaction Presentation x Axis x Laterality was significant [$F(8,200) = 2.677$; $p < 0.01$; partial $\eta^2 = 0.097$]. No other effect or interaction was significant.

In the 850–1050 ms time window, there was a significant main effect of Group [$F(1,25) = 8.847$; $p < 0.01$; partial $\eta^2 = 0.261$]. *Post hoc* contrasts showed greater power decrease in the older ($M = -1.512$ dB) than young participants ($M = -0.565$ dB; $p < 0.01$). The main effect of Axis was significant [$F(2,50) = 5.428$; $p < 0.05$; $\epsilon = 0.806$; partial $\eta^2 = 0.178$]. *Post hoc* comparisons revealed that the power decrease was stronger at central ($M = -1.102$ dB) than at anterior electrodes ($M = -0.923$ dB; $p < 0.05$). No other effect or interaction was significant.

In the 1100–1300 ms time window, the main effect of Group was also significant [$F(1,25) = 5.887$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.191$], showing a greater power decrease for older adults ($M = -1.282$ dB) than for young participants ($M = -0.422$ dB; $p < 0.01$). The main effect of Laterality was also significant [$F(2,50) = 3.928$; $p < 0.005$; $\epsilon = 0.747$; partial $\eta^2 = 0.136$]. *Post hoc* tests revealed that the decrease in power was more pronounced at left ($M = -0.944$ dB) than at central electrodes ($M = -0.748$ dB; $p < 0.05$). The Axis x Laterality interaction was also significant [$F(4,100) = 4.762$; $p < 0.01$; $\epsilon = 0.662$; partial $\eta^2 = 0.160$], but *post hoc* comparisons did not reach statistical significance.

In the 1450–1650 ms time window, there was a significant main effect of Group [$F(1,25) = 7.758$; $p < 0.01$; partial $\eta^2 = 0.237$], showing stronger power decrease for older adults ($M = -1.093$ dB) than for young participants ($M = -0.073$ dB; $p = 0.01$). No other main effect or interaction reached significance.

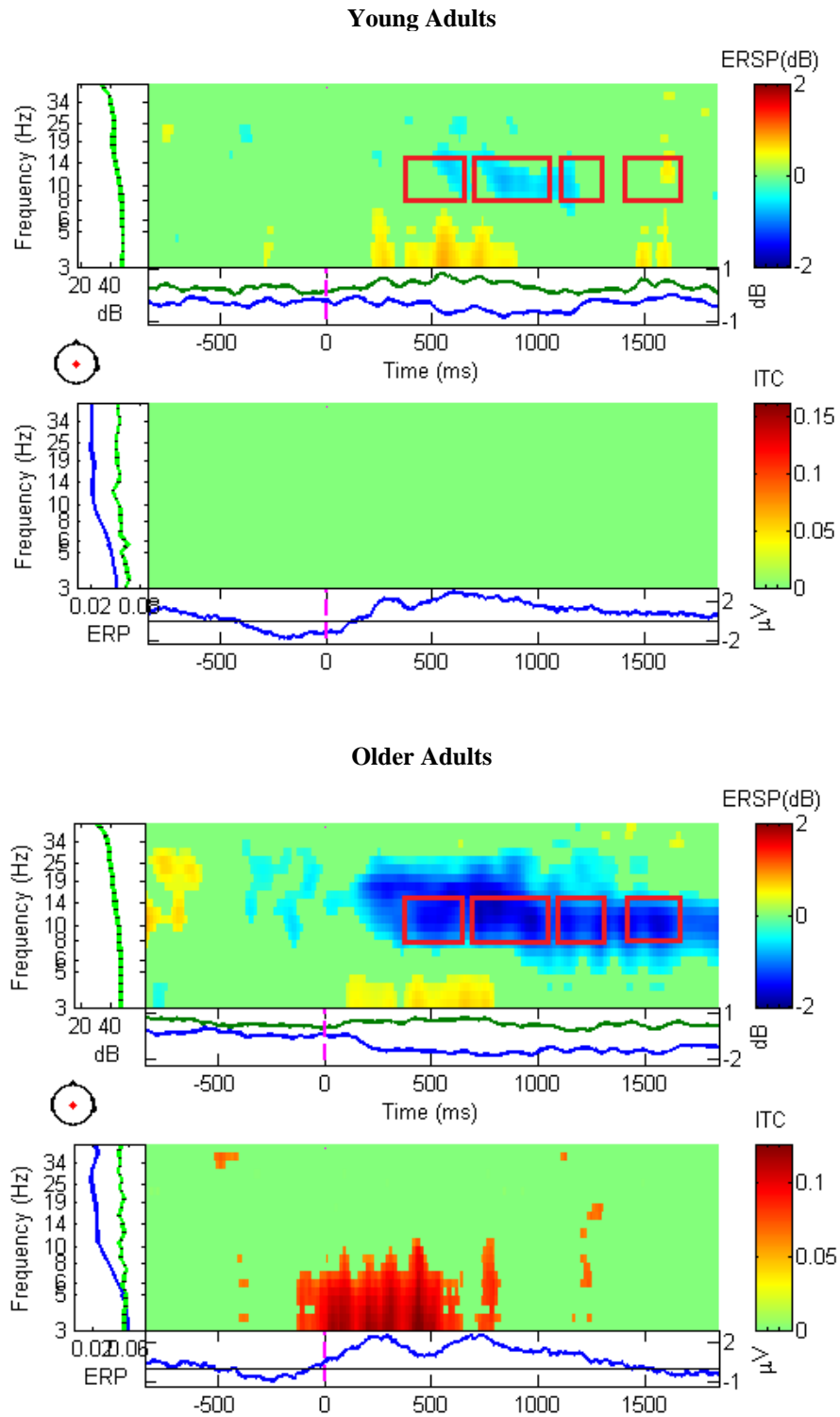


Figure 3.9. Alpha ERSP and theta ITC differences between young and older participants (red boxes) are shown in Cz electrode using $p < 0.05$ parametricFDR- corrected.

Beta Band (15–28 Hz). Both young and older adults showed power decreases but these were greater in the older group at all time windows.

In the 200–400 ms time window, there was a significant main effect of Group [$F(1,25) = 12.292$; $p < 0.005$; partial $\eta^2 = 0.330$]. The power decrease was stronger for the elders ($M = -0.920$ dB) than for the young participants ($M = -0.198$ dB; $p < 0.01$).

In the 600–800 ms time window, the main effect of Group was also significant [$F(1,25) = 6.878$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.216$], showing a greater power decrease for older adults ($M = -1.029$ dB) than young participants ($M = -0.373$ dB; $p < 0.05$).

In the 800–1000 ms time window, there was a significant main effect of Group [$F(1,25) = 8.958$; $p < 0.01$; partial $\eta^2 = 0.264$]. Power reduction was greater for older adults ($M = -1.036$ dB) than for young participants ($M = -0.274$ dB; $p < 0.01$). There was also a Presentation x Laterality interaction [$F(4,100) = 2.824$; $p < 0.05$; $\varepsilon = 0.707$; partial $\eta^2 = 0.101$]. However, *post hoc* comparisons did not reach significance.

Gamma Band (30–45 Hz). In the 600–900 ms time window, there was a significant main effect of Laterality [$F(2,50) = 4.431$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.151$]. *Post hoc* contrasts revealed greater decreases at left ($M = -0.185$ dB) than right electrodes ($M = -0.106$ dB; $p = 0.05$). The three-way Presentation x Laterality x Group interaction was significant [$F(4,100) = 2.771$; $p < 0.05$; $\varepsilon = 0.730$; partial $\eta^2 = 0.100$]. The four-way Presentation x Axis x Laterality x Group interaction was also significant [$F(8,200) = 2.452$; $p < 0.05$; $\varepsilon = 0.618$; partial $\eta^2 = 0.089$].

In the 1000–1400 ms time window, the main effect of Axis was significant [$F(2,50) = 3.949$; $p < 0.05$; $\varepsilon = 0.726$; partial $\eta^2 = 0.136$]. *Post hoc* comparisons showed a greater power decrease at the left ($M = -0.195$ dB) than right site ($M = -0.085$ dB; $p = 0.05$). The Presentation x Group interaction was also significant [$F(2,50) = 3.820$; $p <$

0.05; partial $\eta^2 = 0.133$]. However, *post hoc* contrasts did not reach significance. The Presentation x Laterality interaction was significant [$F(4,100) = 3.750$; $p < 0.01$; partial $\eta^2 = 0.130$], but *post hoc* tests did not reach significance. The three-way Presentation x Laterality x Group interaction was significant [$F(4,100) = 2.767$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.100$]. The three-way Presentation x Axis x Laterality interaction was also significant [$F(8,200) = 2.941$; $p < 0.01$; $\varepsilon = 0.686$; partial $\eta^2 = 0.105$].

Within the 1500–1900 ms time window, the main effect of Axis was significant [$F(2,50) = 6.487$; $p < 0.01$; $\varepsilon = 0.714$; partial $\eta^2 = 0.206$]. *Post hoc* tests showed a larger power increase at posterior sites ($M = 0.143$) than at anterior and central electrodes ($M = 0.026$ dB and $M = 0.054$ dB, respectively; $p < 0.05$). The Presentation x Group interaction was also significant [$F(2,50) = 3.614$; $p < 0.05$; partial $\eta^2 = 0.126$]. *Post hoc* contrasts showed power differences between the first ($M = -0.185$ dB) and third presentations ($M = 0.329$ dB; $p < 0.05$) but only for the older participants.

In summary, ERSP data showed repetition effects in theta-band power for both young and older adults. Both age groups displayed alpha power decreases with repetition, though these were greater for older adults. Furthermore, alpha power decreases were greater with stimulus repetition at the 400–600 ms time window. In the beta band, older adults also showed greater power reductions than young adults. In the gamma band, there were age-related differences, with older adults showing power enhancement as a function of repetition.

3.5 DISCUSSION

The aim of the present study was to explore age-related behavioral and electrophysiological effects in explicit haptic memory assessed with a continuous old-

new object recognition task. Electroencephalographic data were recorded while participants explored objects haptically and performed an old-new recognition task. Event-related potentials (ERPs) and event-related spectral perturbation (ERSP) were calculated to assess phase-locked activity and induced non phase-locked oscillations, respectively. As far as we know, this is the first study reporting neural old/new effects for objects presented to touch.

There were three main results of the present study. First, young and older adults showed similar performance in the old-new haptic object recognition task, exhibiting intact haptic recognition memory with age. In contrast, young adults were more accurate than older adults in a verbal free-recall task performed after the haptic task. Secondly, both age groups displayed a reliable ERP old/new effect between 550 and 750 ms post-stimulus. However, there were age-related differences in scalp surface potentials with widespread positivity for young adults at the third object presentation compared to the first two presentations. This positivity contrasted with the negative activity observed in the older group. Between 1200 and 1500 ms post-stimulus, young participants showed greater amplitude than older adults, whose scalp maps revealed a late left posterior negative-going activity not found in the younger adults. Thirdly, there were differences in the oscillatory brain activity patterns of the two groups: a) both groups displayed a reduction in alpha power during haptic exploration, but it was greater in older adults. Further, the alpha power reduction was associated with repetition effects between 400 and 600 ms post-stimulus; b) theta power was sensitive to repetition in both young and older adults between 200 and 750 ms; c) the power reduction in the beta band was greater in the older than in the young participants; and, d) the elders displayed increases in gamma power as a function of repetition between 1500 and 1900 ms post-stimulus.

3.5.1 Ageing effects on haptic object recognition

Behavioral results showed no difference between the episodic memory of young adults and that of healthy older adults with a high level of education when assessed by a continuous object-recognition haptic task. According to previous memory findings in the haptic domain, we expected to observe a high level of accuracy in haptic object recognition (Klatzky et al., 1985; Ballesteros et al., 1999) with no differences between age groups (Ballesteros & Reales, 2004a). In agreement with our prediction, we found that young and older participants with a similar level of education were very accurate in the old-new recognition task. Furthermore, there were no differences between age groups in either accuracy or in exploration times, both age groups responding faster for old than new stimuli and showing similar sensitivity and bias. In line with a large amount of literature on cognitive aging (Spencer & Raz, 1995), young and older participants also showed similar performance in the verbal recognition task conducted after the haptic task. In contrast, older adults showed impaired performance on a verbal free-recall task in which they had to write down the names of all the objects presented in the haptic recognition task. Hence, the results in both the haptic and verbal recognition tasks suggest that participants explicitly recognized the familiar objects during the haptic task. Furthermore, since the two age groups performed similarly in the verbal task, it is reasonable to assume that recognition memory is spared with aging, irrespective of the task and stimulus type (3D objects in the haptic task or words in the verbal-recognition task). The impairment exhibited by the older adults in the verbal free-recall task can be explained by the greater dependence on strategy components in free-recall than in recognition memory tasks that include cues (Spencer & Raz, 1995).

These behavioral results are also in line with several recently published studies investigating recognition of visual scenes. For example, Gutchess et al. (2007) asked young and older adults to recognize old and new scenes; they found no difference in performance between the two groups. In a more recent study, Gutchess and Park (2009) presented evidence that aging exerts little influence on memory for complex pictures. Contrary to their expectations, the results of three experiments consistently showed that removing previous bound information did not hinder older more than young adults. These findings suggest that picture associative memory remains relatively intact with age.

Our results extend previous findings in visual and haptic investigations using study-test delay procedures to a continuous recognition paradigm. The present study replicated the results obtained in a study-test haptic object recognition task conducted with young adults, healthy older adults and AD patients (Ballesteros & Reales, 2004a). Both healthy groups showed intact repetition priming in an implicit memory task, and the older healthy group performed as accurately as the younger group in the old-new haptic recognition task, while the AD patients were highly impaired. The present behavioral results also agree with findings from a recent electrophysiological visual study with a study-test paradigm using a word-stem cued recall task. The study showed similar behavioral performance for young and high educated older adults (Osorio et al., 2009).

In sum, the present experiment provides evidence that explicit memory for objects explored by touch is spared in highly educated older adults when episodic memory is assessed using a continuous old-new recognition task.

3.5.2 Age-related changes in the haptic ERP old/new effect.

Based on previous visual studies of ERP recognition memory, we expected to find ERP old/new effects reflecting positive enhancements for old material (hits) relative to new items (correct-rejections) (see Friedman, 2000; Rugg & Curran, 2007 for revisions). Moreover, we hypothesized similar effects for young and older adults in the mid-frontal old/new effect, but age-related differences in the parietal effect. Concretely, we expected the two groups to show similar magnitudes and scalp topographies at frontal sites, but differences in the parietal old/new effect. We also expected to observe an additional late negativity in the older group in accordance to previous visual ERP studies on recognition memory (e.g., Duarte et al., 2006; Friedman et al., 2010; Swick et al., 2006).

Consistent with the fact that explicit recognition memory for haptically explored familiar objects was intact in the older group, the ERPs elicited by correctly recognized old items (hits) displayed a positive-going shift compared to those elicited by correctly recognized new items (correct-rejections). Furthermore, the ERPs of the elderly participants were similar to those displayed by the young adults. Both age groups showed a reliable old/new effect between 550 and 750 ms post-stimulus consisting of a voltage activity enhancement for old as compared to new stimuli with a widespread distribution over the scalp. This time window overlaps with the so called “parietal old/new effect” found in visual studies which has been associated with recollection-based processes in recognition memory paradigms. However, topographic scalp maps revealed age-related differences in surface potentials for the third object presentation in contrast to the first two object presentations. The young adults showed a clear activity enhancement which was widespread over the scalp, while the older adults did not.

Subsidiary analyses conducted at frontal sites showed that the two age groups exhibited a similar old/new effect starting at 500 ms sustained up to 900 ms.

Our results show that older adults, whose haptic memory performance was as good as that of young adults, displayed intact behavioral recognition and ERP old/new effects at frontal and posterior sites. Consistent with their similar response times, the haptic recognition ERPs were also temporally similar to that of the young adults. These results suggest that the old/new haptic memory effect was intact in the high functioning older group. Moreover, the haptic old/new effect appeared at a similar temporal interval to the visual old/new recognition effect for pictures (Duarte et al., 2006) and words (Osorio et al., 2009).

In contrast, older adults showed a significant posterior negativity not found in the younger group at a late time segment between 1200 and 1500 ms, whereas young adults displayed frontal positivity during the three object presentations. Furthermore, the surface potential scalp maps showed greater negative-going activity in older adults which was expressed by more negativity to hits than to correct-rejections. In our high-performing elders, this late effect reached significance at P3 and Cz electrodes (Figure 3.5), although visual inspection of the ERPs suggest a similar pattern of activity at frontal sites. Using unfamiliar symbols as stimuli, Friedman et al. (2010) reported a negative-going activity at fronto-central scalp sites between 500 and 700 ms. These researchers observed that the frontal negativity effect was confined to the subset of older adults with lower memory sensitivity scores. They proposed that the left frontal negativity may reflect the need to recruit additional processes in an attempt to “compensate” for their poor episodic memory.

In the present study, the negative activity observed in older adults occurred about 500 ms later than in the visual study by Friedman et al. (2010), possibly because

haptic perception is slower than visual perception (e.g., Klatzky et al., 1985; Klatzky & Lederman, 2002). Importantly, the recognition memory of our highly educated older adults, as assessed with familiar objects explored by touch, did not differ from that of young adults in terms of accuracy and response time. Despite of the similar level of performance, our older adults showed negative activation at central and left posterior sites which could signal a greater effort to detect the objects' features haptically in order to encode this information in memory. However, attentional mechanisms cannot be ruled out, and more research is needed to clarify this issue. If this is the case, the negativity may be considered as a form of brain adaptation. This interpretation is speculative at this point. More studies are required to determine the kind of cognitive activity signaled by this age-related negativity observed in the present haptic memory study.

As reviewed in the Introduction, several imaging studies have shown activation at the posterior lateral occipital area during haptic and visual object identification (e.g., Amedi, Jacobson, Hendler, Malach, & Zohary, 2002; Amedi et al., 2001; James et al., 2002). Moreover, other studies have confirmed the role of the occipital cortex in processing tactile stimuli in a grating orientation task (Sathian et al., 1997), suggesting that visual cortical activity might be similar when the task is performed by vision and by touch. The left parieto-occipital activation observed during the tactile discrimination of grating orientation was confirmed in a magnetic resonance imaging (fMRI) study (Zhang et al., 2005). Research conducted during the last ten years thus indicates that visual and tactile processing may share common neural areas in posterior extrastriate visual cortex. Hence, the age-related negativity found in left posterior sites might reflect the additional effort required by older adults to identify and create a mental image of the

object in order to encode this information in memory. This explanation fits well with the alpha brain oscillations findings discussed below.

