



HAL
open science

Mesurer et améliorer le maintien en mémoire de travail chez les adultes jeunes et âgés : mesures comportementales et électrophysiologiques

Lison Fanuel

► **To cite this version:**

Lison Fanuel. Mesurer et améliorer le maintien en mémoire de travail chez les adultes jeunes et âgés : mesures comportementales et électrophysiologiques. Psychologie. Université de Lyon, 2018. Français. NNT : 2018LYSE2098 . tel-02049207

HAL Id: tel-02049207

<https://theses.hal.science/tel-02049207v1>

Submitted on 26 Feb 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



N° d'ordre NNT : 2018LYSE2098

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

Opérée au sein de

L'UNIVERSITÉ LUMIÈRE LYON 2

École Doctorale : ED 476 Neurosciences et Cognition

Discipline : Psychologie cognitive

Soutenue publiquement le 22 novembre 2018, par :

Lison FANUEL

Mesurer et améliorer le maintien en mémoire de travail des adultes jeunes et âgés : Mesures comportementales et électrophysiologiques.

Devant le jury composé de :

Steve MAJERUS, Chercheur, Université de Liège, Président

Séverine SAMSON, Professeure des universités, Université de Lille, Rapporteur

François MAQUESTIAUX, Professeur des universités, Université de Bourgogne, Rapporteur

Anne CACLIN, Chargée de recherche, Université Claude Bernard Lyon 1, Examinatrice

Benoît LEMAIRE, Maître de conférences HDR, Université Grenoble Alpes, Examineur

Gaëlle PLANCHER, Maître de conférences HDR, Université Lumière Lyon 2, Directrice de thèse

Barbara TILLMAN, Directrice de Recherche, Université Claude Bernard Lyon 1, Co-Directrice de thèse

Sophie PORTRAT, Maître de conférences, Université Grenoble 2, Co-Directrice de thèse

Contrat de diffusion

Ce document est diffusé sous le contrat *Creative Commons* « [Paternité – pas d'utilisation commerciale – pas de modification](#) » : vous êtes libre de le reproduire, de le distribuer et de le communiquer au public à condition d'en mentionner le nom de l'auteur et de ne pas le modifier, le transformer, l'adapter ni l'utiliser à des fins commerciales.

Université Lumière Lyon2

Ecole doctorale Neurosciences et Cognition (NSCo)

Laboratoire d'Etude des Mécanismes Cognitifs (EMC), EA3082

THESE

Présentée en vue de l'obtention du grade de

DOCTEUR EN PSYCHOLOGIE DE L'UNIVERSITE DE LYON

Discipline : Psychologie Cognitive

Mesurer et améliorer le maintien en mémoire de travail des adultes jeunes et âgés

Etudes comportementales et électrophysiologiques

Par Lison Fanuel

Réalisée sous la direction de

Gaën Plancher (MCF HDR), Barbara Tillmann (DR CNRS HDR) et Sophie Portrat (MCF)

Date de soutenance prévue le 22 Novembre 2018

Devant le jury composé de :

François Maquestiaux	Professeur à l'Université Bourgogne Franche-Comté	Rapporteur
Séverine Samson	Professeure à l'Université de Lille	Rapporteuse
Anne Caclin	Chargée de Recherche CNRS à l'Université Lyon 1	Examinatrice
Benoit Lemaire	Maitre de Conférence HDR à l'Université Grenoble Alpes	Examineur
Steve Majerus	Chercheur qualifié FRS à l'Université de Liège	Examineur
Gaën Plancher	Maitre de Conférence HDR à l'Université Lyon 2	Directrice
Barbara Tillmann	Directrice de Recherche CNRS à l'Université Lyon 1	Co-directrice
Sophie Portrat	Maitre de Conférence à l'Université Grenoble Alpes	Co-directrice

*“Everyone you will ever meet
knows something you don't.”*

Bill Nye (2015)

*A la mémoire de mes oncles,
André et Philippe*

RÉSUMÉ

Au cœur de la plupart de nos activités quotidiennes, la mémoire de travail est une fonction cognitive permettant de maintenir des informations à court terme tout en traitant d'autres informations (Atkinson & Shiffrin, 1968 ; Baddeley & Hitch, 1974). Différents modèles s'accordent sur le rôle central de l'attention dans la mémoire de travail, notamment *via* un mécanisme de maintien spécifique : le rafraîchissement attentionnel (Johnson, 1992). La présente thèse s'est intéressée à ce mécanisme encore assez mal connu chez des populations jeunes et âgées.

La mémoire de travail de travail semble altérée dans le vieillissement et de récents travaux suggèrent que cette altération pourrait résulter d'un déficit du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés (Hoareau, Lemaire, Portrat, & Plancher, 2016 ; Jarjat *et al.*, 2018 ; Plancher, Boyer, Lemaire, & Portrat, 2017). Une mesure comportementale du rafraîchissement a été utilisée pour tester l'hypothèse du ralentissement du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement. Cependant, nos résultats suggèrent plutôt que les adultes âgés auraient des difficultés à initier un mécanisme de rafraîchissement, confortant l'hypothèse d'une altération (mais pas nécessairement un ralentissement) du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement.

Afin de développer un moyen d'améliorer le rafraîchissement attentionnel des adultes jeunes et âgés, nous nous sommes ensuite tournées vers la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999). Issue des travaux sur la cognition musicale, la théorie de l'attention dynamique propose que la distribution des ressources attentionnelles puisse être guidée par une structure temporelle externe et régulière, résultant en une meilleure allocation des ressources attentionnelles et une amélioration des traitements perceptifs et cognitifs. Puisque le rafraîchissement est un mécanisme attentionnel, nous

avons fait l'hypothèse que la présence de régularités temporelles durant le maintien en mémoire de travail pourrait le rendre plus efficace. Nos études révèlent que la présence d'un rythme auditif régulier durant la rétention d'informations améliore, en effet, le rafraîchissement attentionnel chez les adultes jeunes et certains les adultes âgés qui ont de bonnes capacités d'inhibition.

Puisque le rafraîchissement attentionnel a été étudié jusqu'à maintenant par le biais de mesures comportementales indirectes, nous avons cherché à identifier une mesure plus directe de ce mécanisme *via* une mesure électrophysiologique du rafraîchissement. Les mesures électroencéphalographiques effectuées durant le maintien en mémoire de travail suggèrent que les oscillations neurales, particulièrement dans les bandes de fréquence bêta, sont impliquées dans le rafraîchissement attentionnel.

Nos résultats confortent l'intérêt d'utiliser des techniques interventionnelles musicales et/ou rythmiques pour pallier les altérations de la mémoire de travail. Les travaux de cette thèse offrent de nouvelles perspectives pour (1) l'étude de l'altération du maintien en mémoire de travail dans le vieillissement et (2) l'effet bénéfique de la présence d'une structure temporelle régulière sur les oscillations neurales durant le maintien en mémoire de travail. À plus long-terme, l'utilisation de l'électroencéphalographie devrait permettre de mieux comprendre l'impact de ces interventions sur le fonctionnement de la mémoire de travail.

Mots-clés : Mémoire de travail, maintien, rafraîchissement attentionnel, vieillissement, régularités temporelles, électrophysiologie, oscillations neurales

ABSTRACT

Working memory is at the core of most of our daily-life activities. This cognitive function allows maintaining information at short-term while processing other information (Atkinson & Shiffrin, 1968 ; Baddeley & Hitch, 1974). Several models have agreed on the central role of attention in working memory, in particular *via* a specific maintenance mechanism: attentional refreshing (Johnson, 1992). The present PhD thesis investigated this mechanism, which is still not well known, in young and old adults.

Working memory seem to be impaired in aging, and recent studies have suggested that this impairment could be due to a deficit of attentional refreshing in old adults (Hoareau *et al.*, 2016 ; Jarjat *et al.*, 2018 ; Plancher *et al.*, 2017). A behavioral measure of refreshing was used to test the hypothesis of a slowing down of refreshing in aging. However, our results rather suggest an age-related deficit in the initiation of attentional refreshing and are thus in line with the hypothesis of an impairment (but not necessarily a slowing) of attentional refreshing in aging.

To develop a way to improve attentional refreshing in young and old adults, we focused on the dynamic attending theory (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999). Based on music cognition research, the dynamic attending theory proposes that the distribution of attentional resources can be guided in the presence of an external and temporally regular structure, resulting in a better allocation of attentional resources and enhanced perceptual and cognitive processing. As refreshing is an attentional mechanism, we hypothesized that this mechanism might benefit from the presence of temporal regularities during maintenance in working memory. Our studies revealed that the presence of an auditory, temporally regular rhythm during retention benefits indeed attentional refreshing in young adults and some in old adults who have with greater inhibition capacities.

As attentional refreshing has been investigated up to now only with indirect behavioral measures, we aimed for a more direct assessment of this mechanism by investigating electrophysiological measures of refreshing. Electroencephalographical recordings during maintenance in working memory suggested that neural oscillations, especially in the beta-band frequency range, are involved in attentional refreshing.

Our findings strengthen the interest of musical and/or rhythmical intervention techniques aiming to overcome deficits in working memory. The research of this thesis offers new perspectives for studying (1) age-related impairments of maintenance in working memory in aging and (2) the beneficial effect of the presence of a temporally regular structure on neural oscillations during maintenance in working memory. In a long-term perspective, electrophysiology could be helpful provide a better understanding of the impact of these techniques on working memory functioning.

Keywords: Working memory, maintenance, attentional refreshing, aging, temporal regularities, electrophysiology, neural oscillations

FINANCEMENTS ET LABORATOIRE DE RATTACHEMENT

Ce travail de thèse a été financé par une allocation de recherche de la Région Rhône Alpes. Ce travail a été réalisé au laboratoire d'Étude des Mécanismes Cognitifs (EMC, EA 3082), à l'université Lumière Lyon2, laboratoire qui fait partie du LabEx CORTEX (ANR-11-LABX-0042), et au sein de l'Équipe Cognition Auditive et Psychoacoustique du Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon (CNRS, UMR 5292 ; INSERM, U1028), appartenant au LabEx CeLyA (ANR-10-LABX-0060).

Le séjour de recherche (In-Doc) réalisé dans le cadre de cette thèse à l'Université d'Indiana (Bloomington, Indiana, USA) au sein du laboratoire *Memory and Perception* du Professeur Richard M. Shiffrin a été financé par le LabEx CORTEX de l'Université de Lyon.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à dire un immense merci à mes directrices de thèse, Gaën Plancher, Barbara Tillmann et Sophie Portrat, pour la qualité de leur encadrement. Merci à toutes les trois pour avoir su me guider à travers ce périple et pour m'avoir continuellement poussée à aller plus loin et à me dépasser. Merci pour les connaissances et compétences scientifiques que vous m'avez transmises. Merci pour votre bienveillance à mon égard, votre écoute, vos conseils, merci aussi pour les opportunités que vous avez créées pour moi, tant pour m'emmenner avec vous à l'autre bout du monde que pour me faire profiter de collaborations extrêmement riches. Je n'ai cessé de le répéter tout au long de cette thèse, et maintenant le travail accompli je le dis encore une fois : je n'aurais pas pu avoir de meilleures directrices de thèse.

Je remercie ensuite chaleureusement les membres du jury de thèse, François Maquestiaux, Séverine Samson, Benoît Lemaire, Anne Caclin et Steve Majerus, pour avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse. Merci à Steve et Anne pour votre bienveillance et vos conseils avisés lors du Comité de Suivi de Thèse. Merci aussi Anne pour ta collaboration sur les travaux en EEG, tes conseils m'ont été précieux pour mettre en place ce projet puis en analyser les résultats.

Je tiens aussi à remercier tous les membres du laboratoire EMC et de l'équipe CAP du CNRL pour la bonne humeur quotidienne et la richesse des échanges, les discussions animées pendant le déjeuner à l'EMC et les collations rapportées de pays lointains pour agrémenter les réunions CAP. Merci à Bernard Lété, directeur du laboratoire EMC, pour le dynamisme scientifique impulsé dans le laboratoire et les conditions idéales qui sont offertes aux doctorants pour mener à bien leurs travaux. Merci à Hanna Chainay pour avoir accepté d'être ma « directrice administrative » au début de cette thèse. Merci à Stéphanie Mazza, Eddy Cavalli et Stéphanie Massol pour vos conseils lors de ma découverte de l'EEG et des procédures de pré-traitement du signal. Merci à Alexandra Corneyllie pour m'avoir appris à poser des électrodes et aidée à automatiser le traitement des données EEG (merci Python). Merci à Amélie Pavard pour sa collaboration dans les études sur les régularités temporelles motrices.

Merci à tous les membres du *Memory and Perception Lab* à Indiana University pour votre accueil chaleureux lors de mon séjour In-Doc à Bloomington, Indiana. Merci surtout au

professeur Richard Shiffrin pour cette opportunité incroyable, son accueil bienveillant au sein de son laboratoire, sa simplicité, son ouverture d'esprit et son extraordinaire capacité à transmettre ses connaissances. Merci aussi pour les bagels et le *cream cheese* que les françaises apprécient pendant les réunions. Merci aux doctorants du *Memory and Perception Lab*, et en particulier à Kiran pour m'avoir guidée dans les méandres des procédures administratives du comité d'éthique d'Indiana University. Merci encore une fois à Gaën, et merci aussi à Ben, sans qui ce séjour n'aurait jamais eu lieu.

Merci à tous ceux que je n'ai pas encore cités et avec qui j'ai eu la chance de travailler au cours de cette thèse : Simone Dalla Bella et Gabriel Jarjat pour leurs collaborations, Evie Vergauwe pour ses conseils avisés.

Merci aux 19 étudiants que j'ai eu la chance d'encadrer au cours de ma thèse et grâce à qui autant d'études ont pu être réalisées. Merci particulièrement à Julie et Marion pour avoir été les premières et avoir placé la barre bien haut pour les suivants. Merci à Noé pour ta compréhension lors d'erreurs de programmation en cours d'expérimentation et ton travail exemplaire. Merci à Astrid et Constance pour la quantité de travail que vous avez chacune abattu pendant vos courtes semaines de stage et votre bonne humeur sans faille et communicative. Merci à Eléonore et Sara, les incroyables assistantes EEG, pour votre enthousiasme, votre humour, avec toujours beaucoup de rigueur lors des longues heures de manipulations. Je vous souhaite à tous de continuer à prendre autant de plaisir à faire ce qui vous passionne, et je souhaite particulièrement à Sara et Marion de vous épanouir au cours de vos thèses.

Merci à mes collègues représentants des doctorants à l'École Doctorale Neurosciences et Cognition, en particulier à Laurent, Nadia et Rémi, pour votre bonne humeur et votre positivité à toutes épreuves et pour être toujours prêts à faire des réunions autour d'une bière.

Merci aux 363 adultes jeunes et âgés qui ont participé aux études présentées dans cette thèse. Merci pour votre temps et pour votre curiosité.

Merci aux copains et amis, de Lyon et d'ailleurs. Merci Valentin et ses gnocchis au pesto, merci Benoît, merci aux amis bordelais. Merci à Erin, Trisha, Carol et Luca pour votre accueil, pour m'avoir fait découvrir Bloomington et ses environs et pour nos discussions interminables. Merci Erin pour avoir géré mon arrivée à merveille et pour nos débats sans fin sur les normes sociales et autres différences interculturelles. Merci Trisha pour nos échanges passionnés

autour de notre amour commun de la science. Merci Carol pour tes *To Do list* à rallonge et toujours pleines de bonnes adresses, ton sourire constant et ton énergie débordante. Merci Luca pour avoir partagé chacun de mes petits déjeuners. *As you would have said, thank you so much for being you !*

Merci Romain pour avoir été le meilleur des co-bureau. Merci pour toutes nos discussions, tes questions parfois surprenantes et pour avoir tenté de faire pousser des avocatiers, en vain. Merci à Alexandrine pour avoir été toujours disponible pour faire une pause, pour avoir été ma conseillère graphique, mais surtout pour être bien plus qu'une collègue de travail. Merci pour les heures passées à se raconter nos vies, pour tous tes conseils et ta présence au quotidien, jusqu'au dernières minutes du rendu de thèse.

Merci à la famille Mizzi, Arielle et Michel, Marie, Paul-Antoine et Thomas, Zacharie Chelsey, Fletcher et Figg pour vos encouragements, votre compréhension et surtout pour ces petits moments passés ensemble qui permettent de reprendre des forces.

Un immense merci à ma famille. Merci à mes parents, Pascale et Lionel, pour leur soutien sans faille toutes ces années et pour m'avoir appris à faire ce que j'aime, à toujours faire de mon mieux et à aller au bout de ce que j'entreprends. Merci à mes sœurs, Marine, Pauline et Salomé pour leur soutien. Merci à vous, vos amoureux et vos petits, pour tous ces moments de vie partagés et m'avoir permis de reconnecter de temps en temps à la vie réelle pendant ce processus de rédaction de thèse.

Merci à mes grand-mères pour leur curiosité et leurs encouragements. Un merci tout particulier à mamie Gisèle pour les conditions idéales que tu m'as offertes pour débiter la rédaction de cette thèse, pour les petits goûters « parce que tu travailles beaucoup quand même, il faut faire des pauses » et pour m'avoir rappelé sans cesse que rien n'est plus important que *l'instant présent*.

Enfin, merci Raphaël. Merci d'être entré dans ma vie et d'avoir partagé cette aventure avec moi, merci pour ta présence quotidienne, merci de m'avoir constamment soutenue et de m'avoir supportée jusqu'au bout. Merci pour ce motivant concours de qui fera la meilleure thèse (on attend la soutenance pour les résultats). Merci pour ta patience, ta compréhension et ton amour inconditionnels.

Je dédie ce travail à la mémoire de mon papa, Jean-Luc, et de mon papy, Christian.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS. THÉMATIQUE ET OBJECTIFS DE LA THÈSE	17
PARTIE I. INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	21
CHAPITRE 1. MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL : LE RÔLE DE L'ATTENTION.....	22
<i>Avant-propos</i>	24
1. <i>L'attention au cœur des modèles de mémoire de travail</i>	25
a. Modèle à composantes multiples : le rôle du central exécutif et du buffer épisodique	25
b. L'attention dans le modèle de Cowan.....	29
c. L'attention dans le modèle Time-Based Resource-Sharing	35
2. <i>Études empiriques du rafraîchissement attentionnel</i>	37
a. Études comportementales du rafraîchissement attentionnel.....	37
i. L'effet du coût cognitif.....	37
(1) Un mécanisme amodal	38
(2) Un mécanisme complémentaire.....	38
ii. Effets bénéfiques de consignes explicites d'utilisation du rafraîchissement	43
iii. Mesure comportementale du temps nécessaire au rafraîchissement.....	45
iv. Le rafraîchissement attentionnel : un mécanisme de réactivation des traces mnésiques	46
b. Corrélats neuronaux du rafraîchissement attentionnel	48
i. Localisation cérébrale du rafraîchissement attentionnel : études en Imagerie à Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf).....	49
ii. Étude du décours temporel du rafraîchissement attentionnel : études électrophysiologiques	54
3. <i>Conclusion : questions en suspens et implications pratiques</i>	60
a. Un mécanisme amodal de maintien en mémoire de travail	60
b. Un mécanisme attentionnel de maintien en mémoire de travail	61
c. Perspectives appliquées : Mieux comprendre les altérations de la mémoire de travail.....	62
CHAPITRE 2. LE RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL DANS LE VIEILLISSEMENT.....	63
1. <i>Un déficit de la mémoire de travail lié à l'âge : Hypothèses générales</i>	63
i. Un ralentissement général du fonctionnement cognitif	63
ii. Un déficit spécifique de l'inhibition.....	66
iii. Une réduction de la quantité de ressources attentionnelles et un difficile partage des ressources.....	70
2. <i>Le déficit du rafraîchissement attentionnel, une nouvelle perspective ?</i>	77
i. Hypothèse d'un ralentissement du rafraîchissement attentionnel.....	77
(1) Premières observations du ralentissement du rafraîchissement attentionnel.....	77
(2) Déficit du rafraîchissement attentionnel en mémoire de travail.....	79
ii. Un bénéfice du rafraîchissement attentionnel préservé ?.....	81
CHAPITRE 3. LES RÉGULARITÉS TEMPORELLES POUR GUIDER LE RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL.....	86
1. <i>Bénéfices perceptifs, cognitifs et neuronaux des régularités temporelles externes</i>	87
i. Bénéfices perceptifs	88
ii. Bénéfices cognitifs.....	93
(1) Traitement du langage	93
(2) Apprentissage	95
(3) Mémorisation	96

iii. Bénéfices neuraux	98
2. <i>Synchronisation des oscillations attentionnelles et attentes temporelles</i>	102
i. Les oscillations basses fréquence, corrélats des oscillations attentionnelles	103
ii. Les oscillations de plus haute fréquence et les mécanismes de prédiction temporelle.....	105
CHAPITRE 4. LE RÔLE DES OSCILLATIONS NEURALES DANS LE MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL	111
1. <i>Les oscillations alpha, implication dans le maintien actif ou la prévention de l'interférence ?</i>	113
i. Alpha et le maintien actif d'informations.....	113
(1) Diminution de la puissance alpha avec la charge mnésique	113
(2) Augmentation de la puissance alpha avec la charge mnésique	116
ii. Alpha et la prévention de l'interférence	118
2. <i>Les oscillations thêta</i>	123
i. Thêta fronto-médian, un mécanisme de contrôle cognitif.....	124
ii. La théorie du code neural thêta-gamma.....	127
3. <i>Les oscillations bêta, impliquées dans le maintien d'informations visuelles et verbales</i>	131
HYPOTHÈSES DE LA THÈSE	135
PARTIE II. UN DÉFICIT DU RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL DANS LE VIEILLISSEMENT	138
ÉTUDE 1. TEMPORAL DYNAMICS OF MAINTENANCE IN YOUNG AND OLD ADULTS.....	139
<i>Introduction</i>	140
<i>Method</i>	142
Participants.....	142
Material	142
Procedure	142
<i>Results</i>	143
<i>Discussion</i>	147
<i>References</i>	150
DISCUSSION INTERMÉDIAIRE	152
PARTIE III. LE RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL PLUS EFFICACE EN PRÉSENCE DE RÉGULARITÉS TEMPORELLES	154
.....	
ÉTUDE 2. BOOSTING MAINTENANCE IN WORKING MEMORY WITH TEMPORAL REGULARITIES	155
<i>Experiment 1A</i>	158
Method.....	158
Participants	158
Materials	158
Procedure.....	158
Data Analyses	158
Results and Discussion.....	159
<i>Experiment 1B</i>	159
Method.....	159
Participants	159
Materials, Procedure, Data Analyses	159
Results and Discussion.....	160
Comparison between Experiment 1A and Experiment 1B	160
<i>Experiment 2</i>	160
Method.....	160
Participants	160
Materials, Procedure, Data Analyses	160

Results and Discussion.....	160
Comparison between Experiment 1A and Experiment 2.....	160
<i>Discussion</i>	161
<i>References</i>	162
SYNTHÈSE DE L'ÉTUDE 2.....	164
ÉTUDE 3. TEMPORAL REGULARITIES ALLOW SAVING TIME FOR MAINTENANCE IN WORKING MEMORY.....	167
<i>Introduction</i>	168
Method.....	170
Participants.....	170
Materials.....	170
Procedure.....	170
<i>Results</i>	171
<i>Discussion</i>	172
<i>References</i>	175
SYNTHÈSE DE L'ÉTUDE 3.....	178
ÉTUDE 4. TEMPORAL REGULARITIES DURING MAINTENANCE BENEFIT SHORT-TERM MEMORY IN THE ELDERLY.....	181
1. <i>Introduction</i>	184
2. <i>Method</i>	188
3. <i>Results</i>	192
4. <i>Discussion</i>	196
SYNTHÈSE DE L'ÉTUDE 4.....	201
DISCUSSION INTERMÉDIAIRE.....	202
PARTIE IV. MESURE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE DU MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL.....	204
ÉTUDE 5. INDUCED-OSCILLATORY ACTIVITY DURING VISUO-SPATIAL MAINTENANCE IN WORKING MEMORY.....	205
1. <i>Introduction</i>	207
Theta-band oscillations reflect cognitive control.....	208
Alpha-band oscillations are involved in visuo-spatial maintenance and inhibition processes.....	209
Beta-band oscillations and the status quo hypothesis.....	210
Distinguishing induced from evoked oscillatory activities during maintenance in working memory.....	211
The present study.....	213
2. <i>Method</i>	214
2.1. Participants.....	214
2.2. Experimental task.....	215
2.2.1. Material.....	215
2.2.2. Procedure.....	215
2.3. Electrophysiological recordings.....	216
2.4. EEG analyses.....	217
2.4.1. Signal processing.....	217
2.4.2. Time-frequency analyses.....	218
2.5. Regions of interest and data analyses.....	218
3. <i>Results</i>	219
3.1. Behavioral results.....	219
3.2. EEG results.....	220
3.2.1. Theta-band activity (4-8 Hz).....	220
3.2.2. Alpha-band activity (8-12 Hz).....	220
3.2.3. Beta-band activity (15-25 Hz).....	221

4. <i>Discussion</i>	224
Memory load effect on induced alpha desynchronization and synchronization over occipital areas	224
Memory load effect on induced beta oscillations over parietal areas	226
Oscillatory activity in frontal-midline theta did not depend on memory load	229
Conclusion	230
DISCUSSION INTERMÉDIAIRE	232
PARTIE V. DISCUSSION GÉNÉRALE	235
RETOUR SUR LES OBJECTIFS DE LA THÈSE	236
1. <i>Guider le maintien en mémoire de travail : Le bénéfice des régularités temporelles</i>	237
i. Retour sur les résultats : Le bénéfice des régularités temporelles auditives	237
ii. Une amélioration du rafraîchissement attentionnel ?	238
iii. Un effet de la congruence entre les patterns temporels à l'encodage et lors du maintien ?	241
iv. Un bénéfice des régularités temporelles motrices ?	247
2. <i>Des résultats prometteurs pour compenser le déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement</i>	250
3. <i>Des pistes pour un marqueur électrophysiologique du rafraîchissement ?</i>	256
i. Les oscillations alpha, une difficile distinction entre inhibition et maintien	256
ii. Les oscillations thêta, une surprenante absence d'effet	258
iii. Les oscillations bêta, un candidat électrophysiologique pour le rafraîchissement	261
iv. Perspectives : De nouvelles analyses et d'autres méthodes d'étude	263
PERSPECTIVES FUTURES.....	266
1. <i>Études électrophysiologiques du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement</i>	267
i. Les oscillations bêta, marqueur d'un déficit spécifique de mémoire de travail	268
ii. Les oscillations thêta et le couplage thêta-gamma pour mieux comprendre le déclin cognitif lié à l'âge	269
iii. Les oscillations alpha, préservées dans le vieillissement ?	272
2. <i>Des modulations du marqueur électrophysiologique du rafraîchissement en présence d'un rythme auditif régulier ?</i>	275
3. <i>Application à la vie quotidienne : La musique comme outil de remédiation</i>	278
i. Bénéfice de la pratique musicale au cours de la vie : Études comparées des musiciens et non-musiciens.....	278
ii. Bénéfice cognitif de l'entraînement musical	280
CONCLUSION	284
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE	287
ANNEXES	318
ANNEXE A – ÉTUDE DE L'EFFET DE LA CONGRUENCE ENTRE LE RYTHME DE PRÉSENTATION À L'ENCODAGE ET LE RYTHME AUDITIF SUR LE MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL	319
ANNEXE B – ÉTUDE DE L'EFFET D'UN RYTHME AUDITIF DE 600 MILLISECONDES ET CONGRUENT À LA PRÉSENTATION DES ITEMS À ENCODER SUR LE MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL.....	321
ANNEXE C – ÉTUDE DE L'EFFET DE LA SYNCHRONISATION AUDITIVO-MOTRICE SUR LE MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL	323
ANNEXE D – ÉTUDE DE L'EFFET D'UN RYTHME MOTEUR IMPOSÉ SUR LE MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL.....	326
VALORISATION DES TRAVAUX DE THÈSE	329

LISTE DES TABLEAUX

PARTIE II. UN DÉFICIT DU RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL DANS LE VIEILLISSEMENT

Table 1. First and subsequent correct response times in the parity judgment task of young and old adults.....	144
---	-----

PARTIE III. LE RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL PLUS EFFICACE EN PRÉSENCE DE RÉGULARITÉS TEMPORELLES

ÉTUDE 2. BOOSTING MAINTENANCE IN WORKING MEMORY WITH TEMPORAL REGULARITIES

Table 1. Detailed description of the SOAs (in ms) separating the sounds of the 12 sequences used in experiment 1B.	160
---	-----

ÉTUDE 4. TEMPORAL REGULARITIES DURING MAINTENANCE BENEFIT SHORT-TERM MEMORY IN THE ELDERLY

Table 1. Scores obtained by the participants in the neuropsychological tests.	190
Table 2. Correlations between difference of memory performance between Rhythm and Silence condition and neuropsychological and perceptual evaluations.....	193

LISTE DES FIGURES

PARTIE I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

- Figure 1. Illustration simplifiée du modèle « des processus emboîtés » de Cowan (1988, 1995, 1999, 2005). 31
- Figure 2. Représentation schématique des paradigmes d'empan simple et d'empan complexe. M et T réfèrent aux items à maintenir et à traiter, respectivement. 33
- Figure 3. Trois façons de moduler le coût cognitif de la tâche concurrente au maintien. 36
- Figure 4. Illustration du couplage thêta-gamma..... 130

PARTIE II. UN DÉFICIT DU RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL DANS LE VIEILLISSEMENT

- Figure 1. Illustration of the experimental paradigm with two memoranda (i.e., list length of two). 142
- Figure 2. First and subsequent correct response times in the parity judgment task of young and old adults..... 145

PARTIE III. LE RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL PLUS EFFICACE EN PRÉSENCE DE RÉGULARITÉS TEMPORELLES

ÉTUDE 2. BOOSTING MAINTENANCE IN WORKING MEMORY WITH TEMPORAL REGULARITIES

- Figure 1. Schematic presentation of the experimental design 159
- Figure 2. Recall performance (with a maximum of 6 letters) for Experiment 1A (A), 1B, (B) and 2 (C) according to the experimental condition (rhythm, silent) and the order of the condition. 159

ÉTUDE 3. TEMPORAL REGULARITIES ALLOW SAVING TIME FOR MAINTENANCE IN WORKING MEMORY

- Figure 1. Schematic representation of the experimental design. 171
- Figure 2. Recall performance (with a maximum of six letters) according to CL (low, high) and rhythm conditions (rhythm, silent). 172

ÉTUDE 4. TEMPORAL REGULARITIES DURING MAINTENANCE BENEFIT SHORT-TERM MEMORY IN THE ELDERLY

- Figure 1. Memory performance difference between the two experimental conditions (Δ Rhythm-Silence) are reported for each participant as a function of the Stroop score for weakly-interfering information. 194
- Figure 2. Recall performance (with a maximum of six letters) presented as a function of the experimental condition (rhythm vs. silence) and Inhibition profile (low vs. high inhibitory capacities)..... 195

PARTIE IV. MESURE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE DU MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL

- Figure 1. Schematic representation of experimental paradigm without processing task during the retention interval for trials with two memoranda. 216
- Figure 2. Mean induced alpha power relative to baseline depending on memory load conditions 221
- Figure 3. Mean induced beta power relative to baseline depending on memory load conditions 223

PARTIE V. DISCUSSION GÉNÉRALE

- Figure 5. Représentation schématique des études réalisées et des études futures nécessaires pour tester l'hypothèse de la congruence entre le rythme de présentation à l'encodage et le rythme auditif (hypothèse Congruence) et l'hypothèse de la congruence entre les subdivisions du rythme auditif et le rythme de rafraîchissement (hypothèse Subdivisions). 246

ANNEXES

- Figure A.1. Nombre moyen de lettres correctement rappelées en fonction du tempo du rythme auditif (sans rythme, 600 ms ou 1000 ms).. 320
- Figure B. 1. Nombre moyen de lettres correctement rappelées en du rythme auditif (absent, présent). 322
- Figure C. 1. Nombre moyen de lettres correctement rappelées en fonction du rythme moteur (absent, présent) et du rythme auditif (absent, présent). 324
- Figure D. 1. Nombre moyen de lettres correctement rappelées en fonction du rythme moteur (sans rythme, rythme libre ou rythme imposé). 327

AVANT-PROPOS.