3.5.3 Age-related modulations of theta, alpha and gamma oscillations

Previous visual and haptic studies exploring age-related changes on brain dynamics have reported several oscillatory brain patterns associated with different cognitive processes. In the present study, we found that theta power was sensitive to the number of repetitions in both young and older adults, whereas there were power differences between age groups in the alpha, beta, and gamma bands.

Enhancements in theta power have been widely found to be related to the encoding of information and its explicit recollection. In the present investigation, we found an enhancement in theta power during haptic object exploration compared to the pre-stimulus interval. Previous haptic studies carried out by Grunwald and collaborators reported significant increments during object recognition tasks using drawings of haptically explored raised-line shapes (Grunwald et al., 2001; Grunwald et al., 1999). Previous visual (e.g., Cummins & Finnigan, 2007) and haptic (Grunwald et al., 2002) studies observed reductions in theta power with age, and the lack of group differences was therefore unexpected. Interestingly, we found theta power enhancements that were sensitive to the number of object presentations for both young and older participants. In the 200–400 ms time window, there was a power increase from the second to the third presentation. Hence, this early theta power activity distinguished between correctly recognized old items (hits). Between 550–750 ms, the enhancement was significant from the first to the second presentation, suggesting that theta power discriminated between new (correct rejections) and old objects (hits) in this time segment. This pattern

of results might reflect the explicit recognition of the object, because theta power increments have been associated with successful encoding and memory retrieval (e.g., Klimesch, 1999). The power modulations between the first (correct rejections) and second presentations (hits) at the 550–750 ms time window temporarily overlapped the ERP old/new effect, suggesting that both the ERP and the theta power enhancements reflect similar neural mechanisms when processing repeated stimuli. Thus, the present results suggest a close relationship between ERP old/new effects and theta oscillations.

The present results show greater alpha power reductions in older than younger adults throughout the post-stimulus interval, suggesting that both age groups recruited more neural resources to perform the task, perhaps due to the use of different cognitive strategies. Greater alpha power reductions have been consistently found when increasing task difficulty involves more neurons in task-related processing (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). In addition, neuroimaging studies have shown that older adults might recruit additional brain areas and cognitive resources in an attempt to mirror the young adults' performance, at least under some circumstances (see Grady, 2008 for a review). These findings are consistent with the notion that reductions in alpha power reflect the amount of cortical resources involved in task performance. Our results in the haptic recognition task suggest that reductions in alpha power, widely distributed over the scalp, reflect the amount of cortical resources involved in task performance. We postulate that the greater alpha power decreases observed in the older adults reflects the higher cognitive effort needed by older than young adults. Thus, the greater power reduction exhibited by our older adults might be related to successful neural compensation (e.g., Cabeza et al., 2002; Grady, 2008; Park & Reuter-Lorenz, 2009), allowing them to perform similarly to young adults in the haptic memory task. Because the age-related differences in alpha power were only evident at the first

presentation (see Figure 3.7), the two age groups may only differ in object encoding. Alternatively, the power reduction might also reflect unspecific neural activity occurring after the stimulus onset but not related to the task (Logan et al., 2002).

Alpha power has been related to both inhibitory control and increasing attentional demands (e.g., Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). Consequently, the greater alpha power reductions observed in our older participants may reflect their need to put more effort into maintaining attention on the task. This explanation fits with the idea that the impairment of inhibitory mechanisms causes age-related cognitive decline (Hasher et al., 2007). According to this explanation, older adults might need additional resources the first time they are confronted with novel material. Another possible explanation for the greater alpha power reductions concerns multisensory integration. EEG coherence between visual and sensorimotor areas in the alpha band correlates with successful visuo-tactile integration (Hummel & Gerloff, 2005). Thus, alpha power differences between age groups might indicate that the older adults recruited additional neural resources to establish reliable functional connections between visual and sensorimotor areas. As discussed above, this type of integration might be crucial for creating mental images of the objects from the haptic input. According to this explanation, larger neural networks might be recruited in the aged brain to perform the memory task successfully. A further explanation might be that the reduction in alpha power with age reflects, at least in part, neural activity related to the hand and finger movements required to explore the object (Andres et al., 1999). However, the participants also performed hand movements before touching the objects, so this explanation is difficult to reconcile with the lack of age-related differences in alpha power before the stimulus onset (see Figure 3.7). This explanation could fit better with the results obtained in the beta band, which has been widely associated with voluntary

motor performance and movement imagery (Neuper, Wortz, & Pfurtscheller, 2006). In fact, our results in the beta band mirror those found in the alpha frequency, with older adults showing greater power reductions than young adults throughout the haptic object exploration period. The lack of power changes observed in the pre-stimulus interval suggests that the age-related differences found during the first presentation might be related to the formation of a mental image of the object during the encoding of the features of the object. In summary, findings in both the alpha and beta band suggest that older adults might recruit additional neural resources for processing different task-relevant aspects, although the nature of the over-recruitment is still not clear.

The gamma band results show age related differences at the 1500–1900 ms time window. Older adults displayed power changes as a function of object presentation, unlike the younger participants. Concretely, the elders displayed a power enhancement from the first to the third object presentation. In view of its late onset, this activity could be related to the successful binding of the object's features leading to the formation of a mental image. However, it is not a clear why the elders showed a different pattern of neural activity, and more research is needed in order to clarify this issue.

3.5.4 Conclusion

The current findings indicate that old-new recognition memory for familiar objects presented to touch is spared in older adults with a good education level. Older adults were not only as accurate as younger adults in classifying continuously presented objects as “old” or “new”, but they were also as fast in making the judgments. Importantly, despite preserved recognition memory in the older adults and the fact that ERP results showed old/new effects between 550 and 750 ms distributed widely over

the scalp in both age groups, the topographic scalp maps showed less positivity in the older group. It is noteworthy that age-related changes in brain activity were observed in the form of a late negative-going activity widely extended over the scalp and reaching significance over the left parietal and central electrodes. This age-related negativity found in left posterior sites might reflect the greater effort required by the elderly participants to process object information and perhaps create the mental image needed to encode object information in memory. The brain oscillatory responses of older adults showed greater alpha power reductions than those of younger participants when exploring new objects, suggesting that the elder may need to recruit additional neural resources when encoding novel items as a mean of adaptation. The ERP late negative-going activity results and the greater power reduction in alpha activity indicate age-related changes in brain dynamics associated with conscious and voluntary retrieval of object information. Despite the similar behavioral performance of young and older adults in the haptic old-new object-recognition task, older adults recruited more brain resources as a means of adaptation.

Acknowledgements

The present study was supported by European Commission grant FP6-2005-NEST-Path No. 043432 (SOMAPS) and the Madrid Community grant S2006/BIO-0170 (MULTIMAG) to Soledad Ballesteros. Manuel Sebastián was a pre-doctoral fellow in the SOMAPS project. The authors would like to thank Francisco Muñoz for his support throughout this project. They also wish to thank all the participants; particularly the older adults enrolled in Seniors Program at the Complutense University of Madrid, without whom this study could not have been conducted. We also are very grateful to Dr. Marcos Peña, Director of the *Senior Program*, and to the Coordinator, Michiyo Meguro for their help.

CAPÍTULO 4

ABSTRACTS AND CONCLUSIONS

The aim of the present investigation was to study the effects of aging on the neural correlates of implicit (Study 1) and explicit (Study 2) memory in touch. The idea was to examine possible age-related changes in brain activity under implicit and explicit conditions. In both studies, different groups of young and older healthy adults with similar level of education performed either a speeded symmetry-asymmetry detection task to assess their implicit memory or an old-new recognition task to assess their explicit memory. EEG data was recorded during task performance in order to analyze both phase-locked potentials and induced brain oscillations. As far as we know, this is the first investigation conducted to study age-related effects on brain activity under implicit and explicit conditions for object presented to touch using a continuous paradigm.

4.1 STUDY 1: AGING EFFECTS ON BEHAVIORAL AND BRAIN ACTIVITY MEASURES DURING HAPTIC REPETITION PRIMING

ABSTRACT

This study is the first to report neural repetition effects in young and older adults while performing a haptic repetition priming task consisting in the detection of the bilateral symmetry of familiar objects. To examine changes in the neurophysiological signals of implicit memory with age, we recorded EEGs from healthy groups of young ($n = 14$; mean age = 29.93 years) and older adults ($n = 15$; mean age = 66.4). Event-related potentials (ERPs) were complemented with oscillatory brain activity measures. The two age groups exhibited similar haptic priming across repetitions, despite the young adults responded faster than the older group. Young and older adults showed ERP repetition effects at the 500–900 ms time window, although the effect was larger

for the young than for the older participants. Furthermore, only the younger participants showed ERP repetition suppression at the 1200–1500 ms time segment. Results from the oscillatory brain activity analyses showed theta power enhancements in the younger group but decreases in the older group at both the 600–900 and 1000–1200 ms post-stimulus time window. In alpha frequency, spectral power decreased more in older than younger participants. At the gamma band, the power decreased at all time segments in the older group, while for the young adults there was an initial decrease in power followed by increases at a later time window (1000–1900 ms). These results suggest that despite behavioral priming is spared with age, normal aging affects ERPs and oscillatory theta, alpha and gamma responses when performing an implicit symmetry-asymmetry detection task with familiar objects explored haptically.

DISCUSSION

To examine age related changes in both behavioral performance and brain activity measures on implicit haptic memory (Study 1, Chapter 2), we recorded EEG data from healthy groups of young and aged adults while performing a haptic repetition priming task. We used a speeded symmetry-asymmetry detection task consisting in the detection of the bilateral symmetry of familiar three-dimensional (3-D) objects. On each trial, participants explored an object bimanually and decided as fast as possible whether its right and left halves were either identical or different. Event-related potentials (ERPs) and event-related spectral perturbation (ERSP) were calculated for measuring phase-locked activity and induced non phase-locked oscillations, respectively. The three main results of the study were the following:

First, both age groups exhibited similar amount of haptic repetition priming, although the young adults responded faster than the older group.

Secondly, young and older participants showed a reliable ERP repetition enhancement between 500 and 900 ms, but only the younger group showed ERP repetition reduction late at the 1200–1500 ms time window.

Thirdly, there were clear age-related differences in the oscillatory brain activity patterns: a) Between 600 and 1200 ms post-stimulus, young adults showed an enhancement in theta power, whereas older participants displayed a power reduction; b) the two age groups showed theta power increments as a function of repetition at the 600–800 ms time segment; c) the older participants displayed stronger alpha power reductions than younger participants during the haptic exploration; and d) older adults showed decreases in gamma power from 600 to 1900 ms, whereas the young participants exhibited an early power decrease followed by an enhancement at 1000 ms post-stimulus.

4.1.1 Behavioral age-related changes in haptic repetition priming

According to previous studies, we expected behavioral repetition priming in young and older adults as revealed by response time facilitation for repeated objects (Ballesteros et al., 1999; Ballesteros & Reales, 2004a; Ballesteros et al., 2008). In line with our prediction, we found robust behavioral priming for familiar objects explored haptically in both age groups using a continuous repetition paradigm, although the older adults were slower than young participants. Because older adults were as fast as young adults when responding to the asymmetric objects, it is difficult to explain the age-

related differences just in terms of cognitive slowing. We propose that older participants needed longer exploration times to get confidence in their symmetric responses, because an asymmetric judgment can be made just by detecting any difference between both sides of the object, whereas a reliable symmetric decision requires exploring the object entirely.

Although several previous studies have shown that the haptic system is very efficient in the detection of bilateral symmetry (Ballesteros et al., 1997; Ballesteros et al., 1999; Ballesteros & Reales, 2004b), none of these investigations evaluated ageing effects. In the present study, we found that older adults were as accurate as younger participants in symmetry detection. In sum, the present experiment provides further evidence of spared behavioral repetition priming with age in the haptic modality and extends previous findings in visual studies conducted with words and pictures to the haptic exploration of real three-dimensional objects. Moreover, our behavioral results extend previous findings obtained with study-test paradigm to continuous repetition procedures.

4.1.2 Age affects ERP repetition effects in haptic repetition priming

To our knowledge, the present study is the first to investigate neural repetition effects in young and older adults while performing a haptic repetition priming task. Based on previous visual ERP investigations with line drawings of objects (e.g., Friedman & Cycowicz, 2006; Groh-Bordin et al., 2005), we anticipated an ERP repetition enhancement in both age groups. Furthermore, because the familiar objects were presented using a continuous repetition procedure, we also expected a late ERP repetition reduction (Lawson et al., 2007; Penney et al., 2001). In line with our

predictions, we found the early positive-going activity as a function of repetition for the two age groups at the 500–900 ms time window. In addition, the young adults also showed the hypothesized late negative-going activity at the 1200–1500 ms time segment, whereas the older adults did not. Furthermore, surface potentials scalp topography displayed the early enhancement at frontal sites in young adults, in accordance with both the Penney et al. (2001) and Lawson et al. (2007) visual studies. The late voltage reduction for young adults was observed at posterior areas, in line with Penney's et al. results but in contrast to Lawson's and collaborators.

The frontal ERP repetition effect seems to reflect facilitation in the processing of object features due to either perceptual repetition priming or familiarity processes, although explicit contamination cannot be entirely ruled out. While Penney and colleagues (2001) associated the frontal ERP repetition effect with familiarity processes arising from the access to conceptual representations during object categorization, Lawson et al. (2007) attributed this early effect to explicit contamination because it was affected by prior explicit learning in young but not in older adults.

With regard to the late posterior repetition reduction, it is possible that this effect might reflect the influence of explicit recognition processes. The notion of young adults having access to explicit information is also congruent by the age related differences found regarding the early frontal effect. Hence, the early frontal ERP repetition enhancement might reflect the perceptual processes required for reaching explicit recognition, which might be reflected by the following posterior ERP repetition reduction. Penney et al. (2001) explained the late repetition negative-going activity as reflecting the availability of a newly formed object representation, whereas Lawson and collaborators (2007) suggested that it reflects an age-related mechanism of repetition because their late repetition reduction effect was significant for older adults.

Unfortunately, the current design does not allow drawing conclusions regarding the nature of these ERP repetition effects and further research is needed to shed light on this issue.

Summarizing, the implicit memory study showed reliable ERP repetition effects in haptics for young and older adults. These neural effects differed topographically between the two age groups, suggesting that it might reflect different cognitive functions. Importantly, the present findings extend previous results in visual studies to active touch, a perceptual modality much less studied.

4.1.3 Age-related modulations in theta, alpha and gamma power

Theta power modulations are largely involved in both information encoding and retrieval. According to previous literature on brain oscillations during haptic working memory tasks, we expected theta power enhancements for young participants (Grunwald et al., 1999; Grunwald et al., 2001) but power reductions for older adults (Grunwald et al., 2002). As expected, we obtained theta power increases in young participants and decreases in older adults within the 600–900 and 1000–1200 ms time windows. These power modulations probably reflect age related differences in memory encoding (e.g., Klimesch, 1999; Karrasch et al., 2004). In addition, a theta power enhancement within the 600–900 ms time window for both age groups was sensitive to the number of presentations. The power changes associated with repetition temporarily overlapped the early ERP repetition enhancement, suggesting the involvement of theta oscillations in perceptual encoding. Thus, both theta power and early ERP repetition enhancements might reflect the same neural mechanisms involved in processing repeated material perceived by touch.

To sum up, the present investigation shows aging effects in theta power while young adults and older participants perform a haptic repetition priming task. The current results extend previous findings reported by Grunwald and colleagues using raised line objects in the haptic domain to perceptual repetition priming of 3-D tangible objects. In addition, the present results suggest that ERP repetition effects and theta oscillations reflect a basic neural mechanism involved in processing of repeated material.

Based on the notion of neural compensation (Cabeza et al., 2002), we expected larger alpha power reductions in older adults as reflecting additional cognitive effort for performing the haptic task (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). In agreement with this prediction, alpha band power decreased more in the older than in the younger group through the whole post-stimulus interval, suggesting greater brain activation in aged participants during haptic object exploration. This power reduction in older adults might be reflecting either the additional recruitment of neural resources leading to successful compensation (e.g., Cabeza et al., 2002; Grady, 2008; Park & Reuter-Lorenz, 2009) or unspecific neural activity not related with the task (Logan et al., 2002). Alternatively, the stronger reductions in alpha power observed for older participants may indicate a greater effort for maintaining attention to relevant task aspects, because this frequency band has been associated with inhibitory control and increasing attentional demands (e.g., Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999).

Despite that we did not anticipate any result with regard to the gamma band, the ERSP analysis found age related differences in this fast frequency. The older adults group showed gamma power decreases at all time segments, whereas the younger participants showed a power reduction between 600 and 900 ms followed by a later power increment from 1000 to 1900 ms. Although speculative, we propose that gamma

power enhancement in young adults might reflect the successful binding of object features leading to the completion of a mental image.

4.1.4 Final Conclusions

As far as we know, this is the first electrophysiological study recording brain activity measures while participants perform a haptic repetition priming task. Further, we investigated age related effects on behavioral and electrophysiological measures of repetition priming with young and older participants exploring familiar 3-D objects haptically. In order to explain the electrophysiological patterns observed during the haptic repetition priming task, we speculate that both ERP repetition enhancement and theta power increases might reflect a perceptual process involving the evaluation of object features, although remains unclear whether the process is explicit or incidental. The subsequent gamma power enhancement might reveal the successful construction of a mental image, while the following late ERP repetition reduction might reflect the explicit object recognition. Regarding the oscillatory brain activity measures, power changes in alpha band strongly suggest the recruitment of additional neural resources in the aged brain, in line with previous results from visual literature. Hence, the present study extends prior findings on brain dynamics obtained in the visual modality to active touch.