Thématique et Objectifs de la thèse

De nombreuses activités quotidiennes nécessitent de faire plusieurs choses à la fois, plus particulièrement de mémoriser des informations tout en faisant autre chose en même temps. Le cuisinier doit se souvenir des ingrédients déjà mis dans le plat tout en pesant et mélangeant les nouveaux ingrédients ; la conductrice doit se souvenir des panneaux de signalisation qu'elle vient de voir tout en manœuvrant son véhicule et en observant l'environnement extérieur ; pendant le concert, le guitariste doit se souvenir des mesures précédentes tout en continuant à jouer, faute de quoi il serait incapable de suivre le morceau et ne serait plus en synchronie avec le reste du groupe ; à la saison des semis, la jardinière doit se souvenir de l'endroit où elle vient de mettre les plants de pommes de terres pour ne pas y planter aussi les navets (l'experte en permaculture sait bien que ces deux légumes-racines se feraient concurrence pour accéder aux nutriments) ; le lecteur doit se souvenir du concept développé dans le paragraphe précédent pour suivre l'argumentaire de la thèse qu'il est en train de lire. La mémoire de travail – cette fonction cognitive permettant de maintenir des informations en mémoire tout en traitant d'autres informations (Atkinson & Shiffrin, 1968 ; Baddeley & Hitch, 1974) – est au cœur de notre vie quotidienne.

Les travaux menés dans le cadre de cette thèse se sont intéressés à un mécanisme spécifique de maintien des informations en mémoire de travail : **le rafraîchissement attentionnel**. La Partie I, divisée en quatre chapitres, présentera les bases théoriques sous-jacentes à ce travail de thèse. Le rafraîchissement attentionnel est un mécanisme encore assez mal connu mais reçoit un intérêt croissant depuis la dernière décennie. Ce mécanisme exécutif a été initialement proposé sous le terme de « refreshing » par Johnson (1992) qui le définit comme la capacité à penser brièvement à une information qui n'est plus perceptivement

présente. Dans le contexte de la mémoire de travail, il permettrait de contrecarrer le déclin des traces mnésiques en maintenant leur activation à un niveau suffisant pour qu'elles ne soient pas oubliées (e.g., Barrouillet, Bernardin, & Camos, 2004). L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre le fonctionnement du rafraîchissement attentionnel en adoptant trois axes d'investigation. Premièrement, nous avons tenté de mieux comprendre comment un **déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement** pourrait permettre d'expliquer l'altération de la mémoire de travail avec l'âge. Deuxièmement, nous avons étudié la possibilité d'**améliorer l'efficacité du rafraîchissement attentionnel des personnes jeunes et âgées**. Troisièmement, nous nous sommes intéressées aux **indices électrophysiologiques du rafraîchissement attentionnel**.

Les bases théoriques sous-jacentes à ce travail de thèse seront présentées dans la Partie I. Le Chapitre 1 s'attardera sur trois modèles théoriques qui s'accordent sur un rôle central de l'attention dans le maintien en mémoire de travail (Baddeley, 2000 ; Barrouillet *et al.*, 2004 ; Cowan, 1999) et présentera les études comportementales et neurophysiologiques appuyant la proposition d'un mécanisme de maintien attentionnel en mémoire de travail. Le Chapitre 2 abordera différentes propositions théoriques qui permettent d'expliquer l'altération de la mémoire de travail dans le vieillissement sain. Jusqu'ici il avait été proposé que l'altération de la mémoire de travail avec l'âge pourrait être due à des facteurs généraux tels que la vitesse de traitement, les capacités d'inhibition ou la quantité de ressources attentionnelles disponibles. Plus récemment, une autre hypothèse, celle d'un déficit spécifique à la mémoire de travail, et particulièrement du mécanisme de rafraîchissement attentionnel, a été formulée. Plusieurs études ont mis en évidence un ralentissement du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés (Hoareau, Lemaire, Portrat, & Plancher, 2016 ; Johnson, Reeder, Raye, & Mitchell, 2002 ; Plancher, Boyer, Lemaire, & Portrat, 2017). Le Chapitre 3 détaillera les propositions et les arguments empiriques qui nous ont amenés à suggérer une amélioration du rafraîchissement attentionnel par le biais de régularités temporelles, et présentera notamment la *théorie de l'attention dynamique* issue du champ de la cognition musicale (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999). D'après cette théorie, la présence d'une structure temporelle régulière permettrait de guider l'attention et d'en améliorer l'allocation, bénéficiant ainsi au fonctionnement cognitif. Puisque (1) le

rafraîchissement est un mécanisme attentionnel et (2) les régularités temporelles permettent une meilleure allocation des ressources attentionnelles, nous proposons que l'efficacité du rafraîchissement attentionnel pourrait être améliorée en présence d'une structure temporelle régulière.

Les techniques d'investigation comportementales existantes à l'heure actuelle constituent des mesures indirectes du rafraîchissement attentionnel. Pour mieux comprendre le fonctionnement du mécanisme de rafraîchissement, il serait intéressant d'utiliser une technique de mesure plus directe. Dans cet objectif, nous nous sommes orientées vers l'électrophysiologie et, plus précisément, vers les oscillations neurales. Les oscillations neurales semblent impliquées dans les mécanismes en jeu en mémoire de travail. Les travaux en faisant état sont présentés dans le Chapitre 4.

Les travaux expérimentaux menés dans le cadre de cette thèse seront présentés dans les Parties II à IV. L'Étude 1, présentée dans la Partie II, cherchait à tester l'hypothèse du ralentissement du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés en utilisant une mesure plus directe du temps nécessaire au rafraîchissement d'une information. Les Études 2 à 4, présentées dans la Partie III, ont testé l'hypothèse d'une amélioration de l'efficacité du rafraîchissement attentionnel en présence de régularités temporelles auditives. Au cours de l'Étude 5 présentée dans la Partie IV, nous avons cherché à identifier les oscillations neurales impliquées spécifiquement dans le rafraîchissement attentionnel. À plus long terme, il serait intéressant de mettre en lien les indices électrophysiologiques du rafraîchissement, son altération dans le vieillissement et son amélioration en présence d'une structure temporelle régulière.

Nous reviendrons finalement sur les résultats de nos études pour mieux comprendre leurs implications théoriques et les questionnements qu'ils suscitent (Partie V). Nous suggérerons des directions à suivre pour les futures recherches dans le prolongement de cette thèse. Principalement, nous tenterons d'apporter des éléments de réponse sur l'utilité de l'électrophysiologie dans l'étude de l'altération du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement et dans l'évaluation du bénéfice des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail. Les travaux de cette thèse suggèrent que les interventions rythmiques

et/ou musicales pourraient améliorer l'efficacité du rafraîchissement attentionnel, et ce notamment chez les adultes âgés.

PARTIE I.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

CHAPITRE 1

Maintien en mémoire de travail : Le rôle de l'attention

En vue d'une publication, ce chapitre de thèse a été co-écrit avec Gabriel Jarjat, en collaboration avec Barbara Tillmann et Pascal Hot et sous la direction de Gaën Plancher et Sophie Portrat.

L'article est en cours de préparation, il est retranscrit en version manuscrite.

Note : Par souci de clarté au sein du document de thèse, les références des articles retranscrits en version manuscrite sont incluses dans les références générales à la fin du présent document.

Titre : Maintien en mémoire de travail : le rôle de l'attention

Auteurs : Lison FANUEL ^{a,b,c *}, Gabriel JARJAT ^{d,e *}, Barbara TILLMANN ^{b,c}, Pascal HOT ^e, Gaën PLANCHER ^{a ***} & Sophie PORTRAT ^{d **}

Affiliations :

^a Laboratoire d'Étude des Mécanismes Cognitifs, Université Lyon 2, Bron, FRANCE

^b CNRS, UMR5292 ; INSERM, U1028 ; Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon, équipe Cognition Auditive et Psychoacoustique, Lyon, FRANCE

^c Université Lyon 1, Lyon, FRANCE

^d Univ. Grenoble Alpes, CNRS, LPNC, 38000 Grenoble, France

^e LPNC, Univ. Savoie Mont blanc, 73000 Chambéry, France

* Partage du statut de premier auteur

** Partage du statut de dernier auteur

AVANT-PROPOS	24
1.L'ATTENTION AU CŒUR DES MODÈLES DE MÉMOIRE DE TRAVAIL	25
A. MODÈLE À COMPOSANTES MULTIPLES : LE RÔLE DU CENTRAL EXÉCUTIF ET DU BUFFER ÉPISODIQUE	25
B. L'ATTENTION DANS LE MODÈLE DE COWAN	29
C. L'ATTENTION DANS LE MODÈLE TIME-BASED RESOURCE-SHARING	35
2.ÉTUDES EMPIRIQUES DU RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL	37
A. ÉTUDES COMPORTEMENTALES DU RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL	37
i. <i>L'effet du coût cognitif</i>	37
(1) Un mécanisme amodal	38
(2) Un mécanisme complémentaire	38
ii. <i>Effets bénéfiques de consignes explicites d'utilisation du rafraîchissement</i>	43
iii. <i>Mesure comportementale du temps nécessaire au rafraîchissement</i>	45
iv. <i>Le rafraîchissement attentionnel : un mécanisme de réactivation des traces mnésiques</i>	46
B. CORRÉLATS NEURONAUX DU RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL	48
i. <i>Localisation cérébrale du rafraîchissement attentionnel : études en Imagerie à Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf)</i>	49
ii. <i>Étude du décours temporel du rafraîchissement attentionnel : études électrophysiologiques</i>	54
3.CONCLUSION : QUESTIONS EN SUSPENS ET IMPLICATIONS PRATIQUES	60
A. UN MÉCANISME AMODAL DE MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL	60
B. UN MÉCANISME ATTENTIONNEL DE MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL	61
C. PERSPECTIVES APPLIQUÉES : MIEUX COMPRENDRE LES ALTÉRATIONS DE LA MÉMOIRE DE TRAVAIL	62

Avant-propos

La mémoire de travail correspond à l'ensemble des processus mis en jeu pour maintenir, dans un état d'accessibilité privilégié, les informations nécessaires à la réalisation d'une tâche cognitive en cours (Cowan, 2017). Dans plusieurs modèles de mémoire de travail, les processus attentionnels ont une importance particulière et sont souvent placés au cœur de son fonctionnement (e.g., Baddeley, 2012 ; Barrouillet & Camos, 2015 ; Cowan, 2005 ; Kane, Conway, Hambrick, & Engle, 2007 ; Oberauer, 2002). Cet article vise à préciser le rôle de l'attention dans le maintien en mémoire de travail au travers de trois modèles influents. Les études comportementales et neurophysiologiques appuyant les propositions de ces modèles seront ensuite présentées.

Le modèle à composantes multiples, initialement proposé par Baddeley et Hitch (1974), décrit l'attention comme jouant un rôle dans deux de ses composantes : le central exécutif et le buffer épisodique (Baddeley, 2000). Le rôle du buffer épisodique est proche de celui du focus attentionnel proposé dans le modèle des "processus emboîtés" de Cowan (1995, 1999, 2005). Dans le modèle de Cowan, le focus attentionnel est un mécanisme à capacité limitée placé au centre du fonctionnement de la mémoire de travail. Plus précisément, le focus attentionnel soutient les fonctions de maintien et de traitement des informations en mémoire de travail. Ainsi, son utilisation doit être partagée entre les deux fonctions. Enfin, le modèle de partage temporel des ressources attentionnelles (Barrouillet *et al.*, 2004 ; Barrouillet & Camos, 2015) propose que ce partage de l'attention entre le maintien et le traitement des informations est temporellement contraint.

De nombreuses études comportementales sont compatibles avec ces propositions théoriques offrant un rôle central à l'attention dans le maintien en mémoire de travail. En particulier, la modulation du coût cognitif imposé par une tâche concurrente au maintien d'informations permet de manipuler les possibilités de mise en œuvre du rafraîchissement attentionnel. Ces études soutiennent l'hypothèse d'un mécanisme attentionnel et amodal nommé *rafraîchissement attentionnel*. Actuellement, de nombreuses recherches visent à mieux définir et comprendre ce mécanisme de maintien. Les paradigmes expérimentaux impliquant l'instruction explicite de rafraîchir l'information mettent en évidence que ce mécanisme peut être contrôlé volontairement. Les mesures comportementales du temps nécessaire pour rafraîchir une information en mémoire de travail suggèrent un mécanisme de

rafraîchissement rapide. De récentes études permettent une meilleure définition du mode d'action du rafraîchissement en proposant qu'il consiste à réactiver les traces mnésiques et leurs propriétés perceptives. En complément de ces aspects comportementaux, des études neurophysiologiques ont investigué les corrélats neuronaux du rafraîchissement attentionnel. Les techniques d'Imagerie à Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf), en identifiant les régions cérébrales impliquées dans le rafraîchissement, apportent des arguments en faveur d'un mécanisme attentionnel et impliqué dans le maintien d'informations de différentes natures. Les études électrophysiologiques ont permis d'étudier le déroulement temporel du rafraîchissement attentionnel et suggèrent des corrélats neuronaux communs aux mécanismes attentionnels et au rafraîchissement. En résumé, l'ensemble des études comportementales et neurophysiologiques suggère l'implication d'un mécanisme amodal et attentionnel dans le maintien en mémoire de travail et souligne l'importance d'investiguer encore davantage le fonctionnement du rafraîchissement attentionnel.

1. L'attention au cœur des modèles de mémoire de travail.

De nombreux modèles de la mémoire de travail ont été proposés. A l'heure actuelle, les trois modèles les plus influents (e.g., Baddeley, 2000 ; Barrouillet & Camos, 2015 ; Cowan, 2005) s'accordent sur un rôle central de l'attention en mémoire de travail, et particulièrement dans le maintien en mémoire de travail.

- a. Modèle à composantes multiples : le rôle du central exécutif et du buffer épisodique

Le chapitre publié par Baddeley et Hitch (Baddeley & Hitch, 1974) est à l'origine du modèle de mémoire de travail certainement le plus connu. Cette publication avait pour objectif d'explorer ce système¹ auquel on attribuait une place centrale dans l'apprentissage à long terme (Atkinson & Shiffrin, 1968, 1971 ; Waugh & Norman, 1965), la résolution de problèmes (Hunter, 1964) et la compréhension du langage (Rumelhart, Lindsay, & Norman, 1972). En effet, comme le notent Baddeley et Hitch (Baddeley & Hitch, 1974, pp. 47-48) « *malgré la fréquence avec laquelle on a attribué à la mémoire à court terme ce rôle de mémoire*

¹ Plus souvent appelé mémoire à court terme à cette période.

opérationnelle, ou mémoire de travail, les preuves empiriques d'une telle considération sont remarquablement rares ». Les auteurs se sont donc attachés à répondre à la question suivante : les tâches de raisonnement, de compréhension et d'apprentissage reposent-elles sur l'utilisation d'un système de mémoire commun ? Pour cela, Baddeley et Hitch (1974) ont construit une série d'expériences où les participants devaient réaliser des doubles tâches incluant une activité de traitement d'informations et une activité de mémorisation. Plus précisément, les participants devaient réaliser une tâche de raisonnement verbal, de compréhension orale ou d'apprentissage de listes de mots tout en mémorisant des séries d'un, deux ou six chiffres. Les auteurs ont observé que les temps de réponse aux activités de traitement étaient affectés par l'introduction d'une charge mémorielle concurrente. La qualité des réponses aux activités de traitement n'était, quant à elle, que peu différente d'une condition sans tâche de mémorisation (voire même strictement similaire lorsque la charge mémorielle était inférieure à 6 items). Pour Baddeley et Hitch (1974), la consistance de ce pattern de résultats à travers les différentes activités de traitement (raisonnement, compréhension, apprentissage) suggérait un système commun à ces différentes activités. Néanmoins, le fait que la qualité des performances de traitement ne soit pas (i.e. lors de la mémorisation d'un, deux chiffres), ou peu (i.e., lors de la mémorisation de six chiffres) affectées par une charge mémorielle concurrente suggérait, selon les auteurs, que le système de mémoire utilisé pour réaliser ces doubles tâches n'était sans doute pas complètement flexible. Pour Baddeley et Hitch (1974), la mémoire à court terme, qu'ils préfèrent nommer mémoire de travail, se composerait de plusieurs composantes, dont une serait exclusivement réservée au maintien d'informations alors qu'une autre serait dévolue en priorité au traitement d'informations. Notons ici que cette interprétation est basée sur l'analyse des bonnes réponses aux activités de traitement. Selon Barrouillet et Camos (2015), si Baddeley et Hitch avaient interprété leurs résultats au regard de l'augmentation des temps de réponses en présence d'une charge mnésique, et non au regard de la stabilité des bonnes réponses, la décomposition de la mémoire de travail en composantes multiples n'aurait sans doute pas été nécessaire. Nous développerons plus en détail cette idée dans la sous-section consacrée au modèle Time-Based Resource-Sharing (TBRS), développé par Barrouillet, Camos et leurs collaborateurs (Barrouillet *et al.*, 2004 ; Barrouillet & Camos, 2015). En effet, contrairement à Baddeley et Hitch (1974), qui conçoivent un fonctionnement de la mémoire de travail

contraint par sa structure (i.e., différentes composantes), le modèle TBRS a été développé en plaçant des contraintes temporelles au cœur du fonctionnement de la mémoire de travail.

Bien que les bases du modèle à composantes multiples aient été posées dans la publication de 1974, il a été spécifié plus en détail dans une publication ultérieure (Baddeley, 1986). La *boucle phonologique* et le *calepin visuo-spatial* formaient la partie réservée au maintien des informations, tandis que le *central exécutif* était dévolu en priorité au traitement des informations. La boucle phonologique et le calepin visuo-spatial sont tous deux composés d'un espace de stockage passif des informations, verbales et visuo-spatiales respectivement, et d'un mécanisme de maintien, spécifique à la nature des informations de la composante. Ainsi, la boucle phonologique comprend un mécanisme de répétition pour les informations verbales et le calepin visuo-spatial comprend un mécanisme de répétition des informations visuo-spatiales. Inspiré du modèle de contrôle attentionnel de l'action de Norman et Shallice (1986), le central exécutif est, quant à lui, assimilé à un système général de contrôle attentionnel mis en jeu dans des situations cognitives non routinières. Notons que dans leur publication de 1974, Baddeley et Hitch postulaient que le central exécutif pouvait être impliqué dans le maintien des informations lorsque les capacités des composantes de maintien étaient dépassées. Dans la publication de 1986, Baddeley ne fera plus mention de ce rôle. L'hypothèse de l'implication de l'attention dans le maintien des informations sera abandonnée plus explicitement dans la publication de Baddeley et Logie (1999). Le central exécutif serait en charge exclusivement de la manipulation et du traitement des informations au travers de ses capacités à (i) diviser l'attention, (ii) orienter l'attention, (iii) focaliser l'attention et (iv) faire le lien entre mémoire de travail et mémoire à long terme (Baddeley, 1996 ; Baddeley & Logie, 1999).

Cette conceptualisation de la mémoire de travail séparée en trois sous-systèmes a été particulièrement fructueuse pour étudier et expliquer de nombreux résultats expérimentaux (voir Baddeley, 2000 pour une revue). Néanmoins, comme le note Baddeley lui-même (2000), il y a toujours eu des résultats expérimentaux difficilement conciliables avec une telle modélisation de la mémoire de travail. Par exemple, dans le cadre de ce modèle, empêcher l'utilisation de la boucle phonologique pour maintenir des informations verbales devrait avoir un effet considérable sur leur rappel subséquent. Pourtant, dans ces conditions entravant l'utilisation de la boucle, bien que l'on observe effectivement une diminution des capacités de

mémorisation, l'effet est loin d'être dramatique. Par exemple, Baddeley, Lewis et Vallar (Baddeley, Lewis, & Vallar, 1984) ont observé que le nombre moyen de chiffres présentés auditivement passait de 7, dans une condition sans suppression de la boucle phonologique, à 5, dans une condition où l'utilisation de la boucle était perturbée. Comment sont alors maintenues les informations dans ces conditions ? Une possibilité serait que lorsque la boucle phonologique n'est pas disponible, les informations sont stockées et maintenues dans le calepin visuo-spatial sous forme visuelle. Dans ce cas, empêcher l'utilisation de la boucle phonologique devrait rendre le maintien des informations très sensibles à des effets de similarités visuelles. A l'inverse de cette prédiction, Logie, Della Sala, Wynn et Baddeley (2000) ont observé que l'effet de similarité visuelle de listes de mots et de listes de lettres à mémoriser était faible. De plus, l'effet de similarité visuelle n'était pas limité à la condition entravant l'utilisation de la boucle phonologique. Autrement dit, ce pattern de résultats indique que les informations verbales ne sont pas maintenues *via* le calepin visuo-spatial lorsque la boucle n'est pas disponible et que lorsque cette dernière est disponible, les informations ne sont pas uniquement maintenues sous forme phonologique, mais elles mêlent propriétés phonologiques et visuelles. Ainsi, Baddeley (Baddeley, 2000) propose d'ajouter au modèle une quatrième composante, le *buffer épisodique*, permettant, en lien avec le central exécutif, de créer, manipuler et stocker ces informations *multidimensionnelles*.

Baddeley (2000) décrit le buffer épisodique comme étant le sous-système, à capacité limitée, capable de stocker des informations sous forme multidimensionnelle. Le buffer épisodique fournit ainsi une interface entre les informations de différentes formes issues de la boucle phonologique, du calepin visuo-spatial, et de la mémoire à long terme. Le buffer épisodique est placé sous le contrôle du central exécutif, responsable de l'intégration (*binding*) de ces différentes informations en des épisodes multidimensionnels, stockés eux aussi dans le buffer épisodique. De plus, le maintien des informations dans le buffer épisodique dépend aussi des processus attentionnels du central exécutif (Repovs & Baddeley, 2006). En effet, du fait de la nature multidimensionnelle des informations qu'il contient, le buffer épisodique ne comprend pas de mécanisme de maintien spécifique des informations, contrairement à la boucle phonologique et au calepin visuo-spatial. Autrement dit, en plaçant le central exécutif au centre du fonctionnement du buffer épisodique, l'attention est

considérée comme un mécanisme général de maintien d'informations dans le modèle à composantes multiples.

En introduisant le buffer épisodique, le modèle à composantes multiples s'est détaché, au moins en partie, d'une séparation entre le domaine verbal et visuo-spatial qui était au cœur des versions précédentes du modèle. En effet, la considération des informations multidimensionnelles par Baddeley a mis explicitement le doigt sur la nécessité, dans un modèle de mémoire de travail, d'intégrer un (ou des) mécanisme(s) de manipulation et de maintien général des informations, ce qui permet de rendre compte de notre capacité à créer, manipuler et maintenir des informations/épisodes multidimensionnelles. Ces informations étant de nature multidimensionnelle, elles ne peuvent être maintenues par un mécanisme *spécifiquement* verbal ou visuo-spatial, mais nécessitent un mécanisme de maintien *général* de l'information. Selon Baddeley et collègues, ce mécanisme de maintien général des informations repose sur l'attention au travers des processus du central exécutif. L'ajout du buffer épisodique a considérablement rapproché le modèle à composantes multiples d'un autre modèle influent de mémoire de travail, à savoir le modèle des "processus emboîtés" de Cowan (1988, 1995, 1999, 2005). Baddeley (e.g., Baddeley, 2012) conçoit d'ailleurs explicitement le buffer épisodique comme une composante très proche du focus attentionnel développé dans le modèle de Cowan.

b. L'attention dans le modèle de Cowan

L'attention, sous la forme du concept de *focus attentionnel*, est au centre du modèle des « processus emboîtés » proposé initialement en 1988 puis développé par Nelson Cowan (e.g., Cowan, 1988 1995, 1999, 2005). Dans la continuité de Broadbent (e.g., 1958) et Atkinson et Shiffrin (1968, 1971), Cowan propose un modèle général de traitement de l'information qui se focalise principalement sur les contraintes mutuelles qui s'exercent entre processus attentionnels et mémoriels dans le fonctionnement cognitif. Dans ce modèle, lorsqu'un stimulus est perçu par un individu, il entre d'abord dans la *mémoire sensorielle* (voir aussi Atkinson & Shiffrin, 1968 ; Sperling, 1960), qui préserve ses propriétés physiques (e.g., acoustiques, visuelles, tactiles) pour une période de l'ordre de quelques centaines de millisecondes. En parallèle, les informations contenues dans la *mémoire à long terme* sous forme inactive et correspondant à ses propriétés physiques commencent à être activées, ce qui entraîne le codage du stimulus. L'ensemble de codes activés provenant de la mémoire à

long terme et représentant le stimulus forme un sous-ensemble de la mémoire à long terme : la *mémoire activée*. Parmi les informations de la mémoire activée, un nombre restreint peut être placée dans le *focus attentionnel* où elles sont directement disponibles pour être manipulées. Le focus attentionnel est donc constitué d'informations très fortement activées qui correspondent, selon Cowan, aux informations actuellement dans le champ de la conscience d'un individu. Les informations dans le focus attentionnel sont préservées des phénomènes d'oubli liés aux interférences et/ou au déclin temporel.

Pour Cowan (1988, 1995, 1999, 2005), il existerait deux voies d'accès au focus attentionnel. D'une part, le focus attentionnel pourrait être orienté automatiquement par des stimuli extérieurs particulièrement saillants (e.g., bruit fort, propre prénom) qui entreraient ainsi dans le focus attentionnel sans contrôle volontaire de l'attention. Néanmoins, tout comme dans le modèle à composantes multiples, Cowan décrit aussi un ensemble de processus en charge du contrôle volontaire de l'attention. Réunis au sein du *central exécutif*, ces processus volontaires permettent d'orienter le focus attentionnel vers des stimuli (informations externes) ou des informations de la mémoire activée et/ou la mémoire à long terme (informations internes). Ainsi, la deuxième voie d'accès au focus attentionnel serait sous le contrôle des individus *via* des processus volontaires d'orientation du focus attentionnel. En outre, le contrôle du contenu du focus attentionnel repose sur la capacité à volontairement détourner le focus attentionnel de certaines informations (e.g., Cowan, 2005). Ainsi, la conception du traitement de l'information dans le modèle de Cowan inclut un nombre restreint de composantes basiques (i.e., ensemble de processus) s'intégrant les uns avec les autres de manière hiérarchique (Figure 1). La mémoire de travail dans le modèle de Cowan est donc définie comme - *l'ensemble des processus mis en jeu pour maintenir, dans un état d'accessibilité privilégié, les informations nécessaires à la réalisation d'une tâche cognitive en cours* - et correspond à la combinaison des processus et contraintes de la mémoire activée, du focus attentionnel et du central exécutif. Les limites de capacité de la mémoire de travail résultant des limites de ces différentes composantes, en particulier celles de la mémoire activée et du focus attentionnel, il convient de les présenter plus en détails.