4.2 AGING EFFECTS ON BEHAVIORAL AND BRAIN ACTIVITY MEASURES DURING HAPTIC RECOGNITION

ABSTRACT

In this electrophysiological study, we investigated aging effects on explicit recognition memory for three-dimensional (3D) familiar objects presented to touch in a continuous old-new paradigm. We recorded EEG data from healthy groups of young ($n = 14$; mean age = 32.39 years) and older adults ($n = 14$; mean age = 65.14 years) in order to analyze both event-related potentials (ERPs) and induced brain oscillations during object haptic recognition. The behavioral results showed that young and older adults exhibited similar accuracy and exploration time to make the old/new judgments. We observed a reliable ERP old/new effect widely distributed over the scalp between 550 and 750 ms post-stimulus for the two age groups. However, surface potential maps revealed age-related differences in scalp topography as a function of object presentation. At the 1200–1500 ms time window, the older adults showed lower mean amplitude than younger participants. Furthermore, scalp topography revealed a late negativity in older adults that was sensitive to the number of object presentations. In addition, we also found age-related differences in oscillatory brain activity as measured by event-related spectral perturbation (ERSP). The older adults showed greater alpha power reductions than younger participants when exploring new objects, suggesting the recruitment of additional neural resources at the encoding of novel items as a way of adaptation. In addition, we also found theta power enhancements when both age groups performed the haptic task relative to the baseline resting intervals. The present results suggest that young and older adults recruited different neural resources to perform the haptic recognition task despite their similar behavioral performance.

DISCUSSION

In order to investigate age related effects on both behavioral performance and brain activity measures during explicit haptic recognition (Study 2, Chapter 3), we recorded EEG activity from healthy groups of young and older adults while performing a continuous old-new explicit recognition task with familiar objects presented to touch. On each trial, participants explored an object bimanually and decided whether it was presented before (old item) or not (new item) in the current block. Accuracy and exploration time were registered to associate behavioral responses with possible modulations of event-related potentials (ERPs) and event-related spectral perturbation (ERSP). The current study produced three main results:

First, young and older adults displayed similar accuracy and exploration time to make the old-new judgments, exhibiting spared haptic recognition memory for objects with age. However, young participants were more accurate than older adults in a verbal free-recall task performed after the haptic task.

Secondly, the two age groups displayed a reliable ERP old/new effect between 550 and 750 ms post-stimulus. However, surface potential topography showed widespread positivity for the third presentation as compared to previous object presentations just in young participants, whereas older adults displayed negativity. Between the 1200–1500 ms post-stimulus time window, young participants exhibited greater amplitude than older adults, whose scalp topography showed a negative-going activity at left posterior sites not found in younger adults.

Thirdly, young adults and older participants differed in their oscillatory brain activity patterns: a) theta power was sensitive to repetition in the two age groups between 200 and 750 ms; b) older adults showed greater reductions in alpha power than

young participants just when exploring new objects; c) the older participants also showed greater power reductions than younger adults in beta band; finally, d) older participants showed a gamma power enhancement within 1500–1900 ms post-stimulus.

4.2.1 Ageing effects on haptic object recognition

Based on behavioral results from a previous investigation that used a study-test delay task to investigate aging effects on haptic explicit recognition (Ballesteros & Reales, 2004a), we hypothesized similar behavioral performance in the two age groups. As expected, young and older adults showed similar performance in the continuous recognition paradigm, since the older participants were as fast and accurate as young adults when making the old/new decisions in the haptic task. However, young adults were more accurate than older adults in the following verbal free-recall task, whereas both age groups exhibited similar performance in the verbal recognition task. This pattern of results clearly indicates that participants explicitly recognized the familiar objects during the haptic exploration. Hence, the present results suggest that recognition memory is spared with age across vision and touch. In contrast, explicit memory as measured by free recall task was impaired in the older adults, in agreement with previous literature on cognitive aging (Spencer & Raz, 1995).

4.2.2 Age-related changes in haptic ERP old/new effects

As far as we know, this is the first study investigating neural old/new effects while young participants and healthy older adults perform a haptic recognition task. According to the notion that the brain is “metamodal” (e.g., Pascual-Leone & Hamilton,

2001), we expected to find similar ERP old/new effects to those reported in visual studies. Thus, we hypothesized a frontal ERP old/new effect spared with age but an impaired parietal ERP old/new effect (e.g., Friedman et al., 2010). However, the opposite pattern of results showing impaired frontal and preserved parietal effects has been also reported (e.g., Duarte et al., 2006). In addition, we anticipated a late negative-going effect for older adults since it was observed in previous visual studies (e.g., Nessler et al., 2007; Swick et al., 2006).

We found a reliable positive deflection for old objects (hits) relative to new objects (correct rejections) between 550 and 750 ms post-stimulus in both age groups. At frontal sites, this ERP old/new effect was observed from 500 to 900 ms. However, surface potential topographies at the 550–750 ms time window showed widespread positivity at the third presentation as compared to previous object presentations in the young adults group, whereas the older participants displayed a widespread scalp negativity. Although this ERP old/new effect temporarily overlaps with the parietal old/new effect found in visual studies (e.g., Duarte et al., 2006; Osorio et al., 2009), it is unclear whether this effect reflects either explicit recollection or familiarity memory processes, so more research is needed in order to clarify this issue. Nevertheless, our findings suggest a preserved early ERP old/new effect for older participants.

The mean voltage was higher for young than for older participants between 1200–1500 ms. In addition, the elders showed a late mean amplitude reduction at posterior sites that was sensitive to the number of object presentations, as revealed by the scalp topography in this time window. The late negativity displayed by the older participants has been previously related to an attempt for neural compensation (e.g., Friedman et al., 2010), with the aged brain recruiting additional brain areas to perform the task (Cabeza et al., 2002).

In sum, the present results extend previous findings reported in vision to the much lesser studied haptic modality. The explicit memory study revealed reliable ERP old/new effects in touch for young and healthy older adults. Importantly, these ERP old/new modulations were similar to those usually reported in visual studies, in accordance with the notion of a “metamodal” brain functioning.

4.2.3 Age-related modulations of theta, alpha and gamma oscillations

Based on previous findings regarding brain oscillations, we expected age-related differences in theta and alpha frequencies. We predicted higher theta power for young than for older adults according to visual (e.g., Cummins & Finnigan, 2007; Karrasch et al., 2004) and haptic (e.g., Grunwald et al., 2001; Grunwald et al., 2002) investigations. We observed theta power enhancements during the haptic object exploration period relative to the pre-stimulus resting interval. However, we did not find age-related differences in this frequency band. However, we found repetition effects in theta power for young and older participants. Even more interestingly, the power enhancement temporarily overlapped the ERP old/new effect (550–750 ms). Hence, theta power and ERP old/new effect enhancements might be reflecting the same neural mechanisms involved in the processing of repeated stimuli, analogous with the study 1 (Chapter 2).

With regard to the alpha band, we expected lower alpha power for young than for older adults (e.g., Cummins & Finnigan, 2007; Karrasch et al., 2004), though alpha power reductions might reflect higher cognitive effort in elders (e.g., Cabeza et al., 2002). The two age groups displayed alpha power decreases with repetition, but the power reduction was greater in older adults, supporting the latter hypothesis. Furthermore, alpha power decreases were greater with stimulus repetition between the

400–600 ms time window. The present findings are consistent with the idea that alpha power reductions reflect the amount of neural activity involved in task performance. This power reduction has been previously interpreted in visual studies as a signal of greater cognitive effort. In the present study, the observed age-related differences in alpha power were found only when participants explored the objects for the first time (correct rejections). Hence, this power reduction in older adults suggests that they recruited a larger amount of neural resources when encoding new objects. Interestingly, the same pattern of results was found in the beta frequency band. Thus, the findings in both alpha and beta bands suggest that older adults might recruit additional neural resources for processing different task-relevant aspects, although the nature of the over-recruitment stills unclear.

Regarding to the gamma band, its power modulations also differed between age groups, with the older participants showing larger power enhancements with object repetitions relative to younger adults. However, because we did not predict power changes in this frequency, it is difficult to explain the results and more research is clearly needed in order to clarify its meaning.

4.2.4 Final Conclusions

To our knowledge, this is the first electrophysiological study that has recorded brain activity measures while young and older adults performed an old-new recognition task exploring familiar objects by touch. We observed a similar ERP old/new effect and theta power modulations in young and older adults. Furthermore, both ERP old/new effect and theta power changes might reflect perceptual encoding processes. Analogous to the results from the Study 1, power modulations in the alpha band strongly suggest

the recruitment of additional neural resources in the aged brain, in line with prior results reported in visual studies on cognitive ageing. The current study also extends previous findings on brain oscillations in the visual domain to the haptic modality. Overall, the present results suggest that in spite of similar behavioral performance, young and older adults recruited different neural resources to perform the haptic memory tasks.

CAPÍTULO 5

CONCLUSIONES

El objetivo de la presente investigación ha consistido en estudiar posibles efectos del envejecimiento sobre los correlatos neurales de la memoria háptica implícita (Estudio 1, Capítulo 2) y explícita (Estudio 2, Capítulo 3). Nuestra intención era comprobar la existencia de cambios asociados a la edad en distintas medidas de actividad eléctrica cerebral durante el procesamiento implícito y explícito de información presentada al sentido del tacto. En dos estudios, distintos grupos de adultos jóvenes y mayores sanos con similar nivel educativo realizaron una tarea implícita de detección de simetría o una tarea de reconocimiento “antiguo-nuevo” para objetos familiares mientras se registraba simultáneamente su actividad electroencefalográfica. La primera tarea permitía evaluar la memoria implícita de los participantes mediante la observación de *priming* de repetición conductual, mientras que con la segunda se evaluó su memoria explícita. En ambas tareas se presentaron al tacto diferentes objetos familiares mediante un paradigma de presentación continua. Hasta donde sabemos, la presente tesis doctoral supone la primera investigación diseñada con el objetivo de estudiar posibles cambios relacionados con el procesamiento implícito y explícito de información háptica en distintas medidas de actividad eléctrica cerebral. Además, se han evaluado los posibles efectos del envejecimiento en las mencionadas medidas conductuales y electroencefalográficas.

5.1 ESTUDIO 1: EFECTOS DEL ENVEJECIMIENTO EN LAS MEDIDAS CONDUCTUALES Y DE ACTIVIDAD CEREBRAL DURANTE UNA TAREA DE PRIMING DE REPETICIÓN HÁPTICO

RESUMEN

El presente estudio es el primero en informar de la existencia de efectos de repetición en la actividad eléctrica cerebral de adultos jóvenes y ancianos durante la realización de una tarea de *priming* de repetición háptico. Dicha tarea consistió en indicar si una serie de distintos objetos familiares presentados al tacto eran simétricos bilateralmente o no. Para examinar posibles cambios asociados a la edad en las medidas electrofisiológicas del *priming* de repetición, registramos la actividad electroencefalográfica en un grupo de adultos jóvenes ($n = 14$; edad media = 29.9 años) y otro de mayores sanos ($n = 15$; edad media = 66.4 años). El análisis de los potenciales evento-relacionados (*Event-related potentials* – ERPs) se complementó con medidas de actividad cerebral oscilatoria (*Event-related spectral perturbation* – ERSP). Ambos grupos de edad mostraron *priming* háptico conductual de similar magnitud, si bien los adultos jóvenes respondieron más rápidamente que el grupo de ancianos. Se observó un efecto de repetición ERP (*repetition enhancement*) entre 500 y 900 ms post-estímulo en los dos grupos de participantes, aunque el efecto fue de mayor magnitud en los adultos jóvenes que en los mayores. Además, los participantes jóvenes mostraron un efecto ERP de supresión por repetición (*repetition reduction*) en el intervalo temporal entre 1200 y 1500 ms post-estimulo que no se encontró en ancianos. El análisis de las respuestas de actividad cerebral oscilatoria mostró incrementos en la potencia de la banda theta en el grupo de jóvenes y descensos en el grupo de mayores en las ventanas temporales entre 600–800 y 1000–1200 ms. En la frecuencia alfa, se produjo un descenso de la potencia de esta banda para ambos grupos durante el periodo de

exploración del objeto, aunque la reducción fue mayor en el grupo de mayores que en el de jóvenes. En cuanto a la banda gamma, su potencia descendió en todos los segmentos temporales para el grupo de mayores, mientras que los jóvenes mostraron un descenso de potencia inicial seguido de incrementos tardíos (entre 1000 y 1900 ms). Los resultados sugieren que, a pesar de que el *priming* háptico conductual se mantiene preservado con la edad, el envejecimiento normal afecta tanto a la actividad evocada (ERPs) como a las respuestas de actividad oscilatoria en las bandas theta, alfa y gamma.

CONCLUSIONES

Para examinar posibles cambios asociados a la edad tanto en el rendimiento conductual como en las medidas de actividad cerebral en la memoria háptica implícita (Estudio 1, Capítulo 2), realizamos registros electroencefalográficos en dos grupos de participantes, uno compuesto por adultos jóvenes y otro por mayores sanos, mientras realizaban una tarea háptica de *priming* de repetición. Para ello, utilizamos una tarea de detección de simetría bilateral con objetos familiares tridimensionales (3-D). En cada uno de los ensayos, los participantes exploraron un objeto de forma bimanual y decidían tan rápido como les era posible si las mitades derecha e izquierda del objeto eran idénticas o diferentes. A partir de los registros electroencefalográficos se calcularon tanto los potenciales evento-relacionados (ERPs) como la perturbación espectral evento-relacionada (ERSP), con objeto de medir respectivamente tanto la actividad evocada asociada en fase, como la actividad oscilatoria inducida no asociada en fase. Los principales resultados del estudio fueron los siguientes:

Primero, tanto los adultos jóvenes como los ancianos mostraron un *priming* de repetición háptico de magnitud similar, si bien los adultos jóvenes respondieron más rápidamente que el grupo de mayores.

Segundo, ambos grupos de edad mostraron un efecto de repetición ERP entre 500 y 900 ms, en el que los objetos repetidos se asociaron a una mayor positividad que los objetos nuevos. Además, únicamente el grupo de adultos jóvenes mostró un efecto ERP tardío (entre 1200 y 1500 ms) en el que, por el contrario, los objetos repetidos se asociaron a una mayor negatividad que los objetos nuevos.

Tercero, se observaron claras diferencias asociadas a la edad en los patrones de actividad oscilatoria cerebral: a) los adultos jóvenes mostraron un aumento de la potencia en la banda theta entre 600 y 1200 ms post-estímulo, mientras que en el grupo de mayores se observó una reducción en dicha potencia en el mismo intervalo temporal; b) ambos grupos de edad mostraron un aumento en la potencia de la banda theta asociado al número de repeticiones entre 600 y 800 ms post-estímulo c) los dos grupos de participantes mostraron reducciones en la potencia de la banda alfa durante la exploración háptica del objeto, aunque la magnitud de dicha reducción fue mayor en el grupo de mayores; y d) se observaron descensos en la potencia de la frecuencia gamma entre 600 y 1900 ms en el grupo de mayores, mientras que los adultos jóvenes mostraron un descenso temprano de potencia seguido por un aumento de la misma aproximadamente a 1000 ms post-estimulo.

5.1.1 Cambios asociados a la edad en el *priming* de repetición háptico

Atendiendo a los resultados de estudios previos realizados en la modalidad háptica, esperábamos encontrar *priming* de repetición conductual en adultos jóvenes y en mayores. Dicho efecto vendría reflejado por la reducción de los tiempos de exploración ante los objetos repetidos (Ballesteros et al., 1999; Ballesteros & Reales, 2004a; Ballesteros et al., 2008). De acuerdo con nuestra predicción, encontramos un marcado *priming* de repetición conductual para los objetos familiares presentados al tacto utilizando un paradigma de repetición continua. Aunque el efecto se encontró en los dos grupos de edad, el grupo de mayores fue más lento que el de jóvenes. A este respecto, los mayores necesitaron utilizar tiempos de exploración más largos para juzgar los objetos simétricos, pero demostraron ser tan rápidos como los jóvenes en la exploración de objetos asimétricos. La ausencia de diferencias en este último caso hace que resulte muy difícil achacar las diferencias entre grupos a un enlentecimiento cognitivo generalizado. En cambio, proponemos que los ancianos necesitaron utilizar tiempos de exploración más largos en las respuestas simétricas debido a que, mientras que para juzgar un objeto asimétrico basta con detectar cualquier diferencia entre sus mitades, para emitir un juicio fiable respecto a los objetos simétricos es necesario explorarlos en su totalidad. Por tanto, los ancianos podrían haber prolongado la exploración de los objetos simétricos hasta estar absolutamente seguros de la ausencia de diferencias.

A pesar de que varios estudios han mostrado previamente que el sistema háptico es eficiente y preciso a la hora de detectar la simetría de los objetos (Ballesteros et al., 1997; Ballesteros et al., 1999; Ballesteros & Reales, 2004b), ninguna de las investigaciones anteriores había evaluado la posible existencia de efectos asociados a la

edad. En este estudio encontramos que los mayores, aunque más lentos, fueron tan precisos como los jóvenes a la hora de detectar la simetría de distintos objetos familiares presentados al tacto sin visión, lo que sugiere que esta capacidad permanece preservada con el paso de los años.

En resumen, la presente investigación presenta evidencia adicional respecto al mantenimiento con la edad del *priming* de repetición para objetos familiares presentados al tacto, ampliando a esta modalidad perceptiva hallazgos previos obtenidos en estudios visuales con palabras e imágenes de objetos. Además, estos resultados conductuales amplían a un paradigma de presentación continua otros obtenidos anteriormente mediante procedimientos que incluían fases de estudio y prueba.

5.1.2 Cambios asociados al envejecimiento en los efectos de repetición ERP

Hasta donde conocemos, este es el primer estudio en el que se han investigado los efectos de repetición en la actividad cerebral de adultos jóvenes y ancianos durante la realización de una tarea de *priming* de repetición en la modalidad háptica. Basándonos en resultados anteriores en la modalidad visual en los cuales se presentaban dibujos de objetos (e.g., Friedman & Cycowicz, 2006; Groh-Bordin et al., 2005), postulamos la hipótesis según la cual sería posible observar la aparición de efectos de repetición ERP, reflejados por una actividad más positiva para los objetos repetidos que para los objetos nuevos (*repetition enhancement*). Además, dado que la presentación de los objetos se realizó utilizando un procedimiento de presentación continua, también esperábamos encontrar un efecto ERP tardío en el cual los objetos repetidos se asociarían a una actividad más negativa que los objetos nuevos (*repetition reduction*), otra hipótesis basada en los resultados procedentes de estudios visuales (Lawson et al.,

2007; Penney et al., 2001). De acuerdo con nuestras predicciones, los resultados del presente estudio mostraron el efecto de positividad temprana asociado a la repetición (*repetition enhancement*) para ambos grupos de edad entre 500 y 900 ms post-estímulo. Además, el grupo de adultos jóvenes mostró una actividad negativa tardía (*repetition reduction*) entre 1200 y 1500 ms, efecto que no apareció en el grupo de mayores. En el grupo de adultos jóvenes, los mapas de cartografía cerebral mostraron el aumento de voltaje temprano en los electrodos frontales, un efecto que coincide con los resultados encontrados por Penney et al. (2001) y Lawson et al. (2007) en estudios visuales. Por otro lado, la reducción de voltaje tardía en este grupo de edad se observó en áreas posteriores, de acuerdo con el estudio de Penney y colaboradores (2001), pero al contrario que los resultados de Lawson (2007).