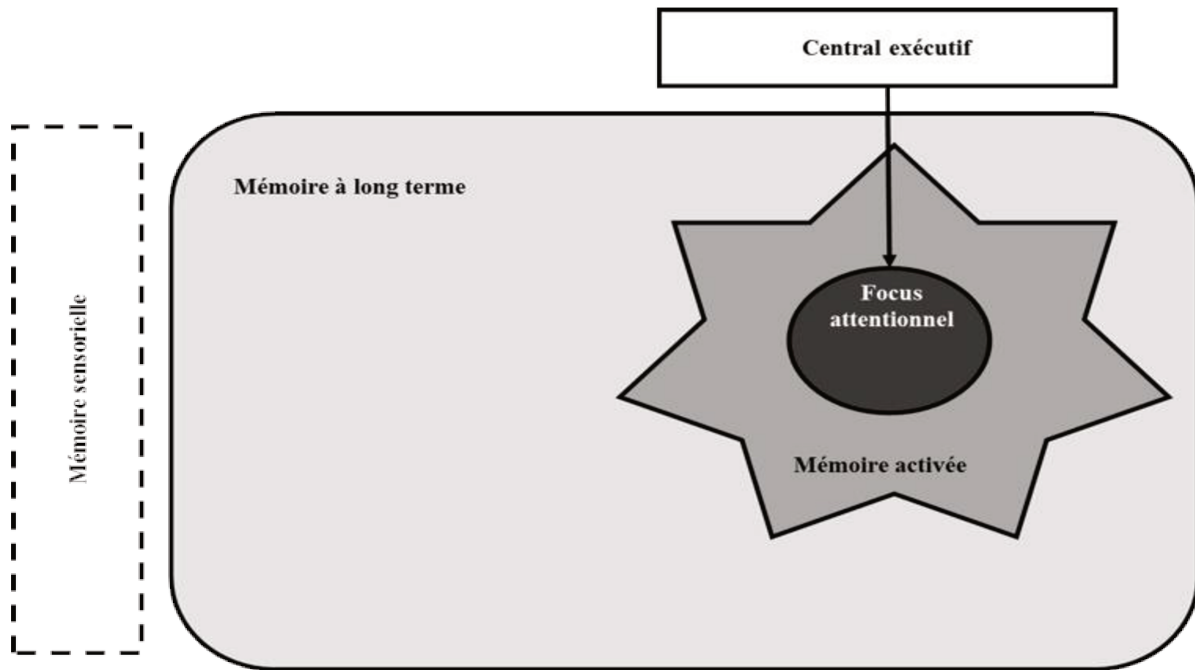


Figure 1. Illustration simplifiée du modèle « des processus emboîtés » de Cowan (1988, 1995, 1999, 2005).

Premièrement, selon Cowan, la mémoire activée est limitée temporellement. Cowan envisage deux sources d'oubli des informations en mémoire activée qui mèneraient, au-delà d'un certain temps, au retour des informations à leur état initial inactif en mémoire à long terme. Plus précisément, Cowan défend l'idée que les informations subissent une baisse d'activation non seulement du fait de phénomènes d'interférences, mais aussi par le simple passage du temps (i.e., déclin temporel). Deuxièmement, le focus attentionnel disposerait quant à lui d'une capacité limitée, qui peut être mesurée comme un nombre fixe d'informations complexes, ou *chunks*. Dans une revue de la littérature, Cowan (2001) présente plusieurs données empiriques qui convergent vers l'estimation d'une capacité du focus attentionnel limitée à 4 ± 1 informations (Cowan, 2001, 2010 ; Cowan, Chen, & Rouder, 2003). Néanmoins, d'autres études suggèrent que la capacité du focus attentionnel est limitée à un seul élément (e.g., Garavan, 1998 ; McElree, 1998, 2001, 2006 ; Oberauer, 2002 ; Oberauer & Kliegl, 2006). Cette hypothèse est supportée, entre autres, par le fait que le dernier item d'une liste possède un niveau d'accessibilité privilégié comparé aux autres items. Par exemple, quand une liste d'items est présentée à des participants, suivie de la présentation d'une cible que les participants doivent juger comme présente ou absente de la liste présentée (i.e., tâche de reconnaissance de cible), les temps de réponse sont plus rapides quand la cible correspond au dernier item de la liste (e.g., McElree & Doshier, 1989 ; Öztekin, Davachi, & McElree, 2010 ;

voir aussi Vergauwe *et al.*, 2016 ; Vergauwe & Langerock, 2017). Ces résultats semblent incompatibles avec la conception d'un focus attentionnel limité à quatre éléments. En effet, dans la conception du focus attentionnel proposé par Cowan, les quatre derniers éléments présentés sont supposés être dans le focus attentionnel où ils ne sont ni sensibles aux interférences, ni sensibles au déclin temporel. Ainsi, les quatre derniers items devraient avoir un niveau d'accessibilité équivalent. Les temps de réponse pour ces quatre derniers éléments devraient donc être identiques entre eux, mais plus rapide que les items présentés en début de liste, qui pour leur part sont en dehors du focus attentionnel. Pour rendre compte de ces phénomènes, Cowan a proposé, dans un premier temps, l'idée d'une flexibilité du focus attentionnel pouvant 'zoomer' sur un seul élément mais aussi 'dézoomer', pour inclure jusqu'à quatre éléments (Cowan, 2001). Dans un second temps, Cowan a suggéré que les éléments dans le focus attentionnel ont des niveaux de priorité différents (e.g. Cowan, 2005, 2017). Ainsi, les différents temps de réponse observés lors d'une tâche de reconnaissance de cible s'expliquent par le fait que le dernier item présenté aurait un niveau de priorité plus élevé que les autres items de la liste.

Selon Cowan (1999), le focus attentionnel a une fonction similaire à la répétition subvocale du modèle à composantes multiples. Ainsi, l'activation des items de la mémoire activée peut être maintenue en faisant circuler les informations dans le focus attentionnel. Le focus peut être dirigé intentionnellement dans ce but précis, mais les processus du central exécutif peuvent également accomplir des opérations particulières qui réactivent les items en mémoire. Par exemple, lors d'une recherche parmi un ensemble d'items (*memory search*), chaque item entrerait brièvement dans le focus attentionnel pour être examiné et se retrouverait par là-même réactivé (Cowan, 1992 ; Cowan *et al.*, 1998). De récents travaux corroborent cette hypothèse de l'implication de la recherche en mémoire comme mécanisme de maintien de l'information (Vergauwe & Cowan, 2014, 2015). Les items stockés dans la mémoire activée peuvent donc être réactivés et maintenus en mémoire grâce au focus attentionnel.

Le cadre théorique proposé par Cowan a récemment permis d'interpréter des résultats expérimentaux en apparence contre-intuitifs. Dans une série d'expériences, McCabe (2008) a montré que les performances de rappel immédiat étaient meilleures dans des tâches d'empan simple (i.e., présentation de séries d'items que les participants doivent rappeler) que dans des

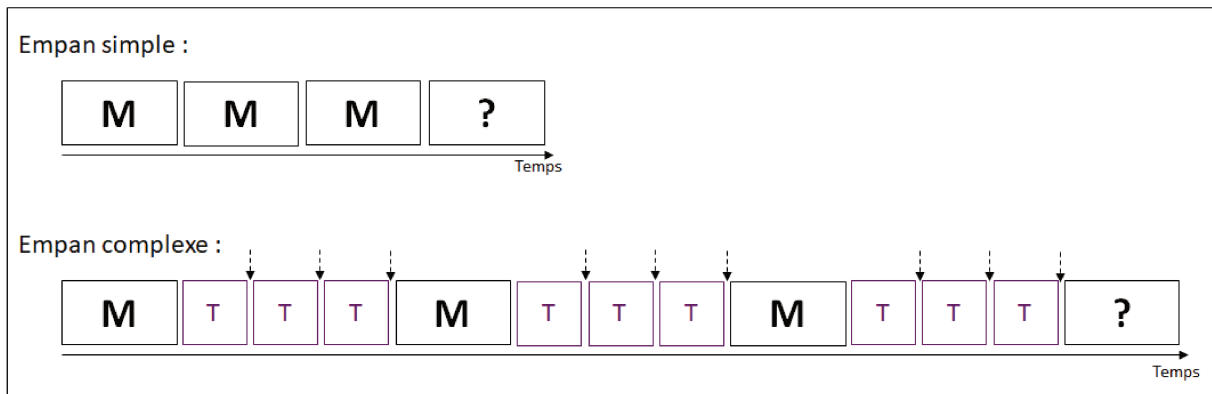


Figure 2. Représentation schématique des paradigmes d'empan simple et d'empan complexe. *M* et *T* réfèrent aux items à maintenir et à traiter, respectivement. Le point d'interrogation indique le moment du rappel. Les flèches en pointillés indiquent les moments où la récupération silencieuse peut avoir lieu (d'après McCabe, 2008).

tâches d'empan complexe (i.e., présentation de séries d'items que les participants doivent rappeler avec une activité de traitement concurrente présentée avant chaque item à mémoriser, voir Figure 2). Ce pattern de résultats, jusque-là tout à fait en accord avec la littérature, s'inverse néanmoins dans le cas d'un rappel différé des informations. Plus précisément, les informations mémorisées dans une condition impliquant des activités de traitement concurrentes à la mémorisation d'items étaient mieux rappelées à plus long terme que les informations mémorisées dans une condition d'empan simple.

Pour McCabe (2008), ces résultats reflètent la dynamique du flux des informations entre focus attentionnel et mémoire à long terme dans les modèles intégrés de la mémoire de travail tel que celui de Cowan. Plus précisément, lorsque le focus attentionnel est occupé pour réaliser l'activité de traitement d'une tâche d'empan complexe, les informations à mémoriser sont déplacées dans la partie activée de la mémoire à long terme. Le mécanisme de recirculation des informations dans le focus attentionnel que propose Cowan nécessite donc, dans un premier temps, que les informations en mémoire à long terme soient récupérées. Dans les tâches d'empan complexe, ce processus de récupération, que McCabe nomme récupération silencieuse (*covert retrieval*), interviendrait après chaque épisode de traitement (Figure 2). Selon McCabe, chaque récupération des informations favoriserait la création d'indices contextuels qui seraient utilisés lors de la phase de rappel différé, où les informations préalablement encodées doivent être récupérées de la mémoire à long terme. La meilleure performance de rappel différé des informations vues lors d'une tâche d'empan complexe comparé au rappel des informations vues lors d'une tâche d'empan simple (McCabe, 2008) proviendrait ainsi de la mise en place de récupérations silencieuses dans la

première procédure (voir aussi Jarjat *et al.*, 2018, pour une interprétation en termes de temps disponible pour le maintien; Souza & Oberauer, 2017).

Comme le note McCabe (2008), cette interprétation permet non seulement de distinguer les performances de rappel à long terme entre des situations de mémorisation simple et complexe, mais aussi de prédire la performance de rappel au sein même d'une liste d'items appris dans une tâche d'empan complexe. En effet, comme le processus de récupération intervient après chaque épisode de traitement, les premiers items de la liste ont plus d'opportunités d'être récupérés. Les premiers items de la liste seront donc susceptibles d'être associés à plus d'indices de récupération à long terme que les derniers items de la liste, permettant de meilleures performances de rappel. En accord avec cette prédiction, McCabe (2008) a observé que la probabilité de rappel différé des items présentés dans une situation de tâche d'empan complexe était fonction de leur position dans la liste. Plus précisément, les premiers items de la liste, bénéficiant de plus d'opportunités de récupération pendant la tâche, sont mieux rappelés que les derniers items de la liste (voir aussi Loaiza & McCabe, 2012, 2013).

En résumé, dans le modèle de Cowan, l'attention permettrait de maintenir temporairement actives des informations du fait de leur réactivation lorsqu'elles sont placées dans le focus attentionnel. De plus, les travaux de McCabe (Loaiza & McCabe, 2012, 2013 ; Loaiza, McCabe, Youngblood, Rose, & Myerson, 2011 ; McCabe, 2008) suggèrent que la recirculation des informations au sein du focus attentionnel aurait un effet supplémentaire sur ces informations : elle permettrait de favoriser la création d'indices contextuels bénéfiques pour le rappel à long terme. Rappelons toutefois que l'attention est aussi bien impliquée dans le maintien des informations que dans les traitements inhérents à n'importe quelle tâche cognitive non automatisés (Cowan, 2001). Ainsi, il y a conflit entre maintien et traitement contrôlé des informations en mémoire de travail (Morey & Cowan, 2004), conflit qui doit être géré par un partage des ressources attentionnelles. Cette notion de partage des ressources attentionnelles est au cœur du modèle de mémoire de travail nommé TBRS pour *Time-Based Resource-Sharing* (Barrouillet *et al.*, 2004 ; Barrouillet, Portrat, & Camos, 2011 ; Barrouillet & Camos, 2015).

c. L'attention dans le modèle Time-Based Resource-Sharing

Les prémices du modèle TBRS ont été posées par Barrouillet et Camos (2001), puis le modèle a été décrit plus précisément quelques années plus tard au travers de quatre postulats rendant compte du fonctionnement de la mémoire de travail (Barrouillet *et al.*, 2004). Le premier de ces postulats stipule que les mécanismes sous-tendant le traitement et le maintien d'informations reposent sur l'attention, qui est une ressource limitée (Barrouillet *et al.*, 2004 ; Barrouillet, Bernardin, Portrat, Vergauwe, & Camos, 2007). De plus, l'attention ne pourrait se focaliser que sur un élément à la fois (e.g., Oberauer, 2002). En découle le deuxième postulat du modèle TBRS, à savoir que les activités de maintien et de traitement de l'information de la mémoire de travail sont effectuées de manière séquentielle. Autrement dit, deux activités cognitives nécessitant de l'attention sont effectuées l'une après l'autre, ce qui implique que l'attention n'est pas disponible pour le maintien d'items à mémoriser lorsqu'elle est dévolue à la manipulation d'informations, et *vice versa*. Troisièmement, dès que l'attention n'est plus engagée dans le maintien des informations, et se porte sur le traitement d'autres informations, l'activation des items à mémoriser souffre d'un déclin temporel qui se traduit par l'effacement progressif des traces mnésiques (voir Ricker, Vergauwe, & Cowan, 2016, pour une revue). Par conséquent, un mécanisme permettant de « rafraîchir » ces traces (i.e., réactivation) est nécessaire pour éviter qu'elles ne disparaissent. Ce rafraîchissement serait initié par une focalisation attentionnelle portée tour à tour sur chaque trace mémorielle. Enfin, le quatrième postulat du modèle correspond à la description du partage temporel de l'attention lors de la réalisation d'une activité cognitive complexe : dès que le traitement d'informations est terminé, l'attention serait réorientée vers le maintien d'informations. Ainsi, le modèle TBRS décrit un partage attentionnel qui correspond à une alternance rapide et incessante de la focalisation attentionnelle entre informations à traiter et informations à maintenir.

Sur la base de ces postulats, Barrouillet et collaborateurs proposent que la manipulation du coût cognitif de l'activité de traitement permet de moduler la quantité de temps disponible pour le rafraîchissement attentionnel des informations à mémoriser (Barrouillet *et al.*, 2007). Le coût cognitif est décrit comme la proportion de temps nécessaire à la réalisation de la tâche de traitement par rapport au temps total disponible pour la réaliser. Généralement, le coût cognitif est manipulé au sein d'une tâche d'empan complexe, où

alternent des items à mémoriser et des items à traiter (Barrouillet *et al.*, 2004, 2007 ; Vergauwe, Barrouillet, & Camos, 2009, 2010, Figure 2). Évaluer le coût cognitif imposé par la tâche concurrente revient à résoudre l'équation suivante (Barrouillet *et al.*, 2007) :

$$CC = \frac{n * T_{\text{Traitement}}}{T_{\text{Total}}}$$

où n est le nombre d'informations à traiter, $T_{\text{Traitement}}$ le temps de capture attentionnelle pour le traitement d'un item et T_{Total} le temps total disponible pour réaliser la tâche de traitement.

Pour manipuler le coût cognitif d'une tâche, il faut modifier la proportion de temps occupée par le traitement (Barrouillet *et al.*, 2004 ; Barrouillet & Camos, 2012). Il est ainsi possible de (i) modifier le temps nécessaire au traitement de chaque item ; (ii) modifier le nombre d'informations à traiter ; (iii) modifier le temps total disponible pour la tâche de traitement et par conséquent le rythme de présentation de la tâche de traitement (Figure 3). Puisque l'attention serait partagée de façon séquentielle entre les activités de maintien et de traitement, la manipulation du coût cognitif de la tâche concurrente au maintien permet une manipulation indirecte de la quantité de temps disponible pour le rafraîchissement attentionnel. Augmenter la proportion de temps occupée par la tâche de traitement (i.e., augmenter son coût cognitif) diminue le temps disponible pour le maintien attentionnel des informations en mémoire de travail (Barrouillet *et al.*, 2007) et, par conséquent, les performances de rappel.

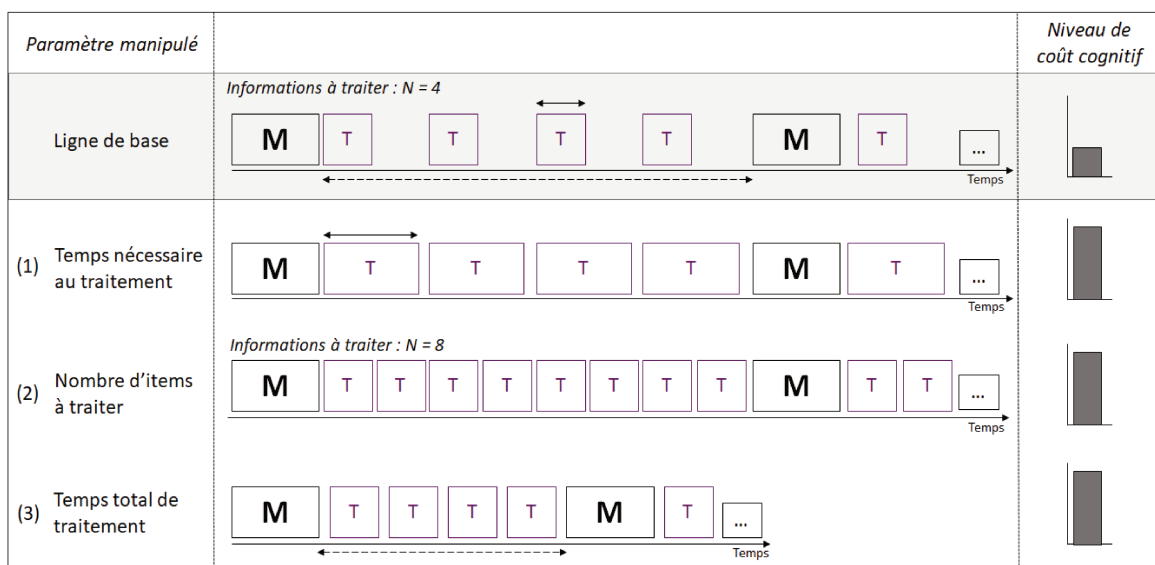


Figure 3. Trois façons de moduler le coût cognitif de la tâche concurrente au maintien. M correspond à un memoranda, T à un item à traiter. Les flèches pleines correspondent au temps (supposé) nécessaire au traitement d'un item. Les flèches pointillées correspondent au temps total disponible pour la tâche de maintien.

En résumé, l'attention semble jouer un rôle central dans le fonctionnement de la mémoire de travail. Dans le modèle à composantes multiples (Baddeley, 2000), les processus attentionnels du central exécutif permettraient de créer et de manipuler des informations multidimensionnelles stockées dans le buffer épisodique. D'après le modèle des processus emboîtés (Cowan, 1988, 1995, 1999, 2005) et le modèle du partage temporel des ressources (Barrouillet *et al.*, 2004 ; Barrouillet & Camos, 2015), l'attention, médiatisée par le focus attentionnel, serait centrale dans le maintien des informations, indépendamment de leur nature (verbales, visuelles, multidimensionnelles). Ce maintien des informations résulterait d'un phénomène de réactivation (e.g., Barrouillet *et al.*, 2004 ; Cowan, 1995) et/ou de la création d'indices de récupération à plus long terme (e.g., McCabe, 2008).

2. Études empiriques du rafraîchissement attentionnel

De nombreuses études se sont intéressées au mécanisme attentionnel dans le maintien d'informations en mémoire de travail en utilisant différents paradigmes expérimentaux. La méthode la plus utilisée consiste à faire varier le coût cognitif de la tâche concurrente au maintien pour manipuler la proportion de temps disponible pour le rafraîchissement. D'autres méthodes ont consisté à demander explicitement aux participants d'utiliser le rafraîchissement ou à estimer le temps nécessaire pour rafraîchir une information en mémoire. Les résultats de ces études supportent l'hypothèse de l'utilisation du mécanisme de rafraîchissement attentionnel dans le maintien en mémoire de travail. La nature du mécanisme de rafraîchissement attentionnel a également été étudiée, suggérant que le rafraîchissement attentionnel consiste en la réactivation de traces mnésiques. Les études neurophysiologiques se sont intéressées aux régions cérébrales impliquées dans le rafraîchissement attentionnel, et apportent des pistes d'investigation quant au déroulement temporel de ce mécanisme.

a. Études comportementales du rafraîchissement attentionnel

i. *L'effet du coût cognitif*

Manipuler le temps disponible pour le rafraîchissement attentionnel en modulant le coût cognitif de la tâche concurrente au maintien permet d'étudier l'implication du rafraîchissement attentionnel dans le maintien d'informations. Si le rafraîchissement est

nécessaire au maintien des informations à mémoriser, alors davantage de temps disponible pour le rafraîchissement de ces informations bénéficie à leur rappel. À l'inverse, une augmentation du coût cognitif de la tâche concurrente aura pour conséquence une diminution des performances de rappel de ces informations. L'effet du coût cognitif a été observé sur la mémorisation d'informations de différentes natures (i.e., verbales et visuo-spatiales), suggérant que le mécanisme de rafraîchissement serait un mécanisme amodal, et pourrait être utilisé de façon conjointe avec les mécanismes spécifiques décrits dans le modèle de Baddeley (i.e., boucle phonologique et calepin visuo-spatial ; Baddeley & Hitch, 1974).

(1) Un mécanisme amodal

À l'aide d'un paradigme d'empan complexe nécessitant le maintien d'informations visuelles (e.g., des idéogrammes chinois) ou spatiales (e.g., des mouvements), Vergauwe et collaborateurs (2009) ont mis en évidence un partage des ressources entre le maintien et le traitement d'informations visuelles et spatiales. Si le maintien et le traitement d'informations visuelles et spatiales reposent sur une même ressource (i.e., l'attention), une augmentation du coût cognitif de la tâche de traitement, quelle que soit sa nature (visuelle ou spatiale), devrait affecter négativement les performances de rappel d'information tant visuelles que spatiales. Le même pattern de résultat a été mis en évidence lorsque la nature des informations à maintenir et à traiter était soit verbale soit spatiale (e.g., position spatiale de carrés ; Vergauwe *et al.*, 2010 ; Vergauwe, Dewaele, Langerock, & Barrouillet, 2012). Un effet du coût cognitif était présent à la fois lorsque les informations à traiter et à mémoriser étaient de même nature (i.e., verbale ou spatiale), mais également lorsque la nature de ces informations différait entre maintien et traitement. Ainsi, un pool de ressources, l'attention, serait non seulement partagée entre les activités de maintien et de traitement, mais également ne dépendrait pas de la nature (i.e., visuelle, spatiale ou verbale) de ces informations. Défini comme tel, ce pool de ressources attentionnelles semble similaire au buffer épisodique décrit par Baddeley comme permettant le maintien et la manipulation d'informations indépendamment de leur nature grâce aux processus attentionnels du central exécutif (Baddeley, 2000, 2012 ; Repovs & Baddeley, 2006)

(2) Un mécanisme complémentaire

D'après les travaux de Baddeley (Baddeley, 1992 ; Baddeley & Hitch, 1974 ; Salamé & Baddeley, 1986), les informations verbales peuvent être maintenues actives *via* la

récapitulation subvocale qui correspond au mécanisme de maintien des informations verbales de la boucle phonologique. L'effet de similarité phonologique et l'effet de longueur de mots sont classiquement utilisés pour mettre en évidence l'utilisation de cette boucle phonologique dans le maintien d'informations verbales. L'effet de similarité phonologique repose sur le constat qu'une liste de mots phonologiquement proches est moins bien rappelée qu'une liste contenant des mots phonologiquement distincts. Il est considéré comme un soutien à l'hypothèse que le maintien d'informations verbales repose sur un codage phonologique (Baddeley, 1966). L'effet de longueur de mots repose sur le constat qu'une liste de mots longs est moins bien rappelée qu'une liste de mots courts (Baddeley, Thomson, & Buchanan, 1975). Le maintien des mots en mémoire semble dépendre du temps nécessaire à leur articulation, suggérant qu'il repose sur la récapitulation subvocale. La disparition de ces deux effets (similarité phonologique et longueur de mots) lorsque la boucle phonologique est occupée par une tâche de suppression articulatoire suggère que la boucle phonologique ne peut pas être utilisée pour le maintien d'informations verbales lorsqu'elle est occupée par une articulation concurrente, constituant une preuve de son implication dans le maintien d'informations verbales. Dans ce cas, il est possible d'imaginer qu'un mécanisme de rafraîchissement attentionnel puisse prendre le relai pour assurer le maintien d'informations verbales.

En accord avec cette proposition, Hudjetz et Oberauer (2007) ont mis en évidence que le maintien d'informations verbales peut se faire par le biais d'un autre mécanisme que la répétition subvocale, classiquement décrite en référence au modèle à composantes multiples (Baddeley, 2000 ; Baddeley & Hitch, 1974). Dans une tâche d'empan de lecture issue de Saito & Miyake (2004), les auteurs ont manipulé la vitesse de lecture qui pouvait être libre (i.e., au rythme du participant) ou à un rythme constant et continu, contraint par la présence d'un signal sonore indiquant quand lire les segments de phrases. Imposer un rythme continu de lecture permettait, dans cette deuxième condition, de s'assurer que la boucle phonologique était constamment occupée. Hudjetz et Oberauer (2007) ont également manipulé la vitesse de présentation lente ou rapide des mots constituant la phrase, variant alors la quantité de temps disponible pour procéder à un maintien de l'information et donc le coût cognitif de la tâche concurrente. Les performances de mémorisation étaient meilleures quand le rythme de lecture était libre plutôt que continu, et étaient meilleures quand les temps de présentation

étaient lents plutôt que rapides. Afin de mesurer le nombre d'opportunités de répétition subvocale dans ces différentes conditions expérimentales, une seconde expérience aux modalités identiques (rythme de lecture libre ou continu, vitesse de présentation des phrases lente ou rapide) demandait aux participants de prononcer un mot monosyllabique, indiqué au début de chaque essai, dès que possible et autant de fois que possible pendant la tâche de lecture à haute voix. Davantage de mots monosyllabiques étaient prononcés lorsque les phrases étaient lues à un rythme libre plutôt que continu. Lorsque le rythme de lecture était libre, le nombre de mots monosyllabiques prononcés était plus important quand la vitesse de présentation était lente plutôt que rapide. En revanche, lorsque le rythme de lecture était continu, le nombre de mots monosyllabiques prononcés était très faible, et ce quelle que soit la vitesse de présentation. Ces données mettent en évidence un maintien actif d'informations en mémoire de travail même lorsque la boucle phonologique n'est pas disponible. En effet, dans la condition lecture continue, bien que les participants n'aient presque pas de temps pour prononcer des mots en plus des phrases à lire, les performances de rappel n'étaient pas pour autant nulles. De plus, le ralentissement de la présentation des phrases à lire améliorerait les performances de rappel mais n'influencerait que dans une moindre mesure le nombre de mots prononcés, suggérant l'implication d'un mécanisme autre que la récapitulation subvocale dans le maintien d'informations verbales. Puisque les performances de rappel étaient meilleures lorsque le coût cognitif de la tâche concurrente était faible (i.e., temps de présentation plus lent) plutôt que élevé, le mécanisme impliqué dans le maintien d'informations verbales pourrait être le rafraîchissement attentionnel (Hudjetz & Oberauer, 2007).

L'hypothèse de l'implication du rafraîchissement attentionnel dans le maintien d'informations verbales a été adressée plus directement par Camos, Lagner et Barrouillet (2009) en manipulant orthogonalement la disponibilité de la récapitulation articulatoire et du rafraîchissement attentionnel. Dans une tâche d'empan complexe, les participants devaient mémoriser des lettres entre lesquelles étaient intercalés des items à traiter. Dans une première expérience, l'utilisation de la récapitulation subvocale pour le maintien était empêchée par une tâche nécessitant une articulation concurrente (i.e., lecture d'opérations arithmétiques). La manipulation du coût cognitif de cette tâche modulait les performances de rappel. Les résultats montrent de meilleures performances lorsque le coût cognitif était faible

(e.g., lire « $5 + 3 = 8$ ») plutôt qu'élevé (e.g., résoudre « $5 + 3 = ?$ » à voix haute), suggérant l'implication du rafraîchissement attentionnel dans le maintien d'informations verbales lorsque la récapitulation subvocale n'est pas disponible. Dans une seconde expérience, les opérations étaient remplacées par une tâche de jugement de parité. La tâche de jugement de parité pouvait se faire soit à l'aide du clavier (i.e., presser une touche spécifique pour indiquer si le chiffre est pair ou impair) soit à l'oral (i.e., répondre à voix haute « pair » ou « impair »). En comparaison avec la réponse clavier, la réponse orale nécessitait l'utilisation de processus verbaux et avait pour conséquence une diminution des performances de rappel. Ces résultats mettent en évidence une utilisation de la récapitulation subvocale pour le maintien d'informations verbales en mémoire de travail lorsque l'attention est occupée par la tâche concurrente de parité. Ces deux expériences constituaient la première indication de la possibilité d'utiliser la récapitulation subvocale et/ou le rafraîchissement attentionnel pour le maintien d'informations verbales en mémoire de travail.

Pour mieux comprendre l'implication du rafraîchissement attentionnel dans le maintien d'informations verbales, les travaux de Camos et collaborateurs se sont intéressés aux effets de similarité phonologique (Camos, Mora, & Barrouillet, 2013 ; Camos, Mora, & Oberauer, 2011) et de longueur de mots (Mora & Camos, 2013) en manipulant le coût cognitif de la tâche concurrente au maintien. La disparition des effets de similarité phonologique et de longueur de mots observés dans ces études en situation de suppression articulaire réplique les travaux précédents (Baddeley, 1966 ; Baddeley *et al.*, 1975) mettant en évidence l'implication d'un mécanisme spécifique à la modalité verbale dans le maintien de mots. Le coût cognitif était manipulé en présentant ou non une tâche concurrente impliquant un traitement spatial (e.g., jugement de positions spatiales) durant l'intervalle de rétention. La diminution des performances de rappel lorsque le coût cognitif est élevé met en évidence qu'un système non-spécifique au domaine verbal intervient également dans le maintien d'informations verbales. Finalement, le coût cognitif de la tâche concurrente non-verbale n'affecte ni l'effet de longueur de mot ni l'effet de similarité phonologique, suggérant alors que la récapitulation subvocale est à l'œuvre pour le maintien en mémoire dans cette situation. Ces résultats mettent en évidence l'implication d'un mécanisme (i) sensible à la taxation de ressources attentionnelles par la tâche concurrente et (ii) ne dépendant pas des caractéristiques phonologiques des memoranda.