El efecto de repetición ERP frontal parece reflejar cierta facilitación en el procesamiento de las características del objeto, probablemente gracias a mecanismos de *priming* de repetición perceptual o a procesos de familiaridad, aunque la influencia de contaminación explícita no puede descartarse completamente. Mientras Penney y colaboradores (2001b) asociaron el efecto ERP frontal con procesos de familiaridad que podrían surgir a partir del acceso a representaciones conceptuales durante la categorización del objeto, Lawson et al (2007) atribuyeron este efecto temprano a los efectos de contaminación explícita, ya que era afectado por el aprendizaje explícito previo en adultos jóvenes pero no en mayores.

En cuanto al efecto de repetición posterior tardío, es muy posible que refleje la influencia de procesos de reconocimiento explícito. La idea de que los adultos jóvenes tuvieron acceso a la información explícita es congruente con las diferencias asociadas a la edad encontradas en el efecto frontal temprano. Así, el efecto de repetición frontal temprano podría reflejar los procesos perceptivos necesarios para alcanzar el

reconocimiento explícito, que se vería reflejado en el subsiguiente efecto de repetición ERP posterior. Penney et al. (2001) explicaron la reducción de voltaje asociada a la repetición como prueba de la disponibilidad de la representación mental del objeto recién creada, mientras que Lawson y colaboradores (2007) sugirieron que tal reducción reflejaba un mecanismo de repetición asociado a la edad, ya que en su estudio el efecto fue significativo únicamente en el grupo de participantes ancianos. Dado que el actual diseño no permite extraer conclusiones respecto a la naturaleza de estos efectos de repetición ERP, resulta necesario realizar nuevos estudios que puedan arrojar luz sobre este tema.

Resumiendo, el estudio de memoria implícita evaluada mediante *priming* de repetición mostró efectos de repetición ERP para adultos jóvenes y mayores sanos en la modalidad háptica. Dichos efectos difirieron topográficamente en ambos grupos de edad, lo que parece sugerir que reflejan funciones cognitivas diferentes. Además, los resultados aquí presentados amplían hallazgos obtenidos previamente en estudios visuales a una modalidad mucho menos investigada como es el tacto activo.

5.1.3 Cambios asociados a la edad en las bandas theta, alfa y gamma

Los cambios en la potencia de la banda theta están muy relacionados con la codificación y recuperación de información en la memoria. De acuerdo con la literatura previa respecto al comportamiento de la actividad oscilatoria cerebral durante la realización de tareas de memoria de trabajo en el tacto, anticipamos la existencia de incrementos en la potencia de la frecuencia theta para los adultos jóvenes (Grunwald et al., 1999; Grunwald et al., 2001), pero reducciones de potencia para el grupo de mayores (Grunwald et al., 2002). Tal y como esperábamos, los resultados en la banda

theta mostraron incrementos de potencia en el grupo de jóvenes y descensos en el de mayores en distintas ventanas temporales (600–900 y 1000–1200 ms post-estimulo). Es muy posible que estos cambios de potencia reflejen diferencias asociadas a la edad en procesos de codificación en memoria (e.g., Klimesch, 1999; Karrasch et al., 2004). Además, el aumento de potencia observado en ambos grupos entre 600–900 ms se mostró sensible al número de presentaciones del objeto. Estos cambios en la potencia asociados a la repetición se solaparon temporalmente con el efecto de repetición ERP temprano (*repetition enhancement*), lo que también parece sugerir que la actividad oscilatoria en la frecuencia theta está implicada en procesos de codificación perceptual. Así, tanto los cambios en la potencia de la banda theta como el incremento de la actividad positiva del efecto de repetición ERP podrían ser producidos por los mismos mecanismos neurales implicados en el procesamiento de material repetido en el sentido del tacto.

Resumiendo, la presente investigación muestra cambios asociados a la edad en la potencia de la frecuencia theta durante una tarea de *priming* de repetición háptica. Estos resultados amplían hallazgos anteriores en otras tareas de naturaleza háptica que encontraron cambios similares asociados a la edad en la potencia de la frecuencia theta presentando dibujos de patrón realzado. Además, parecen sugerir que tanto los efectos de repetición ERP como la actividad oscilatoria de la banda theta podrían reflejar un mismo mecanismo neural implicado en el procesamiento de material repetido.

Basándonos en la noción de “compensación neural”, postulada como explicación a la activación de áreas cerebrales diferentes durante la realización de tareas cognitivas en el envejecimiento (Cabeza et al., 2002), esperábamos encontrar mayores reducciones en la potencia de la banda alfa para el grupo de mayores, puesto que dicho efecto reflejaría el esfuerzo cognitivo adicional que éstos necesitarían realizar para ejecutar la

tarea con un rendimiento similar al mostrado por los jóvenes (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). De acuerdo con nuestra predicción, la potencia de la banda alfa se redujo más en el grupo de mayores que en el de jóvenes a lo largo de todo el periodo de exploración del objeto. Este hecho parece indicar la presencia de mayor actividad cerebral en el grupo de mayores durante la exploración háptica. La reducción de potencia más pronunciada encontrada en los mayores podría reflejar tanto la utilización de recursos neurales adicionales que permitan alcanzar una compensación neural exitosa (e.g., Cabeza et al., 2002; Grady, 2008; Park & Reuter-Lorenz, 2009) como actividad neural inespecífica que no relacionada directamente con la ejecución de la tarea (Logan et al., 2002). Alternativamente, las mayores reducciones de la potencia en la banda alfa observadas en el grupo de mayores podrían indicar un mayor esfuerzo para mantener la atención sobre aspectos relevantes de la tarea, dado que los cambios en la potencia de esta frecuencia también se han asociado a procesos de control inhibitorio y con el aumento de la demanda atencional (e.g., Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999).

Respecto a la banda gamma, el análisis de esta frecuencia rápida permitió encontrar diferencias asociadas a la edad en su potencia. Se observaron descensos de la potencia en todos los intervalos temporales analizados en el grupo de mayores, mientras que los jóvenes mostraron una reducción temprana de la potencia (entre 600 y 900 ms) seguida por un incremento entre 1000 y 1900 ms post-estímulo. El aumento en la potencia de la banda gamma observado en los jóvenes podría reflejar que las características perceptivas del objeto que conducen a la compleción de la imagen mental del mismo se han integrado de manera exitosa.

5.1.4 Consideraciones finales

Este es el primer estudio electrofisiológico diseñado para registrar medidas de actividad cerebral durante la realización de tareas de *priming* de repetición háptico. Se han investigado los efectos asociados al envejecimiento en las medidas electrofisiológicas y conductuales del *priming* de repetición mientras adultos jóvenes y mayores exploraban con ambas manos un conjunto de objetos familiares. Para explicar los patrones electrofisiológicos observados durante la tarea de *priming* háptico, proponemos que tanto el aumento de voltaje manifestado por el efecto de repetición ERP (*repetition enhancement*) como el aumento en la potencia de la frecuencia theta podrían reflejar un proceso perceptivo implicado en la evaluación de las características del objeto, si bien es cierto que aún no está claro de dicho proceso es de naturaleza explícita o incidental. Los cambios en la potencia de la banda gamma que se producen con posterioridad podrían estar reflejando la construcción exitosa de una imagen mental del objeto, mientras que el efecto de repetición ERP tardío que muestra mayor negatividad para los estímulos repetidos (*repetition reduction*) reflejaría finalmente el reconocimiento explícito del objeto. De acuerdo con estudios previos en la modalidad visual, los cambios en la potencia de la banda alfa sugieren que el grupo de mayores mostraba mayor actividad cerebral durante el transcurso de la exploración, lo que implicaría la utilización de recursos neurales adicionales. Por tanto, la presente investigación extiende la modalidad háptica hallazgos previos en el área de las oscilaciones cerebrales encontrados en la modalidad visual.

5.2 EFECTOS DE LA EDAD SOBRE LAS MEDIDAS CONDUCTUALES Y DE ACTIVIDAD CEREBRAL EN LA MEMORIA HÁPTICA DE RECONOCIMIENTO

RESUMEN

En el presente estudio electrofisiológico, investigamos los efectos del envejecimiento en la memoria háptica de reconocimiento para objetos familiares presentados al tacto mediante un paradigma “antiguo-nuevo” de presentación continua. Se registró la actividad electroencefalográfica de un grupo de adultos jóvenes ($n = 14$; edad media = 32.4 años) y otro de mayores sanos ($n = 14$; edad media = 65.1 años) con objeto de obtener potenciales evento-relacionados (ERPs) y medidas de actividad cerebral inducida (ERSP). A la hora de realizar los juicios “antiguo-nuevo”, los resultados conductuales mostraron una precisión y tiempos de exploración semejantes en jóvenes y mayores. En cuanto a las medidas de actividad cerebral, el análisis de los ERP reveló un efecto antiguo/nuevo entre 550–750 ms post-estímulo ampliamente distribuido en la superficie del cuero cabelludo. Dicho efecto, que se encontró en ambos grupos de edad, consistía en el aumento del voltaje para los objetos repetidos (aciertos) en comparación con los nuevos (rechazos correctos). Sin embargo, los mapas de cartografía cerebral mostraron diferencias asociadas a la edad en función del número de presentaciones del objeto. Entre 1200 y 1500 ms, los adultos mayores mostraron una amplitud media menor que la obtenida por los participantes jóvenes. Además, los mapas de topografía cerebral sugieren que la negatividad tardía encontrada en los mayores fue sensible al número de presentaciones del objeto. También se encontraron efectos relacionados con la edad en la actividad oscilatoria cerebral, estimada ésta mediante perturbación espectral asociada a eventos (ERSP). Los mayores mostraron mayor reducción de la potencia en la banda alfa que los jóvenes durante la primera exploración

del objeto, sugiriendo que los mayores utilizaron recursos neurales adicionales en la codificación de estímulos nuevos como forma de adaptación. Estos resultados indican que, a pesar de mostrar una actuación conductual similar, ambos grupos utilizaron recursos neurales diferentes para realizar la tarea de reconocimiento háptico.

CONCLUSIONES

Para investigar los efectos de la edad en el rendimiento conductual y las medidas de actividad cerebral durante la realización de la tarea de reconocimiento háptico de objetos (Estudio 2, Capítulo 3), registramos la actividad electroencefalográfica de dos grupos de adultos, uno de jóvenes y otro de mayores, mientras realizaban una tarea de reconocimiento “antiguo-nuevo” con objetos familiares presentados al tacto de forma continua. En cada ensayo, los participantes exploraron un objeto con ambas manos y decidieron si dicho objeto se había presentado antes (ítem antiguo) o no (ítem nuevo) en el mismo bloque de ensayos. Se registró la precisión y el tiempo de exploración para asociar las respuestas conductuales con las posibles modulaciones de los potenciales evento-relacionados (ERP) y la potencia espectral asociada a eventos (ERSP). Tres fueron los resultados principales encontrados en este estudio:

Primero, ambos grupos mostraron precisión y tiempos de exploración semejantes para realizar los juicios “antiguo-nuevo”. Esto sugiere que la memoria de reconocimiento de objetos se encuentra preservada con la edad en la modalidad háptica. Sin embargo, los jóvenes fueron más precisos que los mayores en una tarea de recuerdo libre realizada después de la tarea de reconocimiento háptico.

Segundo, ambos grupos mostraron un efecto ERP antiguo-nuevo entre 550 y 750 ms post-estimulo. Sin embargo, los mapas de cartografía cerebral mostraron una

positividad ampliamente distribuida en la tercera presentación del objeto comparada con presentaciones previas únicamente en el grupo de participantes jóvenes. Entre 1200 y 1500 ms, los participantes jóvenes mostraron mayor amplitud que los mayores, cuya topografía cerebral mostró una actividad negativa en áreas posteriores que no se encontró en el grupo de jóvenes.

Tercero, algunos patrones de actividad cerebral oscilatoria fueron diferentes para cada uno de los grupos de edad: a) la potencia de la frecuencia theta fue sensible a la repetición entre 200 y 750 ms en jóvenes y mayores; b) los adultos mayores mostraron reducciones más grandes en la potencia de la banda alfa que los participantes jóvenes, aunque únicamente durante la exploración de objetos nuevos.; c) los mayores también mostraron mayores reducciones que los jóvenes en la potencia de la banda beta en la primera presentación del objeto; Finalmente, d) los participantes mayores mostraron un aumento en la potencia de la banda gamma entre 1500–1900 ms post-estímulo que no se observó en jóvenes.

5.2.1 Efectos del envejecimiento en el reconocimiento háptico de objetos

Basándonos en resultados conductuales previos, esperábamos que jóvenes y mayores mostrasen un rendimiento conductual semejante (Ballesteros & Reales, 2004a). Confirmando nuestra hipótesis, ambos grupos de edad mostraron una actuación similar en el paradigma de reconocimiento continuo. Los adultos mayores fueron igual de rápidos y precisos que los jóvenes al realizar la tarea de reconocimiento háptico. Además, fueron capaces de reconocer un número similar de objetos en la tarea de reconocimiento verbal posterior, lo que sugiere que la memoria de reconocimiento está preservada con la edad en ambas modalidades sensoriales, visión y tacto. Este patrón de

resultados también indica que los dos grupos de participantes reconocieron de forma explícita los objetos familiares durante la exploración háptica. Por el contrario, la memoria explícita, evaluada mediante una tarea de recuerdo libre realizada al finalizar la tarea háptica, fue peor en los mayores, un resultado que concuerda con la literatura previa en envejecimiento cognitivo (Spencer & Raz, 1995). Los resultados conductuales obtenidos en el presente estudio utilizando un paradigma de presentación continua complementan otros obtenidos mediante procedimientos que incluyen fases independientes de estudio y de prueba (Ballesteros & Reales, 2004a). En ese sentido, pueden considerarse evidencia adicional respecto al mantenimiento del reconocimiento háptico de objetos con la edad.

5.2.2 Cambios asociados a la edad en el efecto ERP antiguo/nuevo

No tenemos constancia de la existencia de estudios anteriores que se hayan encargado de investigar los efectos de repetición neural mientras adultos jóvenes y mayores realizan una tarea de reconocimiento explícito en la modalidad háptica. En la presente investigación, esperábamos encontrar efectos ERP antiguo/nuevo similares a los encontrados en estudios visuales previos de acuerdo con la noción de un cerebro “metamodal” (e.g., Pascual-Leone & Hamilton, 2001). Basándonos en dicha noción, pudimos predecir tanto la existencia de un efecto antiguo/nuevo frontal preservado con la edad, como la de un efecto antiguo/nuevo posterior deteriorado en el envejecimiento (e.g., Friedman et al., 2010). Sin embargo, también era posible obtener el patrón de resultados opuesto (e.g., Duarte et al., 2006). Además, también esperábamos obtener un efecto antiguo/nuevo negativo tardío en el grupo de mayores, dado que dicho efecto

había sido observado en estudios visuales previos (e.g., Nessler et al., 2007; Swick et al., 2006).

Encontramos que los objetos antiguos (aciertos) se asociaban a un mayor voltaje que los nuevos (rechazos correctos) para ambos grupos de edad entre 550 y 750 ms post-estimulo. En áreas frontales, este efecto ERP antiguo/nuevo se produjo entre 500 y 900 ms. Sin embargo, los mapas de cartografía cerebral de los jóvenes mostraron una positividad entre 550 y 750 ms durante la tercera presentación del objeto que no se obtuvo en presentaciones previas. Esta positividad tampoco se observó en el grupo de mayores, los cuales mostraban una negatividad ampliamente distribuida en el cuero cabelludo. Aunque este efecto ERP antiguo/nuevo se solapa temporalmente con el efecto antiguo/nuevo parietal encontrado en estudios visuales (e.g., Duarte et al., 2006; Osorio et al., 2009), no está claro si refleja la recuperación explícita de información o procesos de familiaridad. Por tanto, es necesario realizar nuevos estudios para responder a esta cuestión. A pesar de ello, los resultados de la presente investigación sugieren que el efecto ERP antiguo/nuevo temprano (550–700 ms) permanece preservado con la edad, al margen de posibles controversias respecto a la naturaleza explícita o incidental del fenómeno.

Posteriormente, entre 1200 y 1500 ms, los participantes jóvenes mostraron un voltaje significativamente mayor que el de los mayores. Además, los mapas de cartografía cerebral en esta ventana temporal mostraron que la reducción de amplitud encontrada en el grupo de mayores resultó ser sensible al número de presentaciones en áreas posteriores del cuero cabelludo, efecto que no se observó en el grupo de jóvenes. La negatividad tardía hallada en el grupo de mayores se ha asociado recientemente a un intento de compensación neural (e.g., Friedman et al., 2010), merced al cual reclutarían áreas cerebrales adicionales para realizar la tarea correctamente (Cabeza et al., 2002).

En síntesis, la presente investigación es la primera en mostrar efectos ERP antiguo/nuevo en la memoria háptica de reconocimiento, revelando además diferencias asociadas a la edad en la distribución espacial de los potenciales eléctricos producidos por jóvenes y mayores durante el reconocimiento de objetos presentados al tacto. Dado que los efectos ERP antiguo/nuevo fueron semejantes a los encontrados en estudios visuales, estos resultados extienden a la modalidad háptica hallazgos previos obtenidos en visión, lo que concuerda con la idea de un funcionamiento cerebral “multimodal”.