Lorsqu'une tâche concurrente requiert beaucoup de ressources attentionnelles et l'utilisation de processus verbaux (e.g., jugement de parité avec réponse orale), l'oubli est plus important que lorsque la tâche requiert l'utilisation de processus verbaux mais moins de ressources attentionnelles (e.g., dire un mot lorsqu'un point noir apparaît à l'écran) ou beaucoup de ressources attentionnelles mais une moindre utilisation des processus verbaux (e.g., jugement de parité avec réponse clavier). En revanche, lorsque la tâche concurrente nécessite à la fois une faible utilisation des processus verbaux et peu de ressources attentionnelles (e.g., détecter une cible en appuyant sur une touche du clavier), les performances de rappel sont meilleures que lorsque davantage de ressources attentionnelles ou verbales sont utilisées par la tâche concurrente. Ainsi, lorsque la récapitulation subvocale et le rafraîchissement attentionnel sont tous deux disponibles, leur utilisation conjointe pour le maintien d'informations verbales semble possible et permet un maintien plus efficace que lors de l'utilisation d'un seul mécanisme (Camos, 2015 ; Camos & Barrouillet, 2014 ; Camos *et al.*, 2009 ; Camos, Lagner, & Loaiza, 2017 ; Mora & Camos, 2015).

Combinant l'effet de similarité phonologique des informations à mémoriser et l'effet du coût cognitif de la tâche concurrente, Camos, Mora et Oberauer (2011, expérience 1) ont cherché à savoir si les mécanismes de maintien disponibles pour des informations verbales (i.e., récapitulation subvocale et rafraîchissement attentionnel) pouvaient être utilisés de façon adaptative par les participants. La similarité phonologique du matériel à mémoriser était manipulée, ainsi que le coût cognitif de la tâche concurrente qui consistait soit à détecter l'apparition d'un carré (coût cognitif faible) soit à juger sa localisation sur l'écran (haut vs. bas, coût cognitif élevé). L'effet de similarité phonologique était observé en présence d'un coût cognitif élevé, requérant davantage de ressources attentionnelles, mais disparaissait avec un coût cognitif faible. Ainsi, lorsque la demande attentionnelle était faible, le rafraîchissement attentionnel était utilisé pour le maintien, supprimant alors l'effet de similarité phonologique. En revanche, lorsque la tâche concurrente au maintien demandait davantage de ressources attentionnelles, les informations verbales étaient maintenues par le biais de la récapitulation subvocale. L'utilisation du rafraîchissement attentionnel ou de la récapitulation subvocale semble adaptative puisqu'elle dépend de la disponibilité de l'un ou l'autre des mécanismes. Les instructions données aux participants influencent également le recours à l'un ou l'autre des mécanismes, mettant en évidence que leur utilisation peut être intentionnelle (Camos *et*

al., 2011, expériences 2 et 3). Si la consigne indique de penser à l'information à maintenir (i.e., la rafraîchir), l'effet de similarité phonologique disparaît, même lorsque la charge attentionnelle de la tâche concurrente est importante. En revanche, l'effet de similarité phonologique est présent lorsque la récapitulation subvocale est volontairement utilisée suite à l'instruction de maintenir les informations en les répétant en silence, et ce même lorsque le rafraîchissement attentionnel est disponible pour le maintien (coût cognitif faible). Ce résultat conforte l'hypothèse de l'implication du rafraîchissement attentionnel dans le maintien d'informations verbales, et met en évidence que l'utilisation de ce mécanisme peut être contrôlée volontairement.

ii. *Effets bénéfiques de consignes explicites d'utilisation du rafraîchissement*

Les travaux princeps de Johnson et collaborateurs (Johnson, Reeder, Raye, & Mitchell, 2002) ont mis en évidence des effets d'instructions explicites de rafraîchissement sur les performances de rappel. Les participants devaient lire des mots présentés à l'écran. La présentation d'un mot pouvait être répétée, suivie d'un nouveau mot ou suivie d'un point. Le point indiquait aux participants qu'ils devaient penser brièvement à l'information qu'ils venaient juste de voir mais qui n'était plus perceptivement présente, c'est-à-dire rafraîchir le mot qui venait d'être présenté, et le dire à voix haute. Les temps de réponse étaient plus longs lorsque les mots devaient être rafraîchis plutôt que lus, et ce indépendamment de la nouveauté du mot présenté, mettant en avant la nécessité d'un temps supplémentaire pour le rafraîchissement. Lors d'une phase de reconnaissance subséquente, les mots répétés étaient mieux reconnus que les mots présentés une seule fois. Cependant, les performances de reconnaissance étaient meilleures pour les mots rafraîchis que pour les mots répétés, suggérant un bénéfice du rafraîchissement attentionnel dans la mémorisation d'informations à long terme. Contrairement au modèle TBRS (Barrouillet *et al.*, 2004, 2011 ; Barrouillet & Camos, 2015), par exemple, la conception du rafraîchissement attentionnel proposée par Johnson (1992) ne distingue pas un mécanisme général (i.e., le rafraîchissement) d'un mécanisme spécifique au maintien d'informations verbales (i.e. la récapitulation articulatoire), alors que ce dernier pourrait être impliqué dans les paradigmes de rafraîchissement explicite de matériel verbal (e.g., Johnson *et al.*, 2002). D'après Johnson (1992), le rafraîchissement attentionnel est un mécanisme élémentaire du système cognitif

qui consiste à allouer de l'attention à une information qui n'est plus perceptivement présente de façon à pouvoir l'utiliser facilement. La différence entre répéter un mot qui n'est plus perceptivement présent et lire un mot répété est la présence perceptive du mot. Lorsque le mot n'est pas perceptivement présent, il est nécessaire de le remettre dans le focus attentionnel pour pouvoir ensuite le répéter. En ce sens, la conception de Johnson (1992) rejoint celle de la focalisation attentionnelle proposée par le modèle des processus emboîtés Cowan (1988, 1995, 1999, 2005) comme permettant la réactivation des traces mnésiques.

Le bénéfice du rafraîchissement attentionnel volontaire dans le maintien d'informations a aussi été étudié à l'aide d'un paradigme de rétro-indiçage. Le rétro-indiçage consiste à présenter un indice spatial au cours de l'intervalle de rétention (i.e., entre l'encodage et le rappel). À l'apparition de l'indice, les participants ont pour consigne de penser à l'item qui était préalablement présent à la position indiquée (voir Souza & Oberauer, 2016, pour une revue des données empiriques d'un guidage de l'attention par le rétro-indiçage). La présence de cet indice améliore alors le rappel de l'item indicé (Souza, Rerko, & Oberauer, 2014, 2015), suggérant que cet indice influe sur le contenu de la mémoire de travail. Les données expérimentales fournies par Souza et collaborateurs (2014) suggèrent deux modes d'actions possibles permettant d'expliquer ce bénéfice. Premièrement, en indiquant l'item à maintenir, la présence du rétro-indice peut permettre de supprimer les items non-pertinents, libérant ainsi des capacités attentionnelles pouvant être utilisées pour le maintien de l'item pertinent. Deuxièmement, la présence du rétro-indice permet de guider l'attention vers cet item, augmentant l'accessibilité de la représentation et résultant en un renforcement de sa trace mnésique (Souza & Oberauer, 2016). De façon cohérente avec cette seconde hypothèse, la fréquence à laquelle un item est indicé durant l'intervalle de rétention module les performances de rappel subséquent de l'item (Souza, Vergauwe, & Oberauer, 2018). Ainsi, plus l'attention a été dirigée vers l'item pertinent, plus la trace mnésique de cet item est forte, meilleur est son rappel. L'ensemble de ces résultats suggère que penser brièvement à une information qui n'est plus perceptivement présente (i.e., la rafraîchir) permet de renforcer la trace en mémoire et suggère une nouvelle fois l'utilisation du rafraîchissement attentionnel dans le maintien d'informations en mémoire de travail.

iii. Mesure comportementale du temps nécessaire au rafraîchissement

Quelques études se sont intéressées à caractériser la dynamique temporelle du rafraîchissement attentionnel (Fanuel, Plancher, Monsaingeon, Tillmann, & Portrat, 2018 ; Vergauwe, Camos, & Barrouillet, 2014 ; Vergauwe & Cowan, 2014). Vergauwe et collaborateurs (2014) proposent des mesures du temps nécessaire au rafraîchissement d'une information à travers sept expériences. Dans un paradigme de type Brown-Peterson, des informations à mémoriser dont la quantité variait d'un essai sur l'autre (de zéro jusqu'à cinq ou sept items selon les expériences) étaient séquentiellement présentées et suivies d'une tâche de traitement (de nature différente en fonction des expériences), puis du rappel sériel des memoranda. La vitesse de présentation des items à traiter dépendait des temps de réponse du participant : dès qu'une réponse était donnée, l'item suivant apparaissait. Les temps de réponse à la tâche de traitement constituaient la variable d'intérêt, même si les consignes données aux participants insistaient sur l'importance de la tâche de mémorisation. La nature des informations à mémoriser et à traiter – visuelle, spatiale ou verbale – variait au sein des sept expériences. Les résultats ont montré que lorsque les informations ne pouvaient pas être maintenues à l'aide de la récapitulation subvocale - soit parce qu'elles n'étaient pas de nature verbale, soit parce que la récapitulation subvocale était occupée par une tâche de suppression articulatoire -, les temps de réponse à la tâche de traitement étaient ralentis. Ce ralentissement était fonction du nombre d'items à mémoriser et croissait linéairement à mesure que le nombre de memoranda augmentait, à raison d'environ 50 millisecondes par item supplémentaire. Lorsque la récapitulation subvocale pouvait être utilisée pour maintenir les memoranda, le pattern de ralentissement des temps de traitement était différent. Si la récapitulation articulatoire était suffisante au maintien des items, alors un léger ralentissement de 20 millisecondes par memoranda supplémentaire était observé. Cependant, lorsque la quantité d'informations à maintenir était plus importante et nécessitait le recours au rafraîchissement attentionnel, alors un ralentissement de 70 millisecondes par item supplémentaire était observé - soit 50 millisecondes supplémentaires par rapport au ralentissement dû à l'utilisation de la récapitulation articulatoire. Enfin, lorsque les participants devaient mémoriser la police de caractère d'une lettre (une information ne pouvant supposément pas être rafraîchie), alors les temps de réponses ne dépendaient pas du nombre de memoranda. Cependant, les temps de réponse au premier item à traiter,

proposé comme reflétant la consolidation en mémoire suivant immédiatement la présentation des informations à mémoriser (Ricker, Nieuwenstein, Bayliss, & Barrouillet, 2018 ; Vergauwe *et al.*, 2014) étaient impactés par le nombre de memoranda. Cette consolidation pourrait expliquer que les items aient pu être rappelés, bien qu'ils ne semblent pas avoir été rafraîchis.

Le maintien d'une information en mémoire de travail *via* le rafraîchissement attentionnel – seul ou en addition de la boucle phonologique – nécessiterait environ 50 millisecondes. Cette mesure est congruente avec les résultats de la méta-analyse de Vergauwe et Cowan (Vergauwe & Cowan, 2014). Les analyses des temps de réponse à des tâches secondaires dans différents paradigmes de mémoire de travail (paradigmes de Brown-Peterson, d'empan complexe et de période psychologique réfractaire) mettent en évidence un ralentissement de la vitesse de réponse en fonction du nombre d'informations à mémoriser à raison de 35 à 40 millisecondes par item supplémentaire. Ces résultats suggèrent qu'un mécanisme cognitif commun serait à l'œuvre dans l'ensemble de ces tâches. Un temps supplémentaire d'environ 50 millisecondes semble nécessaire au maintien d'un item en mémoire de travail, suggérant l'utilisation du mécanisme de rafraîchissement attentionnel dans le maintien en mémoire de travail (voir toutefois Fanuel *et al.*, 2018, rapportant un temps nécessaire au rafraîchissement plus court).

iv. Le rafraîchissement attentionnel : un mécanisme de réactivation des traces mnésiques

Pour mieux comprendre la nature du mécanisme attentionnel impliqué dans le maintien en mémoire de travail, Vergauwe et Cowan (2015) se sont intéressés à l'effet d'une capture attentionnelle dirigeant l'attention vers le contenu de la mémoire de travail. Lorsque l'attention est capturée par une tâche concurrente au maintien, moins de ressources attentionnelles sont disponibles pour le maintien (Barrouillet *et al.*, 2007). D'après le postulat sous-tendant l'étude de Vergauwe et Cowan (2015), si la tâche concurrente utilise l'attention de la même manière que le ferait le rafraîchissement attentionnel (e.g., diriger l'attention vers le contenu de la mémoire de travail), alors la tâche concurrente devrait bénéficier au maintien en mémoire de travail.

Dans une tâche d'empan complexe, des lettres rouges étaient présentées à l'écran et devaient être mémorisées. Après chaque lettre rouge, des lettres noires étaient affichées, et

les participants avaient pour consigne soit (i) de les ignorer, (ii) d'indiquer pour chaque lettre sa position spatiale sur l'écran (i.e., en haut ou en bas, condition jugement de position spatiale), (iii) sa position dans l'alphabet (i.e., avant ou après la lettre « O », condition recherche en mémoire à long-terme) ou (iv) si elle avait déjà été présentée parmi les items à mémoriser (condition recherche en mémoire de travail). Les temps de réponses à chacune de ces tâches étaient mesurés, permettant une évaluation de leur coût cognitif. Les temps de réponses étaient plus longs lorsque les participants devaient effectuer une recherche en mémoire (à long-terme ou de travail) plutôt que lorsqu'ils devaient indiquer la position spatiale de la lettre, reflétant un coût cognitif plus important. Les performances de rappel étaient plus faibles lors de la tâche de recherche en mémoire à long-terme comparé à la tâche de jugement de position, répliquant l'effet délétère d'une augmentation du coût cognitif sur les performances de rappel. En revanche, les performances de rappel ne différaient pas entre la condition de jugement de position et celle de recherche en mémoire de travail. L'orientation de l'attention vers le contenu de la mémoire de travail, nécessaire à la recherche en mémoire, semble permettre de maintenir les traces mnésiques actives, ce qui suggère un lien étroit entre les processus de recherche en mémoire de travail et de maintien attentionnel.