5.2.3 Cambios asociados a la edad en la actividad oscilatoria de las frecuencias theta, alfa y gamma

Apoyándonos en anteriores resultados obtenidos en tacto y visión, esperábamos encontrar diferencias asociadas a la edad en la potencia de las frecuencias theta y alfa. De acuerdo a investigaciones visuales (e.g., Cummins & Finnigan, 2007; Karrasch et al., 2004) y hápticas (e.g., Grunwald et al., 2001; Grunwald et al., 2002), esperábamos encontrar mayor potencia en la banda theta para los jóvenes que para los mayores. Aunque obtuvimos incrementos de la potencia en la frecuencia theta durante el periodo de exploración háptica del objeto en comparación con el intervalo pre-estimulo, no se observaron diferencias asociadas a la edad, en contra de nuestra predicción. En cambio, encontraron efectos de repetición en la potencia de la banda theta para ambos grupos de edad que se solaparon temporalmente con el efecto ERP antiguo/nuevo (550–750 ms). Del mismo modo que en el Estudio 1 (Capítulo 2), tanto el aumento de la potencia en la frecuencia theta como el efecto ERP antiguo/nuevo parecen reflejar los mismos mecanismos neuronales implicados en el procesamiento de estímulos repetidos.

Respecto a la banda alfa, esperábamos hallar menor potencia en el grupo de jóvenes que en el de mayores (e.g., Cummins & Finnigan, 2007; Karrasch et al., 2004), aunque el patrón contrario de resultados también podría predecirse de considerar las reducciones en la potencia alfa como reflejo de un mayor esfuerzo cognitivo en los mayores (e.g., Cabeza et al., 2002). Confirmando la segunda de estas hipótesis, los resultados mostraron un descenso en la potencia de la banda alfa para ambos grupos de edad, si bien la reducción fue mayor en los ancianos que en los adultos jóvenes. Entre 400–600 ms post-estímulo, los descensos en la potencia de alfa fueron incluso mayores con cada repetición del objeto. Estos resultados concuerdan con la noción que considera los cambios de la potencia en la banda alfa como un reflejo de la cantidad de actividad neural implicada en la realización de la tarea. De hecho, dicha reducción de potencia se ha interpretado en estudios visuales como una señal de mayor esfuerzo cognitivo. En el presente estudio, las diferencias asociadas a la edad en la banda alfa se observaron únicamente cuando los participantes exploraron los objetos por primera vez (objetos nuevos). Este descenso en la potencia sugiere que los mayores reclutan mayor cantidad de recursos neurales durante la codificación de material nuevo. Dado que se encontró un patrón similar de resultados en la banda beta, los cambios observados en ambas frecuencias parecen apuntar que los mayores reclutan recursos neurales adicionales a la hora de procesar diferentes aspectos relevantes para completar la tarea. Sin embargo, la naturaleza de este reclutamiento adicional todavía no está clara, por lo que es necesario diseñar nuevos estudios que aborden esta cuestión en la modalidad háptica.

Finalmente, el análisis de perturbación espectral asociada a eventos reveló un incremento de potencia en la banda gamma asociado al número de presentaciones del objeto, aunque únicamente en el grupo de mayores. Dado que no se postuló ninguna hipótesis respecto al comportamiento de esta frecuencia, no es posible ofrecer una

explicación del fenómeno que no resulte especulativa. A pesar de ello, cabe resaltar que el grupo de mayores que participó en el Estudio 1 también mostró cambios asociados al número de presentaciones en la potencia de esta banda, aunque en ese caso se obtuvieron descensos de la potencia en lugar de incrementos de la misma.

5.2.4 Consideraciones finales

Hasta donde sabemos, este es el primer estudio electrofisiológico que ha registrado medidas de actividad cerebral mientras los participantes realizaban una tarea de reconocimiento antiguo-nuevo con objetos familiares a través del tacto. Observamos un efecto ERP antiguo/nuevo en adultos jóvenes y mayores. Además, los resultados apuntan a que tanto el efecto ERP antiguo/nuevo como las modulaciones en theta podrían reflejar la codificación perceptiva del objeto. Igual que en el Estudio 1, las modulaciones en la potencia de la banda alfa apuntan a la posible utilización de recursos neurales adicionales en el cerebro de los mayores, una idea que concuerda con los resultados obtenidos previamente en la modalidad visual. Así, la presente investigación amplía este tipo de resultados a la modalidad háptica. En su conjunto, los resultados de este estudio sugieren que, a pesar de mostrar una actuación conductual semejante, jóvenes y mayores utilizan diferentes recursos neurales durante la realización de tareas de memoria háptica de reconocimiento.

5.3 CONCLUSIONES GENERALES

5.3.1 Principales aportaciones de esta tesis doctoral

En primer lugar, cabe destacar que la presente investigación ha sido la primera en obtener potenciales evento-relacionados durante tareas de memoria en la modalidad háptica. Si bien es cierto que existe un amplio cuerpo de literatura respecto a la existencia de potenciales somatosensoriales, este tipo de ERPs se obtienen en situaciones de estimulación o tacto pasivo. Por el contrario, no tenemos constancia de que estudios anteriores hayan informado de efectos ERP en tareas de memoria implícita o explícita realizadas mediante tacto activo. La exploración de tipo secuencial que caracteriza a la percepción háptica parecía hasta ahora demasiado lenta y variable entre sujetos como para permitir la obtención de actividad asociada en fase. Frente a esta idea, el primero de los dos estudios que componen esta tesis doctoral ha servido para comprobar la existencia de efectos ERP de repetición, mientras que en el segundo se obtuvo un efecto ERP “antiguo/nuevo”. En ambos casos, sus respectivas topografías se mostraron similares a las encontradas habitualmente en estudios visuales, lo que apoya la idea de un funcionamiento cerebral de carácter “metamodal”.

Gracias a la obtención de estas medidas directas de actividad cerebral, este trabajo de investigación puede ofrecer información valiosa respecto a los procesos neurales que se producen durante la percepción y memoria háptica. Así, los cambios en la actividad cerebral evocada se mostraron sensibles al número de repeticiones del objeto en ambos estudios, confirmando la rapidez del sistema háptico en la percepción e identificación de objetos familiares. Aunque estudios conductuales previos han demostrado que bastan un par de segundos para identificar este tipo de objetos a través del tacto, nuestros resultados han mostrado que el cerebro humano es capaz de

distinguir entre objetos familiares nuevos y antiguos tan sólo 500 ms después del comienzo de la exploración háptica, independientemente de si éstos son presentados de forma implícita o reconocidos explícitamente. Además, hemos podido describir diferencias asociadas a la edad tanto en la actividad ERP como en los distintos mapas de cartografía cerebral obtenidos para los participantes jóvenes y mayores. En este caso, las similitudes entre nuestros resultados y los obtenidos en la modalidad visual son también considerables.

El resto de aportaciones de la presente investigación se enmarcan en el ámbito de las medidas de actividad oscilatoria cerebral. Deben mencionarse aquí las importantes diferencias asociadas a la edad encontradas en la banda alfa. Como se ha discutido anteriormente, dichas diferencias muestran una mayor actividad cerebral en el grupo de mayores, probablemente como reflejo de la utilización de recursos neuronales adicionales necesarios para completar con éxito la tarea y alcanzar así un rendimiento conductual similar al obtenido por los jóvenes. A este respecto, los resultados obtenidos en la tarea de reconocimiento (Estudio 2) parecen especialmente interesantes, al mostrar diferencias asociadas a la edad en la potencia de la frecuencia alfa únicamente durante el procesamiento de objetos nuevos, lo que sugiere que jóvenes y mayores utilizaron diferentes recursos neuronales a la hora de codificar material novedoso. Una última aportación en el ámbito de las oscilaciones cerebrales es la referida a los cambios de potencia en la banda theta. Tales cambios no sólo se asociaron al número de presentaciones del objeto, sino que esta actividad se solapó temporalmente con los efectos ERP discutidos anteriormente. Este hecho apunta a que ambos tipos de actividad podrían estar reflejando los mismos mecanismos neuronales implicados en el procesamiento de estímulos repetidos. Hasta ahora, ninguna investigación había informado respecto a este tipo de actividad en tareas de memoria háptica para objetos.

En general, los resultados aquí presentados indican que mecanismos neurales similares podrían subyacer al procesamiento de objetos a través de la visión y del tacto, y que, a pesar de mostrar un rendimiento conductual similar, jóvenes y mayores difieren en cuanto a la utilización de recursos neurales para realizar las tareas de memoria háptica.

5.3.2 Futuras líneas de investigación

A partir de los resultados obtenidos en esta tesis pueden plantearse serie de preguntas que podrían ser aclaradas en futuras investigaciones. La primera de estas cuestiones implicaría la replicación estos estudios utilizando un paradigma de presentación con fase de estudio y fase de prueba. En segundo lugar, también resultaría interesante la utilización de material no familiar, con objeto de comparar los resultados de esta investigación con otros obtenidos utilizando objetos que carecen de representaciones mentales previas y que, por tanto, no están asociados a información de carácter semántico. Por último, también resultaría de gran interés investigar la naturaleza de los componentes frontal y parietal encontrados en tareas de reconocimiento visual para estudiar los procesos de familiaridad y recuperación explícita (*familiarity* y *recollection*) en la modalidad háptica.

BIBLIOGRAFÍA

- Altenmüller, E., Münte, T., & Gerloff, C. (2005). Neurocognitive functions and the EEG. In E. Niedermeyer & F. Lopes da Silva (Eds.), *Electroencephalography: basic principles, clinical applications, and related fields* (5 ed., pp. 661-682). Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.
- Amedi, A., Jacobson, G., Hendler, T., Malach, R., & Zohary, E. (2002). Convergence of visual and tactile shape processing in the human lateral occipital complex. *Cerebral Cortex*, *12*, 1202-1212.
- Amedi, A., Malach, R., Hendler, T., Peled, S., & Zohary, E. (2001). Visuo-haptic object-related activation in the ventral visual pathway. *Nature Neuroscience*, *4*, 324-330.
- Amedi, A., Raz, N., Azulay, H., Malach, R., & Zohary, E. (2010). Cortical activity during tactile exploration of objects in blind and sighted humans. *Restorative Neurology and Neuroscience*, *28*, 143-156.
- Amedi, A., von Kriegstein, K., van Atteveldt, N. M., Beauchamp, M. S., & Naumer, M. J. (2005). Functional imaging of human crossmodal identification and object recognition. *Experimental Brain Research*, *166*, 559-571.
- American EEG Society (1991). Guidelines for standard electrode position nomenclature. *Journal of Clinical Neurophysiology*, *8*, 200-201.
- Andres, F. G., Mima, T., Schulman, A. E., Dichgans, J., Hallett, M., & Gerloff, C. (1999). Functional coupling of human cortical sensorimotor areas during bimanual skill acquisition. *Brain*, *122* (Pt 5), 855-870.
- Atkinson, R. C. & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: a proposed system and its control processes. In K. Spence (Ed.), *The Psychology of Learning and Motivation* (pp. 89-195). New York: Academic Press.
- Axmacher, N., Mormann, F., Fernandez, G., Elger, C. E., & Fell, J. (2006). Memory formation by neuronal synchronization. *Brain Research Reviews*, *52*, 170-182.
- Babiloni, C., Babiloni, F., Carducci, F., Cappa, A., Cincotti, F., Del Percio, C. et al. (2004a). Human cortical responses during one-bit short-term memory. A high-resolution EEG study on delayed choice reaction time tasks. *Clinical Neurophysiology*, *115*, 161-170.

- Babiloni, C., Babiloni, F., Carducci, F., Cappa, S. F., Cincotti, F., Del Percio, C. et al. (2004b). Human cortical rhythms during visual delayed choice reaction time tasks. A high-resolution EEG study on normal aging. *Behavioural Brain Research*, *153*, 261-271.
- Backman, L., Ginovart, N., Dixon, R. A., Wahlin, T. B., Wahlin, A., Halldin, C. et al. (2000). Age-related cognitive deficits mediated by changes in the striatal dopamine system. *The American Journal of Psychiatry*, *157*, 635-637.
- Baddeley, A. (2003). Working memory: looking back and looking forward. *Nature Reviews.Neuroscience*, *4*, 829-839.
- Baddeley, A. D. & Hitch, G. J. (1974). Working Memory. In Bower G (Ed.), *The Psychology of Learning and Motivation* (pp. 47-89). New York: Academic Press.
- Ballesteros, S. (1999). Memoria humana: investigación y teoría. *Psicothema*, *11*, 705-723.
- Ballesteros, S., Manga, D., & Reales, J. M. (1997). Haptic discrimination of bilateral symmetry in 2-dimensional and 3-dimensional unfamiliar displays. *Perception & Psychophysics*, *59*, 37-50.
- Ballesteros, S., Millar, S., & Reales, J. M. (1998). Symmetry in haptic and in visual shape perception. *Perception & Psychophysics*, *60*, 389-404.
- Ballesteros, S. & Reales, J. M. (2004a). Intact haptic priming in normal aging and Alzheimer's disease: evidence for dissociable memory systems. *Neuropsychologia*, *42*, 1063-1070.
- Ballesteros, S. & Reales, J. M. (2004b). Visual and haptic discrimination of symmetry in unfamiliar displays extended in the z-axis. *Perception*, *33*, 315-327.
- Ballesteros, S., Reales, J. M., & Manga, D. (1999). Implicit and explicit memory for familiar and novel objects presented to touch. *Psicothema*, *11*, 785-800.
- Ballesteros, S., Reales, J. M., & Mayas, J. (2007). Picture priming in normal aging and Alzheimer's disease. *Psicothema*, *19*, 239-244.
- Ballesteros, S., Reales, J. M., Mayas, J., & Heller, M. A. (2008). Selective attention modulates visual and haptic repetition priming: effects in aging and Alzheimer's disease. *Experimental Brain Research*, *189*, 473-483.
- Baltes, P. B., Freund, A., & Li, S. (2005). The psychological science of human ageing. In L.Johnson (Ed.), *The Cambridge Handbook of Age and Ageing* (pp. 47-71). Cambridge, UK.

- Basar, E., Basar-Eroglu, C., Karakas, S., & Schurmann, M. (2001). Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes. *International Journal of Psychophysiology*, *39*, 241-248.
- Beauchamp, M. S., Lee, K. E., Argall, B. D., & Martin, A. (2004). Integration of auditory and visual information about objects in superior temporal sulcus. *Neuron*, *41*, 809-823.
- Bell, C. (1833). *The Hand; Its mechanisms and vital endowments as evincing design*. London: William Pickering.
- Berger, H. (1929). Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheit*, *87*, 555-574.
- Bertrand, O. & Tallon-Baudry, C. (2000). Oscillatory gamma activity in humans: a possible role for object representation. *International Journal of Psychophysiology*, *38*, 211-223.
- Biederman, I. (1987). Recognition-by-components: a theory of human image understanding. *Psychological Review*, *94*, 115-147.
- Blackwood, D. H. R., Muir, W. J., & Förstl, H. (2002). Neurophysiology of ageing as reflected by electroencephalogram (EEG) and event-related potentials (ERPs). In J.R.M. Copeland, M. T. Abou-Saleh, & D. G. Blazer (Eds.), *Principles and Practice of Geriatric Psychiatry* (pp. 57-60). London: John Wiley & Sons.
- Bliss, I. & Hämäläinen, H. (2005). Different working memory capacity in normal young adults for visual and tactile letter recognition task. *Scandinavian Journal of Psychology*, *46*, 247-251.
- Bliss, I., Kujala, T., & Hämäläinen, H. (2004). Comparison of blind and sighted participants' performance in a letter recognition working memory task. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *18*, 273-277.
- Bottger, D., Herrmann, C. S., & von Cramon, D. Y. (2002). Amplitude differences of evoked alpha and gamma oscillations in two different age groups. *International Journal of Psychophysiology*, *45*, 245-251.
- Brodal, P. (2010). Structure of the neuron and organization of nervous tissue. In *The central nervous system. Structure and function* (4th ed., pp. 5-18). Oxford: Oxford University Press.
- Brodsky, J. (2003). The challenges of success: the aging of Israeli society. *The Israel Medical Association Journal*, *5*, 375-378.

- Brown, A. S., Jones, T. C., & Mitchell, D. B. (1996). Single and multiple test repetition priming in implicit memory. *Memory, 4*, 159-173.
- Bryden, M. P. (1977). Measuring handedness with questionnaires. *Neuropsychologia, 15*, 617-624.
- Burton, H. & Sinclair, R. J. (2000). Attending to and remembering tactile stimuli: a review of brain imaging data and single-neuron responses. *Journal of Clinical Neurophysiology, 17*, 575-591.
- Bushnell, E. W. & Baxt, C. (1999). Children's haptic and cross-modal recognition with familiar and unfamiliar objects. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance, 25*, 1867-1881.
- Buzsaki, G. & Draguhn, A. (2004). Neuronal oscillations in cortical networks. *Science, 304*, 1926-1929.
- Cabeza, R., Nyberg, L., & Park, D. C. (2005). Cognitive neuroscience of aging. Emergence of a new discipline. In R. Cabeza, L. Nyberg, & D. Park (Eds.), *Cognitive neuroscience of aging: Linking cognitive and cerebral aging* (pp. 3-15). Oxford: Oxford University Press.
- Cabeza, R., Anderson, N. D., Locantore, J. K., & McIntosh, A. R. (2002). Aging gracefully: compensatory brain activity in high-performing older adults. *Neuroimage., 17*, 1394-1402.
- Carmeli, E., Patish, H., & Coleman, R. (2003). The aging hand. *The Journals of Gerontology. Series A, Biological Sciences and Medical Sciences, 58*, 146-152.
- Carretié, L. (2001). *Psicofisiología*. Madrid: Pirámide.
- Cohen, J. E. (2003). Human population: the next half century. *Science, 302*, 1172-1175.
- Conrad, N., Giabbiconi, C. M., Muller, M. M., & Gruber, T. (2007). Neuronal correlates of repetition priming of frequently presented objects: insights from induced gamma band responses. *Neuroscience Letters, 429*, 126-130.
- Cooper, L. A., Schacter, D. L., Ballesteros, S., & Moore, C. (1992). Priming and recognition of transformed three-dimensional objects: effects of size and reflection. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition, 18*, 43-57.
- Corrada, M. M., Brookmeyer, R., Paganini-Hill, A., Berlau, D., & Kawas, C. H. (2010). Dementia incidence continues to increase with age in the oldest old: the 90+ study. *Annals of Neurology, 67*, 114-121.

- Craddock, M. & Lawson, R. (2008). Repetition priming and the haptic recognition of familiar and unfamiliar objects. *Perception & Psychophysics*, *70*, 1350-1365.
- Craik, F. I. & Byrd, M. (1982). Aging and cognitive deficits: the role of attentional resources. In Craik FMI & Trehub S (Eds.), *Aging and Cognitive Processes* (pp. 191-211). New York: Plenum Press.
- Cummins, T. D., Broughton, M., & Finnigan, S. (2008). Theta oscillations are affected by amnesic mild cognitive impairment and cognitive load. *International Journal of Psychophysiology*, *70*, 75-81.
- Cummins, T. D. & Finnigan, S. (2007). Theta power is reduced in healthy cognitive aging. *International Journal of Psychophysiology*, *66*, 10-17.
- Curran, T. & Cleary, A. M. (2003). Using ERPs to dissociate recollection from familiarity in picture recognition. *Brain Research.Cognitive Brain Research*, *15*, 191-205.
- Curran, T. & Dien, J. (2003). Differentiating amodal familiarity from modality-specific memory processes: an ERP study. *Psychophysiology*, *40*, 979-988.
- Cycowicz, Y. M., Friedman, D., & Snodgrass, J. G. (2001). Remembering the color of objects: an ERP investigation of source memory. *Cerebral Cortex*, *11*, 322-334.
- Czernochowski, D., Fabiani, M., & Friedman, D. (2008). Use it or lose it? SES mitigates age-related decline in a recency/recognition task. *Neurobiology and Aging*, *29*, 945-958.
- Davis, K. (1945). The world demographic transition. *Annals of the American Academy of Political and Social Science*, *237*, 1-11.
- De Leon, M. J., George, A. E., Ferris, S. H., Christman, D. R., Fowler, J. S., Gentes, C. I. et al. (1984). Positron emission tomography and computed tomography assessments of the aging human brain. *Journal of Computer Assisted Tomography*, *8*, 88-94.
- Delorme, A. & Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, *134*, 9-21.
- Demiralp, T., Bayraktaroglu, Z., Lenz, D., Junge, S., Busch, N., Maess, B. et al. (2006). Gamma amplitudes are coupled to theta phase in human EEG during visual perception. *International Journal of Psychophysiology*.

- Desimone, R. (1996). Neural mechanisms for visual memory and their role in attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *93*, 13494-13499.
- Duarte, A., Ranganath, C., Trujillo, C., & Knight, R. T. (2006). Intact recollection memory in high-performing older adults: ERP and behavioral evidence. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *18*, 33-47.
- Dykes, R. W., Miqueé, A., Xerri, C., Zennou-Azogui, Y., Rainville, C., Dumoulin, A. et al. (2007). A delivery device for presentation of tactile stimuli during functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience Methods*, *159*, 308-317.
- Easton, R. D., Greene, A. J., & Srinivas, K. (1997). Transfer between vision and haptics: Memory for 2-D patterns and 3-D objects. *Psychonomic Bulletin & Review*, *4*, 403-410.
- Ebbinghaus, H. (1885). *Über das Gedächtnis. Untersuchungen zur experimentellen Psychologie*. Leipzig: Duncker & Humblot.
- Eddy, M. D. & Holcomb, P. J. (2009). Electrophysiological evidence for size invariance in masked picture repetition priming. *Brain and Cognition*, *71*, 397-409.
- Fabiani, M., Gratton, G., & Federmeier, K. D. (2007). Event-related brain potentials: Methods, theory and applications. In J. Cacioppo, L. G. Tassinary, & G. G. Berntson (Eds.), *Handbook of Psychophysiology* (3rd ed., pp. 85-119). Cambridge: Cambridge University Press.
- Fenton, G. W. (2002). Electroencephalography (EEG). In J. Copeland, M. Abou-Saleh, & D. Blazer (Eds.), *Principles and practice of geriatric psychiatry* (2 ed., pp. 345-349). London: John Wiley & Sons.
- Fleischman, D. A. (2007). Repetition priming in aging and Alzheimer's disease: an integrative review and future directions. *Cortex*, *43*, 889-897.
- Fleischman, D. A. & Gabrieli, J. D. (1998). Repetition priming in normal aging and Alzheimer's disease: a review of findings and theories. *Psychology and Aging*, *13*, 88-119.
- Folstein, M. F., Folstein, S. E., & 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*, 189-198.
- Friedman, D. & Cycowicz, Y. (2006). Repetition priming of possible and impossible objects from ERP and behavioral perspectives. *Psychophysiology*, *43*, 569-578.

- Friedman, D. (2000). Event-related brain potential investigations of memory and aging. *Biological Psychology, 54*, 175-206.
- Friedman, D. (2003). Cognition and aging: a highly selective overview of event-related potential (ERP) data. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 25*, 702-720.
- Friedman, D., de Chastelaine, M., Nessler, D., & Malcolm, B. (2010). Changes in familiarity and recollection across the lifespan: an ERP perspective. *Brain Research, 1310*, 124-141.
- Friedman, D. & Johnson, R. (2000). Event-related potential (ERP) studies of memory encoding and retrieval: a selective review. *Microscopy Research and Technique, 51*, 6-28.
- Friedman, D., Nessler, D., & Johnson, R. (2007). Memory encoding and retrieval in the aging brain. *Clinical EEG and Neuroscience, 38*, 2-7.
- Friedman, D., Ritter, W., & Snodgrass, J. G. (1996). ERPs during study as a function of subsequent direct and indirect memory testing in young and old adults. *Brain Research.Cognitive Brain Research, 4*, 1-13.
- Gabrieli, J. D. (1998). Cognitive neuroscience of human memory. *Annual Review of Psychology, 49*, 87-115.
- Gómez-Herrero, G., De Clercq, W., Anwar, H., Kara, O., Egiazarian, K., Van Huffel, S. et al. (2006). Automatic removal of ocular artifacts in the EEG without an EOG reference channel. In *NORSIG* (pp. 130-133). Reykjavik, Iceland.
- Goodin, D. S., Squires, K. C., Henderson, B. H., & Starr, A. (1978). Age-related variations in evoked potentials to auditory stimuli in normal human subjects. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 44*, 447-458.
- Grady, C. L. (2008). Cognitive neuroscience of aging. *Annals of the New York Academy of Sciences, 1124*, 127-144.
- Grady, C. L. & Craik, F. I. (2000). Changes in memory processing with age. *Current Opinion in Neurobiology, 10*, 224-231.
- Graf, P., Squire, L. R., & Mandler, G. (1984). The information that amnesic patients do not forget. *Journal of Experimental Psychology.Learning, Memory, and Cognition, 10*, 164-178.
- Greenhouse, S. & Geisser, S. (1959). On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika, 24*, 95-112.

- Grill-Spector, K., Henson, R., & Martin, A. (2006). Repetition and the brain: neural models of stimulus-specific effects. *Trends in Cognitive Sciences*, *10*, 14-23.
- Grill-Spector, K. & Malach, R. (2001). fMR-adaptation: a tool for studying the functional properties of human cortical neurons. *Acta Psychologica*, *107*, 293-321.
- Groh-Bordin, C., Zimmer, H. D., & Mecklinger, A. (2005). Feature binding in perceptual priming and in episodic object recognition: Evidence from event-related brain potentials. *Cognitive Brain Research*, *24*, 556-567.
- Gruber, T., Keil, A., & Muller, M. M. (2001). Modulation of induced gamma band responses and phase synchrony in a paired associate learning task in the human EEG. *Neuroscience Letters*, *316*, 29-32.
- Gruber, T., Malinowski, P., & Muller, M. M. (2004). Modulation of oscillatory brain activity and evoked potentials in a repetition priming task in the human EEG. *European Journal of Neuroscience*, *19*, 1073-1082.
- Gruber, T. & Muller, M. M. (2002). Effects of picture repetition on induced gamma band responses, evoked potentials, and phase synchrony in the human EEG. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *13*, 377-392.
- Gruber, T. & Muller, M. M. (2005). Oscillatory brain activity dissociates between associative stimulus content in a repetition priming task in the human EEG. *Cerebral Cortex*, *15*, 109-116.
- Gruber, T. & Muller, M. M. (2006). Oscillatory brain activity in the human EEG during indirect and direct memory tasks. *Brain Research*, *1097*, 194-204.
- Gruber, T., Tsivilis, D., Giabbiconi, C. M., & Muller, M. M. (2008). Induced electroencephalogram oscillations during source memory: familiarity is reflected in the gamma band, recollection in the theta band. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *20*, 1043-1053.
- Grunwald, M. (2008). *Human haptic perception: Basics and applications*. Basel: Springer.
- Grunwald, M., Busse, F., Hensel, A., Riedel-Heller, S., Kruggel, F., Arendt, T. et al. (2002). Theta-power differences in patients with mild cognitive impairment under rest condition and during haptic tasks. *Alzheimer Disease and Associated Disorders*, *16*, 40-48.

- Grunwald, M., Weiss, T., Krause, W., Beyer, L., Rost, R., Gutberlet, I. et al. (1999). Power of theta waves in the EEG of human subjects increases during recall of haptic information. *Neuroscience Letters*, *260*, 189-192.
- Grunwald, M., Weiss, T., Krause, W., Beyer, L., Rost, R., Gutberlet, I. et al. (2001). Theta power in the EEG of humans during ongoing processing in a haptic object recognition task. *Brain Research.Cognitive Brain Research*, *11*, 33-37.
- 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*, 1338-1347.
- Gutchess, A. H. & Park, D. C. (2009). Effects of Aging on Associative Memory for Related and Unrelated Pictures. *European Journal of Cognitive Psychology*, *21*, 235-254.
- Harman, D. (1981). The aging process. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *78*, 7124-7128.
- Harman, D. (2003). The free radical theory of aging. *Antioxidants & Redox Signaling*, *5*, 557-561.
- Harris, J. A., Harris, I. M., & Diamond, M. E. (2001a). The topography of tactile learning in humans. *The Journal of Neuroscience*, *21*, 1056-1061.
- Harris, J. A., Harris, I. M., & Diamond, M. E. (2001b). The topography of tactile working memory. *The Journal of Neuroscience*, *21*, 8262-8269.
- Hasher, L., Lustig, C., & Zacks, R. T. (2007). Inhibitory mechanisms and the control of attention. In A.Conway, C. Jarrold, M. Kane, & J. Towse (Eds.), *Variation in Working Memory* (pp. 227-249). New York: Oxford University Press.
- Hasher, L. & Zacks, R. T. (1988). Working Memory, comprehension and aging: A review and a new view. In G.Bower (Ed.), *The Psychology of Learning and Motivation* (pp. 193-225). San Diego, CA: Academic Press.
- Head, D., Buckner, R. L., Shimony, J. S., Williams, L. E., Akbudak, E., Conturo, T. E. et al. (2004). Differential vulnerability of anterior white matter in nondemented aging with minimal acceleration in dementia of the Alzheimer type: evidence from diffusion tensor imaging. *Cerebral Cortex*, *14*, 410-423.
- Hebert, L. E., Scherr, P. A., Bienias, J. L., Bennett, D. A., & Evans, D. A. (2003). Alzheimer disease in the US population: prevalence estimates using the 2000 census. *Archives of neurology*, *60*, 1119-1122.

- Hedden, T. & Gabrieli, J. D. E. (2004). Insights into the ageing mind: A view from cognitive neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience*, *5*, 87-97.
- Heller, M. A. & Ballesteros, S. (2006). *Touch & Blindness: Psychology and Neuroscience*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Henson, R., Shallice, T., & Dolan, R. (2000). Neuroimaging evidence for dissociable forms of repetition priming. *Science*, *287*, 1269-1272.
- Henson, R. N. (2003). Neuroimaging studies of priming. *Progress in Neurobiology*, *70*, 53-81.
- Henson, R. N., Goshen-Gottstein, Y., Ganel, T., Otten, L. J., Quayle, A., & Rugg, M. D. (2003). Electrophysiological and haemodynamic correlates of face perception, recognition and priming. *Cerebral Cortex*, *13*, 793-805.
- Henson, R. N. & Rugg, M. D. (2003). Neural response suppression, haemodynamic repetition effects, and behavioural priming. *Neuropsychologia*, *41*, 263-270.
- Higuchi, S., Liu, Y., Yuasa, T., Maeda, A., & Motohashi, Y. (2001). Diurnal variations in alpha power density and subjective sleepiness while performing repeated vigilance tasks. *Clinical Neurophysiology*, *112*, 997-1000.
- Holcomb, P. J. & Grainger, J. (2007). Exploring the temporal dynamics of visual word recognition in the masked repetition priming paradigm using event-related potentials. *Brain Research*, *1180*, 39-58.
- Hummel, F. & Gerloff, C. (2005). Larger interregional synchrony is associated with greater behavioral success in a complex sensory integration task in humans. *Cerebral Cortex*, *15*, 670-678.
- Jacobs, J., Hwang, G., Curran, T., & Kahana, M. (2006). EEG oscillations and recognition memory: Theta correlates of memory retrieval and decision making. *Neuroimage*, *32*, 978-987.
- Jacoby, L. L. (1991). A process dissociation framework: Separating automatic from intentional uses of memory. *Journal of Memory and Language*, *30*, 513-541.
- James, T. W., Humphrey, G. K., Gati, J. S., Servos, P., Menon, R. S., & Goodale, M. A. (2002). Haptic study of three-dimensional objects activates extrastriate visual areas. *Neuropsychologia*, *40*, 1706-1714.
- James, T. W., Kim, S., & Fisher, J. S. (2007). The neural basis of haptic object processing. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, *61*, 219-229.

- James, T. W., Servos, P., Kilgour, A. R., Huh, E., & Lederman, S. (2005). The influence of familiarity on brain activation during haptic exploration of 3-D facemasks. *Neuroscience Letters*, *397*, 269-273.
- James, W. (1890). *The principles of psychology*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
- Jasper, H. H. (1958). The ten-twenty electrode system of the International Federation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *10*, 371-375.
- Jennings, J. R. & Gianaros, P. J. (2007). Methodology. In J. Cacioppo, L. G. Tassinary, & G. G. Berntson (Eds.), *Handbook of Psychophysiology* (3rd ed., pp. 812-833). Cambridge: Cambridge University Press.
- Jensen, O. (2006). Maintenance of multiple working memory items by temporal segmentation. *Neuroscience*, *139*, 237-249.
- Jensen, O., Kaiser, J., & Lachaux, J. P. (2007). Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory. *Trends in Neurosciences*, *30*, 317-324.
- Jones, L. A. & Lederman, S. J. (2006). Applied aspects of hand function. In *Human hand function* (pp. 179-203). Oxford University Press.
- Jonker, C., Geerlings, M. I., & Schmand, B. (2000). Are memory complaints predictive for dementia? A review of clinical and population-based studies. *International Journal of Geriatric Psychiatry*, *15*, 983-991.
- Jorm, A. F. & Jolley, D. (1998). The incidence of dementia: a meta-analysis. *Neurology*, *51*, 728-733.
- Joyce, C. A., Paller, K. A., McIsaac, H. K., & Kutas, M. (1998). Memory changes with normal aging: behavioral and electrophysiological measures. *Psychophysiology*, *35*, 669-678.
- Jung, J., Hudry, J., Ryvlin, P., Royet, J. P., Bertrand, O., & Lachaux, J. P. (2006). Functional significance of olfactory-induced oscillations in the human amygdala. *Cerebral Cortex*, *16*, 1-8.
- Jung, T. P., Makeig, S., Humphries, C., Lee, T. W., McKeown, M. J., Iragui, V. et al. (2000a). Removing electroencephalographic artifacts by blind source separation. *Psychophysiology*, *37*, 163-178.
- Jung, T. P., Makeig, S., Westerfield, M., Townsend, J., Courchesne, E., & Sejnowski, T. J. (2000b). Removal of eye activity artifacts from visual event-related potentials in normal and clinical subjects. *Clinical Neurophysiology*, *111*, 1745-1758.

- Kaas, A. L., van Mier, H., & Goebel, R. (2007). The neural correlates of human working memory for haptically explored object orientations. *Cerebral Cortex*, *17*, 1637-1649.
- Kalcher, J. & Pfurtscheller, G. (1995). Discrimination between phase-locked and non-phase-locked event-related EEG activity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *94*, 381-384.
- Karrasch, M., Laine, M., Rapinoja, P., & Krause, C. M. (2004). Effects of normal aging on event-related desynchronization/synchronization during a memory task in humans. *Neuroscience Letters*, *366*, 18-23.
- Kirkwood, T. B. (2008). A systematic look at an old problem. *Nature*, *451*, 644-647.
- Klatzky, R. L. & Lederman, S. (2002). Touch. In Healy AF & Proctor RW (Eds.), *Experimental Psychology* (pp. 147-176). New York: Wiley.
- Klatzky, R. L. & Lederman, S. (2003). The haptic identification of everyday life objects. In Y. Hatwell, A. Streri, & E. Gentaz (Eds.), *Touching for knowing: Cognitive psychology of haptic manual perception* (pp. 105-121). Amsterdam: John Benjamins Publisher.
- Klatzky, R. L., Lederman, S. J., & Metzger, V. A. (1985). Identifying objects by touch: an "expert system". *Perception & Psychophysics*, *37*, 299-302.
- Klatzky, R. L., Loomis, J. M., Lederman, S. J., Wake, H., & Fujita, N. (1993). Haptic identification of objects and their depictions. *Perception & Psychophysics*, *54*, 170-178.
- Klimesch, W. (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Research Reviews*, *29*, 169-195.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Russegger, H., Pachinger, T., & Schwaiger, J. (1998). Induced alpha band power changes in the human EEG and attention. *Neuroscience Letters*, *244*, 73-76.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Yonelinas, A., Kroll, N. E., Lazzara, M., Rohm, D. et al. (2001). Theta synchronization during episodic retrieval: neural correlates of conscious awareness. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *12*, 33-38.
- Klimesch, W., Hanslmayr, S., Sauseng, P., Gruber, W., Brozinsky, C. J., Kroll, N. E. et al. (2006). Oscillatory EEG correlates of episodic trace decay. *Cerebral Cortex*, *16*, 280-290.
- Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: the inhibition-timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, *53*, 63-88.

- Knickman, J. R. & Snell, E. K. (2002). The 2030 problem: caring for aging baby boomers. *Health Services Research, 37*, 849-884.
- Kramer, A. F., Fabiani, M., & Colcombe, S. J. (2006). Contributions of cognitive neuroscience to the understanding of behavior and aging. In J. Birren & K. Schaie (Eds.), *Handbook of the psychology of aging* (pp. 57-83). Burlington, MA: Elsevier Academic Press.
- La Voie, D. & Light, L. L. (1994). Adult age differences in repetition priming: a meta-analysis. *Psychology and Aging, 9*, 539-553.
- Lacey, S., Campbell, C., & Sathian, K. (2007). Vision and touch: multiple or multisensory representations of objects? *Perception, 36*, 1513-1521.
- Lacey, S. & Sathian, K. (2008). Haptically evoked activation of visual cortex. In M. Grunwald (Ed.), *Human haptic perception. Basics and applications* (pp. 252-257). Berlin: Birhäuser Verlag.
- Lawson, A. L., Guo, C., & Jiang, Y. (2007). Age effects on brain activity during repetition priming of targets and distracters. *Neuropsychologia, 45*, 1223-1231.
- Lederman, S. J. & Klatzky, R. L. (2009a). Human haptics. In L.R. Squire (Ed.), *Encyclopedia of neuroscience* (pp. 11-18). San Diego: Academic Press.
- Lederman, S. J. & Klatzky, R. L. (1987). Hand movements: a window into haptic object recognition. *Cognitive Psychology, 19*, 342-368.
- Lederman, S. J. & Klatzky, R. L. (2009b). Haptic perception: a tutorial. *Attention, Perception & Psychophysics, 71*, 1439-1459.
- Lee, R. (2003). The demographic transition: Three centuries of fundamental change. *The Journal of Economic Perspectives, 17*, 167-190.
- Li, K. Z. & Lindenberger, U. (2002). Relations between aging sensory/sensorimotor and cognitive functions. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 26*, 777-783.
- Light, L. L. (1991). Memory and aging: four hypotheses in search of data. *Annual Review of Psychology, 42*, 333-376.
- Lindenberger, U. & Baltes, P. (1997). Intellectual functioning in old and very old age: Cross-sectional results from the Berlin Age Study. *Psychology and Aging, 12*, 410-432.
- Lindenberger, U. & Baltes, P. B. (1994). Sensory functioning and intelligence in old age: a strong connection. *Psychology and Aging, 9*, 339-355.

- Lindenberger, U. & Ghisletta, P. (2009). Cognitive and sensory declines in old age: gauging the evidence for a common cause. *Psychology and Aging, 24*, 1-16.
- Lobo, A., Escobar, V., Ezquerro, A., & Díaz, S. (1980). El miniexamen cognoscitivo. *Revista de Psiquiatría y Psicología Médica, 5*, 39-57.
- Logan, J. M., Sanders, A. L., Snyder, A. Z., Morris, J. C., & Buckner, R. L. (2002). Under-recruitment and nonselective recruitment: dissociable neural mechanisms associated with aging. *Neuron, 33*, 827-840.
- Loomis, J. M. & Lederman, S. J. (1986). Tactual Perception. In K. Boff, L. Kaufman, & J. Thomas (Eds.), *Handbook of Perception and Human Performance* (pp. 1-1-31-44). New York: Wiley.
- Lopes da Silva, F. H. (2006). Event-related neural activities: what about phase? In C. Neuper & W. Klimesch (Eds.), *Event-related dynamics of brain oscillations* (pp. 3-17). Amsterdam: Elsevier.
- Lopes da Silva, F. H., Gonçalves, S. I., & De Munck, J. C. (2008). Electroencephalography. In L.R. Squire (Ed.), *Encyclopedia of Neuroscience* (pp. 849-855). Academic Press.
- Luck, S. J. (2005a). An introduction to event-related potentials and their neural origins. In *An introduction to the event-related potential technique* (pp. 1-50). MIT Press.
- Luck, S. J. (2005b). The design and interpretation of ERP experiments. In *An introduction to event-related potential technique* (pp. 51-98). MIT Press.
- Lustig, C., Hasher, L., & Tonev, S. T. (2006). Distraction as a determinant of processing speed. *Psychonomic Bulletin & Review, 13*, 619-625.
- Lutzenberger, W., Ripper, B., Busse, L., Birbaumer, N., & Kaiser, J. (2002). Dynamics of gamma-band activity during an audiospatial working memory task in humans. *Journal of Neuroscience, 22*, 5630-5638.
- Maccotta, L. & Buckner, R. L. (2004). Evidence for neural effects of repetition that directly correlate with behavioral priming. *Journal of Cognitive Neuroscience, 16*, 1625-1632.
- Makeig, S. (1993). Auditory event-related dynamics of the EEG spectrum and effects of exposure to tones. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 86*, 283-293.
- Makeig, S., Jung, T. P., Bell, A. J., Ghahremani, D., & Sejnowski, T. J. (1997). Blind separation of auditory event-related brain responses into independent components. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 94*, 10979-10984.

- Mandler, G. (1980). Recognizing: The judgment of previous occurrence. *Psychological Review*, *87*, 252-271.
- Marciani, M. G., Maschio, M., Spanedda, F., Caltagirone, C., Gigli, G. L., & Bernardi, G. (1994). Quantitative EEG evaluation in normal elderly subjects during mental processes: age-related changes. *International Journal of Neuroscience*, *76*, 131-140.
- Martínez de la Iglesia, J., Onís, M. C., Dueñas, R., Albert, C., Aguado, C., & Luque, R. (2002). Versión española del cuestionario de Yesavage abreviado (GDS) para el despistaje de depresión en mayores de 65 años: adaptación y validación. *Medifam*, *12*, 26-40.
- McEvoy, L. K., Pellouchoud, E., Smith, M. E., & Gevins, A. (2001). Neurophysiological signals of working memory in normal aging. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *11*, 363-376.
- Millar, S. (1974). Tactile short-term memory by blind and sighted children. *British Journal of Psychology*, *65*, 253-263.
- Millar, S. (1999). Memory in touch. *Psicothema*, *11*, 747-767.
- Mitchell, D. B. (1989). How many memory systems? Evidence from aging. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, *15*, 31-49.
- Mitchell, D. B. & Bruss, P. J. (2003). Age differences in implicit memory: conceptual, perceptual, or methodological? *Psychology and Aging*, *18*, 807-822.
- Morcom, A. M. & Rugg, M. D. (2004). Effects of age on retrieval cue processing as revealed by ERPs. *Neuropsychologia*, *42*, 1525-1542.
- Mouraux, A. & Iannetti, G. D. (2008). Across-trial averaging of event-related EEG responses and beyond. *Magnetic Resonance Imaging*, *26*, 1041-1054.
- Mueller, V., Brehmer, Y., von, O. T., Li, S. C., & Lindenberger, U. (2008). Electrophysiological correlates of selective attention: a lifespan comparison. *BMC Neuroscience*, *9*, 18.
- Nessler, D., Friedman, D., Johnson, R., & Bersick, M. (2007). Does repetition engender the same retrieval processes in young and older adults? *Neuroreport*, *18*, 1837-1840.
- Neuper, C. & Pfurtscheller, G. (2001). Evidence for distinct beta resonance frequencies in human EEG related to specific sensorimotor cortical areas. *Clinical Neurophysiology*, *112*, 2084-2097.
- Neuper, C., Wortz, M., & Pfurtscheller, G. (2006). ERD/ERS patterns reflecting sensorimotor activation and deactivation. *Progress in Brain Research*, *159*, 211-222.

- Niedermeyer, E. & Lopes da Silva, F. (2004). *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*. (5th ed.) Lippincott Williams & Wilkins.
- Nilsson, L. G. (2008). Memory function in normal aging. *Acta Neurologica Scandinavica*, *107*, 7-13.
- Norman, J. F., Crabtree, C. E., Norman, H. F., Moncrief, B. K., Herrmann, M., & Kapley, N. (2006). Aging and the visual, haptic, and cross-modal perception of natural object shape. *Perception*, *35*, 1383-1395.
- Notestein, F. W. (1945). Population - The long view. In T.Schultz (Ed.), *Food for the World* (pp. 36-57). Chicago: Chicago University Press.
- Nunez, P. L. & Srinivasan, R. (2006). The physics-EEG interface. In *Electric fields of the brain. The neurophysics of EEG* (2nd ed., pp. 3-55). Oxford: Oxford University Press.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, *9*, 97-113.
- Olshansky, S. J. & Ault, A. B. (1986). The fourth stage of the epidemiologic transition: the age of delayed degenerative diseases. *The Milbank Quarterly*, *64*, 355-391.
- Olshansky, S. J., Goldman, D. P., Zheng, Y., & Rowe, J. W. (2009). Aging in America in the twenty-first century: demographic forecasts from the MacArthur Foundation Research Network on an Aging Society. *The Milbank Quarterly*, *87*, 842-862.
- Omran, A. (2005). The epidemiologic transition: A theory of the epidemiology of population change. *The Milbank Quarterly*, *83*, 731-757.
- Onton, J., Delorme, A., & Makeig, S. (2005). Frontal midline EEG dynamics during working memory. *Neuroimage*, *27*, 341-356.
- Osipova, D., Takashima, A., Oostenveld, R., Fernandez, G., Maris, E., & Jensen, O. (2006). Theta and gamma oscillations predict encoding and retrieval of declarative memory. *The Journal of Neuroscience*, *26*, 7523-7531.
- Osorio, A., Ballesteros, S., Fay, S., & 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., Pouthas, V., & Ballesteros, S. (2010). Ageing affects brain activity in highly educated older adults: An ERP study using a word-stem priming task. *Cortex*, *46*, 522-534.

- Paller, K., Voss, J., & Boehm, S. (2007). Validating neural correlates of familiarity. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*, 243-250.
- Pardo, A., Garrido, J., Ruiz, M. A., & San Martín, A. (2007). La interacción entre factores en el análisis de varianza: errores de interpretación. *Psicothema*, *19*, 343-349.
- Park, D. C. (2000). The basic mechanisms accounting for age-related decline in cognitive function. In D.Park & N. Schwartz (Eds.), *Cognitive aging: A primer* (pp. 3-22). Philadelphia, PA: Psychology Press.
- Park, D. C., Lautenschlager, G., Hedden, T., Davidson, N. S., Smith, A. D., & Smith, P. K. (2002). Models of visuospatial and verbal memory across the adult life span. *Psychology and Aging*, *17*, 299-320.
- Park, D. C. & Reuter-Lorenz, P. (2009). The adaptive brain: aging and neurocognitive scaffolding. *Annual Review of Psychology*, *60*, 173-196.
- Pascual-Leone, A. & Hamilton, R. (2001). The metamodal organization of the brain. *Progress in Brain Research*, *134*, 427-445.
- Paz, S., Mayas, J., & Ballesteros, S. (2007). Haptic and visual working memory in young adults, older healthy adults and mild cognitive impairment adults. In *WorldHaptics 2007* (pp. 553-554). Tsukuba, Japan World Haptics Proceedings: IEEE Computer Society.
- Penney, T. B., Mecklinger, A., Hilton, H. J., & Cooper, L. A. (2000). Priming and recognition of novel 3D objects: Guidance from event-related potentials. *Cognitive Science Quarterly*, *1*, 69-92.
- Penney, T. B., Mecklinger, A., & Nessler, D. (2001). Repetition related ERP effects in a visual object target detection task. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *10*, 239-250.
- Pfefferbaum, A., Ford, J. M., Wenegrat, B. G., Roth, W. T., & Kopell, B. S. (1984). Clinical application of the P3 component of event-related potentials. I. Normal aging. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *59*, 85-103.
- Pfurtscheller, G. & Aranibar, A. (1979). Evaluation of event-related desynchronization (ERD) preceding and following voluntary self-paced movement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *46*, 138-146.
- Pfurtscheller, G. & Lopes da Silva, F. H. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clinical Neurophysiology*, *110*, 1842-1857.

- Pizzagalli, D. A. (2007). Electroencephalography and high-density electrophysiological source localization. In J. Cacioppo, L. Tassinary, & G. Berntson (Eds.), *The handbook of psychophysiology* (3rd ed., pp. 56-84). New York: Cambridge University Press.
- Polich, J. (1997). EEG and ERP assessment of normal aging. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *104*, 244-256.
- Ponds, R. W., Commissaris, K. J., & Jolles, J. (1997). Prevalence and covariates of subjective forgetfulness in a normal population in The Netherlands. *International Journal of Aging and Human Development*, *45*, 207-221.
- Rajah, M. N. & D'Esposito, M. (2005). Region-specific changes in prefrontal function with age: a review of PET and fMRI studies on working and episodic memory. *Brain*, *128*, 1964-1983.
- Raz, N. (2000). Aging of the brain and its impact on cognitive performance: integration of structural and functional findings. In Craik FIM & Salthouse TA (Eds.), *The Handbook of Aging and Cognition* (pp. 1-90). Mahwah NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Raz, N., Ghisletta, P., Rodrigue, K. M., Kennedy, K. M., & Lindenberger, U. (2010). Trajectories of brain aging in middle-aged and older adults: Regional and individual differences. *Neuroimage*.
- 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*, 1676-1689.
- Raz, N. & Rodrigue, K. M. (2006). Differential aging of the brain: patterns, cognitive correlates and modifiers. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *30*, 730-748.
- Raz, N., Rodrigue, K. M., Head, D., Kennedy, K. M., & Acker, J. D. (2004). Differential aging of the medial temporal lobe: a study of a five-year change. *Neurology*, *62*, 433-438.
- Reales, J. M. & Ballesteros, S. (1999). Implicit and explicit memory for visual and haptic objects: cross-modal priming depends on structural descriptions. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, *25*, 644-663.
- Reales, J. M. & Ballesteros, S. (2000). "TDS_EXPER" A computer program for Signal Detection Theory. Madrid: Universitas.

- Reales, J. M., Munoz, F. M., Kleinbohl, D., Sebastián, M., & Ballesteros, S. (2010). A new device to present textured stimuli to touch with simultaneous EEG recording. *Behavior Research Methods*, *42*, 547-555.
- Reed, J. M., Hamann, S. B., Stefanacci, L., & Squire, L. R. (1997). When amnesic patients perform well on recognition memory tests. *Behavioral Neuroscience*, *111*, 1163-1170.
- Reuter-Lorenz, P. & Mikels, J. A. (2005). The aging mind and brain: Implications of enduring plasticity for behavioral and cultural change. In P. Baltes, P. Reuter-Lorenz, & F. Roesler (Eds.), *Lifespan development and the brain: The perspective of biocultural co-constructivism* (pp. 255-276). London: Cambridge University Press.
- Rose, M., Sommer, T., & Buchel, C. (2006). Integration of local features to a global percept by neural coupling. *Cerebral Cortex*, *16*, 1522-1528.
- Rossini, P. M., Rossi, S., Babiloni, C., & Polich, J. (2007). Clinical neurophysiology of aging brain: from normal aging to neurodegeneration. *Progress in Neurobiology*, *83*, 375-400.
- Rugg, M. D. (1995). ERP studies of memory. In M. D. Rugg & M. G. H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of mind* (pp. 132-170). New York: Oxford University Press.
- Rugg, M. D. & Coles, M. G. H. (1996). *Electrophysiology of Mind*. Oxford University Press.
- Rugg, M. D. & Doyle, M. C. (1994). Event-related potentials and stimulus repetition in direct and indirect test of memory. In H. Heinze, T. Münte, & G. R. Mangun (Eds.), *Cognitive electrophysiology* (pp. 124-148). Cambridge, MA: Birkhauser Boston.
- Rugg, M. D., Mark, R. E., Gilchrist, J., & Roberts, R. C. (1997). ERP repetition effects in indirect and direct tasks: effects of age and interitem lag. *Psychophysiology*, *34*, 572-586.
- Rugg, M. D., Mark, R. E., Walla, P., Schloerscheidt, A. M., Birch, C. S., & Allan, K. (1998). Dissociation of the neural correlates of implicit and explicit memory. *Nature*, *392*, 595-598.
- Rugg, M. D., Pearl, S., Walker, P., Roberts, R. C., & Holdstock, J. S. (1994). Word repetition effects on event-related potentials in healthy young and old subjects, and in patients with Alzheimer-type dementia. *Neuropsychologia*, *32*, 381-398.
- Rugg, M. D., Soardi, M., & Doyle, M. C. (1995). Modulation of event-related potentials by the repetition of drawings of novel objects. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *3*, 17-24.

- Rugg, M. & Curran, T. (2007). Event-related potentials and recognition memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*, 251-257.
- Rushton, J. P. & Ankney, C. D. (2009). Whole brain size and general mental ability: a review. *The International Journal of Neuroscience*, *119*, 691-731.
- Rypma, B. & D'Esposito, M. (2001). Age-related changes in brain-behaviour relationships: Evidence from event-related functional MRI studies. *European Journal of Cognitive Psychology*, *13*, 235-256.
- Rypma, B., Eldreth, D. A., & Rebbeschi, D. (2007). Age-related differences in activation-performance relations in delayed-response tasks: a multiple component analysis. *Cortex*, *43*, 65-76.
- Salthouse, T. A. (1996). The processing-speed theory of adult age differences in cognition. *Psychological Review*, *103*, 403-428.
- Salthouse, T. A. (2010). Relations between age and cognitive functioning. In *Major issues in cognitive aging* (pp. 3-34). New York: Oxford university press.
- Sathian, K., Zangaladze, A., Hoffman, J. M., & Grafton, S. T. (1997). Feeling with the mind's eye. *Neuroreport*, *8*, 3877-3881.
- Sauseng, P. & Klimesch, W. (2008). What does phase information of oscillatory brain activity tell us about cognitive processes? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *32*, 1001-1013.
- Schacter, D. L. (1987). Implicit memory: History and current status. *Journal of Experimental Psychology.Learning, Memory and Cognition*, *13*, 501-518.
- Schacter, D. L. & Church, B. (1995). Implicit memory in amnesic patients: when is auditory priming spared? *Journal of the International Neuropsychological Society*, *1*, 434-442.
- Schacter, D. L. & Church, B. A. (1992). Auditory priming: implicit and explicit memory for words and voices. *Journal of Experimental Psychology.Learning, Memory and Cognition*, *18*, 915-930.
- Schacter, D. L., Cooper, L. A., & Valdiserri, M. (1992). Implicit and explicit memory for novel visual objects in older and younger adults. *Psychology and Aging*, *7*, 299-308.
- Schacter, D. L. & Graf, P. (1986). Preserved learning in amnesic patients: perspectives from research on direct priming. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, *8*, 727-743.

- Schacter, D. L., Wig, G. S., & Stevens, W. D. (2007). Reductions in cortical activity during priming. *Current Opinion in Neurobiology*, *17*, 171-176.
- Schaie, K. W. (2002). The impact of longitudinal studies on understanding development from young adulthood to old age. In W. Hartrup & R. Soldereisen (Eds.), *Growing points in developmental science* (pp. 307-328). Philadelphia, PA: Psychology Press.
- Schmiedek, F. & Li, S. C. (2004). Toward an alternative representation for disentangling age-associated differences in general and specific cognitive abilities. *Psychology and Aging*, *19*, 40-56.
- Schnitzler, A. & Gross, J. (2005). Normal and pathological oscillatory communication in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*, 285-296.
- Sebastián, M., Mayas, J., Manso, A. J., & Ballesteros, S. (2008). Working memory for visual and haptic targets: A study using the interference paradigm. In M. Ferre (Ed.), *6th International Conference EuroHaptics 2008* (pp. 395-399). Springer Berlin Heidelberg.
- Sederberg, P. B., Kahana, M. J., Howard, M. W., Donner, E. J., & Madsen, J. R. (2003). Theta and gamma oscillations during encoding predict subsequent recall. *The Journal of Neuroscience*, *23*, 10809-10814.
- Shigeta, M., Julin, P., Almkvist, O., Basun, H., Rudberg, U., & Wahlund, L. O. (1995). EEG in successful aging; a 5 year follow-up study from the eighth to ninth decade of life. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *95*, 77-83.
- Shimamura, A. P. & Squire, L. R. (1984). Paired-associate learning and priming effects in amnesia: a neuropsychological study. *Journal of Experimental Psychology. General*, *113*, 556-570.
- Singer, T., Verhaeghen, P., Ghisletta, P., Lindenberger, U., & Baltes, P. (2003). The fate of cognition in very old age: Six-year longitudinal findings in the Berlin Aging Study (BASE). *Psychology and Aging*, *18*, 318-331.
- Small, B. J., Fratiglioni, L., von Strauss, E., & Backman, L. (2003). Terminal decline and cognitive performance in very old age: does cause of death matter? *Psychology and Aging*, *18*, 193-202.
- Sobotka, S. & Ringo, J. L. (1996). Mnemonic responses of single units recorded from monkey inferotemporal cortex, accessed via transcommissural versus direct pathways: a dissociation between unit activity and behavior. *The Journal of Neuroscience*, *16*, 4222-4230.

- Sogo, E. & Wada, Y. (2006). Crossmodal direct priming between vision and touch. *Interdisciplinary Information Sciences*, *12*, 11-18.
- Soldan, A., Hilton, H. J., Cooper, L. A., & Stern, Y. (2009). Priming of familiar and unfamiliar visual objects over delays in young and older adults. *Psychology and Aging*, *24*, 93-104.
- Speckmann, E. & Elger, C. (2005). Introduction to the neurophysiological basis of the EEG and DC potentials. In E.Niedermeyer & F. Lopes da Silva (Eds.), *Electroencephalography: Basic principles, clinical applications, and related fields* (5th ed., pp. 17-29). Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.
- Spencer, W. D. & Raz, N. (1995). Differential effects of aging on memory for content and context: a meta-analysis. *Psychology and Aging*, *10*, 527-539.
- Squire, L. R. (1994). Declarative and non declarative memory: Multiple brain systems supporting learning and memory. In D.L.Schacter & E. Tulving (Eds.), *Memory systems* (pp. 203-231). Cambridge: MIT Press.
- Squire, L. R. (2004). Memory systems of the brain: a brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory*, *82*, 171-177.
- Squire, L. R. (2009). Memory and brain systems: 1969-2009. *The Journal of Neuroscience*, *29*, 12711-12716.
- Squire, L. R., Shimamura, A. P., & Graf, P. (1987). Strength and duration of priming effects in normal subjects and amnesic patients. *Neuropsychologia*, *25*, 195-210.
- Srinivasan, M. A. & Zimmer, R. (2009). Machine haptics. In L.R.Squire (Ed.), *Encyclopedia of Neuroscience* (pp. 589-595). San Diego: Academic Press.
- Staff, R. T., Murray, A. D., Deary, I. J., & Whalley, L. J. (2006). Generality and specificity in cognitive aging: a volumetric brain analysis. *Neuroimage*, *30*, 1433-1440.
- Stilla, R. & Sathian, K. (2007). Selective visuo-haptic processing of shape and texture. *Human Brain Mapping*.
- Swick, D., Senkfor, A. J., & Van, P. C. (2006). Source memory retrieval is affected by aging and prefrontal lesions: behavioral and ERP evidence. *Brain Research*, *1107*, 161-176.
- Tallon-Baudry, C. & Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Cognitive Sciences*, *3*, 151-162.

- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Peronnet, F., & Pernier, J. (1998). Induced gamma-band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *Journal of Neuroscience*, *18*, 4244-4254.
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. In E. Tulving & W. Donaldson (Eds.), *Organization of Memory* (pp. 381-403). New York: Academic Press.
- Tulving, E. (1987). Multiple memory systems and consciousness. *Human Neurobiology*, *6*, 67-80.
- Tulving, E. (2002). Episodic memory: from mind to brain. *Annual Review of Psychology*, *53*, 1-25.
- Tulving, E. & Schacter, D. L. (1990). Priming and human memory systems. *Science*, *247*, 301-306.
- Turk-Browne, N. B., Yi, D. J., & Chun, M. M. (2006). Linking implicit and explicit memory: common encoding factors and shared representations. *Neuron*, *49*, 917-927.
- United Nations (2008). World Population Prospects: The 2008 Revision. Population Division of the Department of Economic and Social Affairs of the United Nations Secretariat [On-line]. Available: <http://esa.un.org/unpp>
- Vallbo, A. B. & Johansson, R. S. (1984). Properties of cutaneous mechanoreceptors in the human hand related to touch sensation. *Human Neurobiology*, *3*, 3-14.
- van Turenout, M., Ellmore, T., & Martin, A. (2000). Long-lasting cortical plasticity in the object naming system. *Nature Neuroscience*, *3*, 1329-1334.
- Vina, J., Borrás, C., & Miquel, J. (2007). Theories of ageing. *IUBMB Life*, *59*, 249-254.
- Wallace, M. T., Ramachandran, R., & Stein, B. E. (2004). A revised view of sensory cortical parcellation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*, 2167-2172.
- Ward, L. M. (2003). Synchronous neural oscillations and cognitive processes. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*, 553-559.
- Weinert, B. T. & Timiras, P. S. (2003). Invited review: Theories of aging. *Journal of Applied Physiology*, *95*, 1706-1716.
- Wheeler, M. A., Stuss, D. T., & Tulving, E. (1995). Frontal lobe damage produces episodic memory impairment. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *1*, 525-536.

- Wiggs, C. L. & Martin, A. (1998). Properties and mechanisms of perceptual priming. *Current Opinion in Neurobiology*, 8, 227-233.
- Wiggs, C. L., Martin, A., & Sunderland, T. (1997). Monitoring frequency of occurrence without awareness: evidence from patients with Alzheimer's disease. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 19, 235-244.
- Wiggs, C. L., Weisberg, J., & Martin, A. (2006). Repetition priming across the adult lifespan--the long and short of it. *Neuropsychology, Development, and Cognition. Section B, Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 13, 308-325.
- Wilson, R. S., Beckett, L. A., Bienias, J. L., Evans, D. A., & Bennett, D. A. (2003). Terminal decline in cognitive function. *Neurology*, 60, 1782-1787.
- Yesavage, J. A., Brink, T. L., Rose, T. L., Lum, O., Huang, V., Adey, M. et al. (1982). Development and validation of a geriatric depression screening scale: a preliminary report. *Journal of Psychiatric Research*, 17, 37-49.
- Zhang, M., Mariola, E., Stilla, R., Stoesz, M., Mao, H., Hu, X. et al. (2005). Tactile discrimination of grating orientation: fMRI activation patterns. *Human Brain Mapping*, 25, 370-377.
- Zola-Morgan, S. & Squire, L. R. (1993). Neuroanatomy of memory. *Annual Review of Neuroscience*, 16, 547-563.

APÉNDICE DOCUMENTAL



HOJA DE INFORMACIÓN SOBRE EL PROYECTO DE INVESTIGACIÓN

Título del Proyecto (1) *Multilevel systems analysis and modeling of SOMatosensory, Memory, and Affective maPs of body and objects in multidimensional Subjective space (SOMAPS)*. FP6-2005-NEST-Path, Proposal N° 043432.

La legislación vigente establece que la participación de toda persona en un proyecto de investigación requerirá una previa y suficiente información sobre el mismo, así como la prestación expresa de su consentimiento. A tal efecto, a continuación se detallan los objetivos y características del proyecto de investigación arriba referenciado, como requisito previo a su colaboración voluntaria en el mismo:

1. **OBJETIVOS:** (1) Estudiar los correlatos neurales de la percepción táctil, su relación con los procesos visuales, y la existencia de posibles cambios asociados a la edad.
2. **DESCRIPCIÓN DEL ESTUDIO:** En primer lugar, se recogerán distintos datos socio-demográficos de los participantes. Posteriormente, se realizará una evaluación básica de su funcionamiento cognitivo mediante la utilización de técnicas psicométricas (test). Finalmente, se procederá a la realización de las diferentes tareas experimentales.
3. **POSIBLES BENEFICIOS:** El principal beneficio será un mayor conocimiento del procesamiento de la información a través del tacto, especialmente la manera en que el cerebro procesa la información, el cual proporcionaría bases de conocimiento aplicables en distintos ámbitos.
4. **POSIBLES INCOMODIDADES Y/O RIESGOS DERIVADOS DEL ESTUDIO:** En principio ninguno, salvo casos de hipersensibilidad respecto a alguno de los materiales utilizados.
5. **PREGUNTAS E INFORMACIÓN:** Los participantes del estudio tendrán derecho a solicitar cualquier aclaración o realizar cualquier pregunta sobre las pruebas realizadas.
6. **PROTECCIÓN DE DATOS:** Este proyecto requiere la utilización y manejo de datos de carácter personal que, en todo caso, serán tratados conforme a las normas que regulan este derecho garantizando la confidencialidad de los mismos.

La participación en este proyecto de investigación es voluntaria y puede retirarse del mismo en cualquier momento.

Y para que conste por escrito a efectos de información de los pacientes a los que se solicita su participación voluntaria en el proyecto antes mencionado, se ha formulado y se entrega la presente hoja informativa.

En Madrid a _____

El investigador principal: Dra. Soledad Ballesteros Jiménez
El investigador: D. Manuel Sebastián Carrasco



CONSENTIMIENTO INFORMADO

D./D^a _____

He leído la hoja de información que se me ha entregado y la he comprendido en todos sus términos.

He sido suficientemente informado y he podido hacer preguntas sobre los objetivos y metodología aplicada en este proyecto de investigación para el que se ha pedido mi colaboración (**Título del Proyecto: *Multilevel systems analysis and modeling of SOmatosensory, Memory, and Affective maPs of body and objects in multidimensional Subjective space (SOMAPS)***). FP6-2005-NEST-Path, Propos al N° 043432).

Comprendo que mi participación es voluntaria y que puedo retirarme del estudio,

- a) cuando quiera;
- b) sin tener que dar explicaciones ni exponer mis motivos; y
- c) sin ningún tipo de repercusión negativa para mí.

Por todo lo cual, PRESTO MI CONSENTIMIENTO para participar en el proyecto de investigación antes citado.

En Madrid, a _____

Firma

EDINBURGH HANDEDNESS INVENTORY

(Oldfield, 1971; Bryden, 1977)

Nombre: _____ Varón [] Mujer []
 Fecha: _____ F. nacimiento: _____ Edad: _____
 Estudios/Profesión: _____ Observaciones: _____

INSTRUCCIONES: Marque la casilla correspondiente con

- + una cruz, si es la mano que utiliza de modo preferente.
- ++ dos cruces, si es la mano que utiliza de modo muy preferente y además le resultaría imposible o muy difícil hacerlo con la otra mano.
- + una cruz, en las dos casillas cuando pueda hacerlo tan bien tanto con una mano como con la otra.

¿QUÉ MANO UTILIZA PARA?	DERECHA	IZQUIERDA	Puntos
1. Escribir			1-2-3-4-5
2. Dibujar			1-2-3-4-5
3. Lanzar un objeto			1-2-3-4-5
4. Limpiarse los dientes			1-2-3-4-5
5. Utilizar un cuchillo (sin tenedor)			1-2-3-4-5
6. Cortar con tijeras			1-2-3-4-5
7. Comer con la cuchara			1-2-3-4-5
8. La mano que coloca en la parte superior de la escoba para barrer			1-2-3-4-5
9. Rascar una cerilla			1-2-3-4-5
10. Levantar la tapa de una caja			1-2-3-4-5

Puntos: 5 si ++ sólo en mano izquierda
 4 si + sólo en mano izquierda
 3 si + en manos izquierda y derecha
 2 si + sólo en mano derecha
 1 si ++ sólo en mano derecha

Consistentemente zurdo/a: 50 pts (Máximo)
 Consistentemente diestro/a: 10 pts (Mínimo)

MINI MENTAL STATE EXAMINATION (MMSE)

Basado en Folstein et al. (1975), Lobo et al. (1979)

Nombre: _____ Varón [] Mujer []
 Fecha: _____ F. nacimiento: _____ Edad: _____
 Estudios/Profesión: _____ N. Hª: _____
 Observaciones: _____

<p>¿En qué año estamos? 0-1 ¿En qué estación? 0-1 ¿En qué día (fecha)? 0-1 ¿En qué mes? 0-1 ¿En qué día de la semana? 0-1</p>	ORIENTACIÓN TEMPORAL (Máx.5)	
<p>¿En qué hospital (o lugar) estamos? 0-1 ¿En qué piso (o planta, sala, servicio)? 0-1 ¿En qué pueblo (ciudad)? 0-1 ¿En qué provincia estamos? 0-1 ¿En qué país (o nación, autonomía)? 0-1</p>	ORIENTACIÓN ESPACIAL (Máx.5)	
<p>Nombre tres palabras Peseta-Caballo-Manzana (o Balón- Bandera-Arbol) a razón de 1 por segundo. Luego se pide al paciente que las repita. Esta primera repetición otorga la puntuación. Otorgue 1 punto por cada palabra correcta, pero continúe diciéndolas hasta que el sujeto repita las 3, hasta un máximo de 6 veces.</p> <p style="text-align: center;">Peseta 0-1 Caballo 0-1 Manzana 0-1 (Balón 0-1 Bandera 0-1 Árbol 0-1)</p>	Nº de repeticiones necesarias FIJACIÓN-Recuerdo Inmediato (Máx.3)	
<p>Si tiene 30 pesetas y me va dando de tres en tres, ¿Cuántas le van quedando?. Detenga la prueba tras 5 sustracciones. Si el sujeto no puede realizar esta prueba, pídale que deletree la palabra MUNDO al revés.</p> <p style="text-align: center;">30 0-1 27 0-1 24 0-1 21 0-1 18 0-1 (O 0-1 D 0-1 N 0-1 U 0-1 M 0-1)</p>	ATENCIÓN- CÁLCULO (Máx.5)	
<p>Preguntar por las tres palabras mencionadas anteriormente.</p> <p style="text-align: center;">Peseta 0-1 Caballo 0-1 Manzana 0-1 (Balón 0-1 Bandera 0-1 Árbol 0-1)</p>	RECUERDO diferido (Máx.3)	
<p><i>.DENOMINACIÓN.</i> Mostrarle un lápiz o un bolígrafo y preguntar ¿qué es esto?. Hacer lo mismo con un reloj de pulsera. Lápiz 0-1 Reloj 0-1 <i>.REPETICIÓN.</i> Pedirle que repita la frase: "<i>ni sí, ni no, ni pero</i>" (o "<i>En un trigal había 5 perros</i>") 0-1 <i>.ÓRDENES.</i> Pedirle que siga la orden: "<i>coja un papel con la mano derecha, dóblelo por la mitad, y póngalo en el suelo</i>". Coje con mano d. 0-1 dobla por mitad 0-1 pone en suelo 0-1 <i>.LECTURA.</i> Escriba legiblemente en un papel "<i>Cierre los ojos</i>". Pídale que lo lea y haga lo que dice la frase 0-1 <i>.ESCRITURA.</i> Que escriba una frase (con sujeto y predicado) 0-1 <i>.COPIA.</i> Dibuje 2 pentágonos intersectados y pida al sujeto que los copie tal cual. Para otorgar un punto deben estar presentes los 10 ángulos y la intersección. 0-1</p>	LENGUAJE (Máx.9)	
<p>Puntuaciones de referencia 27 ó más: normal 24 ó menos: sospecha patológica 12-24: deterioro 9-12 : demencia</p>	Puntuación Total (Máx.: 30 puntos)	

a.e.g.(1999)

APÉNDICE 4 – Adaptación española del Mini Mental State Examination

ESCALA DE DEPRESIÓN DE YESAVAGE (VERSIÓN REDUCIDA)

1. ¿Está satisfecho de su vida?	<input type="checkbox"/>
2. ¿Ha renunciado a muchas de sus actividades?	<input type="checkbox"/>
3. ¿Siente que su vida está vacía?	<input type="checkbox"/>
4. ¿Se encuentra a menudo aburrido?	<input type="checkbox"/>
5. ¿Tiene a menudo buen ánimo?	<input type="checkbox"/>
6. ¿Teme que algo malo le pase?	<input type="checkbox"/>
7. ¿Se siente feliz muchas veces?	<input type="checkbox"/>
8. ¿Se siente a menudo abandonado?	<input type="checkbox"/>
9. ¿Prefiere quedarse en casa a salir?	<input type="checkbox"/>
10. ¿Cree tener más problemas de memoria que la mayoría de la gente?	<input type="checkbox"/>
11. ¿Piensa que es maravilloso vivir?	<input type="checkbox"/>
12. ¿Le cuesta iniciar nuevos proyectos?	<input type="checkbox"/>
13. ¿Se siente lleno de energía?	<input type="checkbox"/>
14. ¿Siente que su situación es desesperada?	<input type="checkbox"/>
15. ¿Cree que mucha gente está mejor que usted?	<input type="checkbox"/>
Puntuación total	<input type="text"/>

Suma 1 punto cada respuesta subrayada

0-5 puntos: Normal.

6-9 puntos: Depresión leve.

10 o más puntos: Depresión establecida.



Manuel Sebastián Carrasco

**ACTIVIDAD OSCILATORIA CEREBRAL EN TAREAS DE MEMORIA HÁPTICA
IMPLÍCITA Y EXPLÍCITA PARA OBJETOS FAMILIARES: UN ESTUDIO CON
JÓVENES Y MAYORES**

Madrid, 2010