En lien avec les travaux de Vergauwe et Cowan (2015) suggérant que le maintien attentionnel en mémoire de travail consiste en une réactivation des traces mnésiques, Rey, Versace et Plancher (sous presse) ont cherché à fournir des preuves additionnelles au fait que le rafraîchissement repose sur une réactivation de traces en mémoire et à montrer que le rafraîchissement réactive des traces de nature sensorielle. Pour cela, ils ont utilisé un paradigme qui permet de réactiver automatiquement une trace non-pertinente, un masque visuel, et ont évalué dans quelle mesure cette réactivation non-pertinente gênait le rafraîchissement d'un mémoranda. Leur étude présentait deux phases indépendantes. Dans la première phase, un masque visuel était associé à la présentation d'un son, permettant par la suite la réactivation automatique du masque visuel lors de la présentation du son (Rey, Riou, Muller, Dabic, & Versace, 2015). La seconde phase de l'étude consistait en une tâche d'empan complexe alternant images à mémoriser et chiffres à traiter. Il est important de mentionner que le masque visuel a été créé à partir des images à mémoriser. Dans une première expérience, le son réactivant le masque a été présenté pendant l'encodage des images, ceci a permis de s'assurer que les images utilisées étaient bien sensibles au masque et de conclure

par la suite que les réactivations sont sensorielles. Dans une seconde expérience, le son réactivant le masque a été présenté pendant les périodes de temps libre, dédiées potentiellement au rafraîchissement attentionnel. Une condition contrôle où le son était associé à un carré gris était comparé à la condition expérimentale où le son était associé au masque visuel. Dans les deux expériences, la présence du masque visuel réactivé par le son diminuait les performances de rappel par rapport à la condition contrôle. Le masquage perceptif semble faire concurrence à la création de la trace mnésique lors de l'encodage en mémoire de travail et gêner la réactivation de la trace mnésique durant les intervalles de temps non occupés par la tâche de traitement. Les auteurs proposent que la réactivation d'une trace non pertinente (le masque visuel) empêcherait le rafraîchissement des memoranda, suggérant que le rafraîchissement des traces repose sur la réactivation de leurs propriétés perceptives.

L'ensemble des études comportementales met en évidence un mécanisme attentionnel et amodal de maintien en mémoire de travail, permettant de maintenir à la fois des informations visuelles et spatiales (Camos *et al.*, 2009 ; Hudjetz & Oberauer, 2007 ; Vergauwe *et al.*, 2010, 2012), mais aussi des informations verbales avec utilisation indépendante ou conjointe de la récapitulation subvocale (Camos *et al.*, 2013, 2011 ; Mora & Camos, 2013). L'utilisation volontaire et adaptative de ce mécanisme attentionnel peut être guidée par la situation expérimentale, des instructions ou par la présence d'indices extérieurs (Johnson *et al.*, 2002 ; Souza & Oberauer, 2016 ; Souza *et al.*, 2014, 2015, 2018). Finalement, des études récentes suggèrent que le rafraîchissement d'une information en mémoire de travail consisterait en la réactivation de sa trace mnésique (Rey *et al.*, sous presse ; Vergauwe & Cowan, 2015) et nécessiterait 50 millisecondes environ (Vergauwe *et al.*, 2014).

b. Corrélats neuronaux du rafraîchissement attentionnel

L'hypothèse d'un mécanisme amodal de maintien en mémoire de travail est également supportée par des études en Imagerie à Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf) mettant en évidence l'existence d'un réseau neuronal commun activé lors du maintien d'informations de différentes natures. Grâce à son excellente précision temporelle, l'électroencéphalographie semble particulièrement adaptée à l'étude du décours temporel du rafraîchissement attentionnel, permettant par exemple d'identifier deux sous-processus distincts impliqués dans le rafraîchissement attentionnel : l'initiation et le rafraîchissement

per se (Johnson, McCarthy, Muller, Brudner, & Johnson, 2015). Les études électrophysiologiques mettent également en évidence des corrélats neuronaux communs entre maintien en mémoire de travail et attention.

i. Localisation cérébrale du rafraîchissement attentionnel : études en Imagerie à Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf)

Les régions corticales frontales et des régions spécifiques à la nature du matériel à mémoriser semblent impliquées dans le maintien en mémoire de travail. Dans une tâche de *n*-back verbale, des stimuli sont présentés successivement et les participants doivent indiquer si le stimulus actuel est identique à celui présenté *n* positions auparavant. La manipulation de la valeur de *n* permet de varier le coût mnésique. Un coût mnésique plus élevé module le niveau d'activation des aires frontales incluant le cortex préfrontal dorsolatéral, des régions frontales plus postérieures incluant l'aire de Broca (Cohen *et al.*, 1997) connue pour son rôle dans la production du langage (Dronkers, 1996), et des régions pariétales postérieures. Ces résultats suggèrent une implication des réseaux neuronaux spécifique à la nature des informations à mémoriser – l'aire de Broca - en plus de réseaux sous-tendant des processus attentionnels – les aires préfrontales dorsolatérales - dans le maintien d'informations verbales. L'utilisation d'une tâche de *n*-back pour étudier le maintien en mémoire de travail ne permet pas de distinguer les processus de maintien d'autres processus exécutifs impliqués dans cette tâche (i.e., encodage d'un nouveau stimulus, comparaison avec le stimulus précédent, suppression du stimulus qui n'est plus pertinent, Jha & McCarthy, 2000). La plus forte activation des régions frontales avec l'augmentation du coût mnésique pourrait autant refléter l'implication du maintien que l'un ou l'autre des processus exécutifs nécessaires à la réalisation de la tâche.

A l'inverse, les tâches de reconnaissance à court terme permettent, d'une part, de distinguer temporellement les moments d'encodage, de maintien, et de reconnaissance et, d'autre part, de réduire la quantité de ressources nécessaire à la réalisation de la tâche. Durant l'intervalle de rétention d'une tâche de reconnaissance, les régions frontales semblent impliquées dans le maintien d'informations (Majerus *et al.*, 2010). Lors de la présentation des informations à mémoriser, les participants étaient informés que la tâche de reconnaissance porterait sur les items (i.e., cet item était-il présent dans la liste à mémoriser ?) ou sur l'ordre de deux items (e.g., est-ce que le non-mot « lairage » était présenté avant le non-mot

« harme » ?). De façon concomitante aux activations spécifiques à la nature des informations à mémoriser (i.e., non-mots et visages sollicitant respectivement les aires temporeales postérieures moyennes et l'aire fusiforme), un réseau neuronal fronto-pariétal centré autour des sillons intra-pariétaux et incluant les aires motrices supplémentaires, les gyri frontaux moyens, les sillons antérieurs intra-pariétaux et le précunéus semble impliqué de la même manière indépendamment de la nature verbale ou visuelle du matériel à mémoriser. La latéralisation de l'activation des régions pariétales semble cependant dépendre de la tâche de reconnaissance. Les régions pariétales bilatérales seraient impliquées lors du maintien de l'ordre. Les activations associées au maintien de l'item seraient quant à elles plutôt latéralisées à gauche.

Majerus et collaborateurs (Majerus *et al.*, 2016) ont par ailleurs utilisé une analyse de patterns multivariés (MVPA) pour identifier les patterns d'activité cérébrale communs lors de tâches de mémoire à court terme visuelle (i.e., des patterns de points) ou verbale (i.e., des non-mots présentés visuellement). Pour cela, un algorithme a été entraîné à classer les patterns d'activations cérébrales enregistrées pendant la tâche de mémoire visuelle en fonction de leur coût mnésique (faible vs. élevé). Dans un second temps, les enregistrements obtenus lors de la tâche de mémorisation verbale étaient présentés à l'algorithme. L'objectif était d'observer si (i) l'algorithme entraîné à classer les essais de la tâche visuelle pouvait être transféré aux essais de la tâche verbale et (ii) sur quels patterns d'activations l'algorithme se basait pour effectuer cette classification. Les résultats mettent en évidence que l'algorithme de classification pouvait déterminer le coût mnésique d'une tâche verbale à partir des patterns d'activation neurales enregistrés au cours d'une tâche de mémorisation visuelle (et *vice versa*) bien que ces deux tâches soient indépendantes. Les patterns d'activations neuronales utilisés par l'algorithme pour réaliser cette classification se situaient dans le réseau attentionnel dorsal (i.e., sillon intra-pariétal postérieur bilatéral et cortex frontal supérieur bilatéral). Ainsi, l'activité du réseau attentionnel dorsal pendant l'encodage et le maintien associée à un coût mnésique faible ou élevé durant une tâche de mémoire à court-terme verbale permettait de prédire le coût mnésique d'une tâche de mémoire à court-terme visuelle, et inversement. Ces résultats suggèrent que le réseau attentionnel dorsal, impliqué dans les processus attentionnels de sélection visuelle (Corbetta & Shulman, 2002), est également impliqué dans le maintien d'informations verbales et visuelles. L'activité du sillon

intra-pariétal, soutenue durant le maintien en mémoire de travail, ne dépend cependant pas systématiquement du coût mnésique de la tâche (Jha & McCarthy, 2000). Dans ces deux études, les informations à mémoriser étaient présentées visuellement (i.e., visages pour Jha & McCarthy, 2000 ; non-mots et patterns de points pour Majerus *et al.*, 2016), soit simultanément (Jha & McCarthy, 2000) soit séquentiellement (Majerus *et al.*, 2016). L'activité du sillon intra-pariétal serait modulée par le coût mnésique si les items sont présentés de façon séquentielle, mais pas s'ils sont présentés simultanément. Cette observation conforte l'hypothèse de Majerus (2010) d'une implication du sillon intra-pariétal dans le maintien de l'ordre sériel des informations visuelles plutôt que dans le maintien des items.

Le sillon intra-pariétal semble également impliqué lors de la manipulation d'informations auditives (e.g., mélodies). Dans une tâche de discrimination de mélodie (i.e., décider si une mélodie est identique ou différente d'une autre, présentée précédemment), les activations des sillons intra-pariétaux sont plus importantes si la hauteur des notes est transposée (Foster & Zatorre, 2010). Les sillons intra-pariétaux semblent également impliqués dans les transformations mentales de la hauteur des notes et de l'ordre de présentation des notes (Foster, Halpern, & Zatorre, 2013). Les activités de comparaison et de transformations de mélodies requièrent un maintien d'informations en mémoire de travail. L'implication des sillons intra-pariétaux observée par Zatorre et collaborateurs (Foster *et al.*, 2013 ; Foster & Zatorre, 2010) pourraient donc refléter la manipulation des informations ou leur maintien en mémoire. Au cours d'une tâche d'empan complexe, les sillons intra-pariétaux sont activés lors du maintien d'informations verbales ou spatiales (i.e., des mots ou la localisation de carrés ; Vergauwe, Hartstra, Barrouillet, & Brass, 2015). Leur niveau d'activation dépend du coût cognitif de la tâche concurrente au maintien, avec une plus grande activation lorsque le coût cognitif est élevé plutôt que faible. L'ensemble de ces résultats (Foster *et al.*, 2013 ; Foster & Zatorre, 2010 ; Vergauwe *et al.*, 2015) vont dans le sens d'un rôle des sillons intra-pariétaux dans le maintien en mémoire de travail indépendamment de la modalité sensorielle des informations.

Utilisant un paradigme d'instruction explicite de rafraîchissement, Johnson et collaborateurs ont étudié les corrélats neuronaux du rafraîchissement d'informations de différentes natures (Johnson *et al.*, 2005 ; Johnson, Mitchell, Raye, D'esposito, & Johnson, 2007 ; Raye, Johnson, Mitchell, Greene, & Johnson, 2007 ; Raye, Johnson, Mitchell, Reeder, &

Greene, 2002). Le paradigme expérimental utilisé au cours de ces études était similaire à celles de Johnson et collaborateurs (2002) présenté plus haut. Lors de la présentation d'une séquence d'items, les items pouvaient être soit présentés une seule fois, soit immédiatement répétés, soit suivis d'un point. La présentation d'un point indiquait au participant de penser brièvement à l'item précédent (i.e., le rafraîchir). Lors du rafraîchissement de mots, le cortex préfrontal dorsolatéral gauche était davantage activé que lors de la première ou seconde lecture d'un mot (Raye *et al.*, 2002). Le cortex préfrontal dorsolatéral gauche était impliqué lors du rafraîchissement d'informations de différentes natures (i.e., visuelles, auditives, verbales, spatiales), confirmant que cette région spécifique sous-tend un mécanisme de maintien amodal (Johnson *et al.*, 2005).

Raye et collaborateurs (2007) ont permis de spécifier les régions préfrontales impliquées dans le rafraîchissement attentionnel. Utilisant un paradigme expérimental similaire à ceux de leurs précédents travaux (Johnson *et al.*, 2005 ; Raye *et al.*, 2002), Raye et collaborateurs (2007) ont comparé les activations cérébrales lors du rafraîchissement volontaire d'un mot (i.e., penser brièvement au mot précédent) et de la génération d'une action (i.e., appuyer sur un bouton avec la main droite ; expérience 1), puis entre le rafraîchissement (i.e., penser à la forme visuelle du mot précédent) et la répétition subvocale (i.e., répéter silencieusement le mot précédent) du mot précédent (expérience 2). Dans les deux expériences, une condition contrôle consistait à lire le mot une seconde fois (i.e., répétition). La comparaison entre les activations cérébrales lors du rafraîchissement et lors de la génération d'une action met en évidence une activation des aires frontales antérieures similaire dans ces deux conditions, et supérieure aux activations de la condition contrôle. La similarité de ces activations suggère un mécanisme commun au rafraîchissement et à la génération d'une action, qui pourrait refléter l'initiation contrôlée d'un processus, non nécessaire dans la condition contrôle en raison de la relative automaticité des processus de lecture (Raye *et al.*, 2007). À l'inverse des régions préfrontales antérieures, le cortex préfrontal dorsolatéral était davantage activé lors du rafraîchissement en comparaison à la génération d'une action, suggérant que cette région est spécifique au rafraîchissement. Dans la seconde expérience, l'aire préfrontale dorsolatérale était également plus active durant le rafraîchissement que durant la répétition subvocale. Plus précisément, le rafraîchissement attentionnel était associé à des activations de l'aire préfrontale dorsolatérale gauche,

pariétale supérieure gauche, temporale médiane gauche et du précunéus. La répétition subvocale des mots était associée à des activations de l'aire préfrontale ventrolatérale gauche (spécifiquement dans l'aire de Broca), des gyri pré et post-centraux bilatéraux, temporal supérieur gauche et parahippocampique. Ces résultats sont congruents avec les observations précédentes de l'activation des régions cérébrales spécifiques au traitement d'un certain type d'informations (i.e., gyrus fusiforme pour la mémorisation de visage, Cohen *et al.*, 1997, aire de Broca pour la mémorisation de mots ou non-mots, 1997 ; Majerus *et al.*, 2010) concomitante à des activations cérébrales ne dépendant pas de la nature verbale ou non de l'information.

Pour aller plus loin dans la compréhension du mécanisme de rafraîchissement attentionnel, Johnson et collaborateurs (2007) ont étudié l'impact du rafraîchissement attentionnel volontaire de scènes ou de visages sur l'activation des régions spécifiques au traitement de ces informations. À chaque essai, un visage et une scène étaient présentés de chaque côté de l'écran. À la suite à cette présentation, un des deux stimuli pouvait être soit répété, soit suivi d'un point indiquant aux participants de rafraîchir un des deux items (visage ou scène). Répliquant non seulement la modulation de l'activité préfrontale dorsolatérale lors du rafraîchissement (vs. répétition), les résultats mettent également en évidence une plus grande activité dans les régions spécifiques à chaque type d'informations (i.e., le gyrus fusiforme pour les visages, e.g., Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997 ; et gyrus parahippocampique pour les scènes, e.g., Maguire, 2001). Ainsi, lors du rafraîchissement, des corrélats neuraux indépendants de la nature de l'information seraient impliqués (i.e., cortex préfrontal dorsolatéral), mais également des régions cérébrales spécifiques au traitement de ces informations en fonction de leur nature. Cette proposition est cohérente avec les travaux de Rey et collaborateurs (sous presse) suggérant un mécanisme de rafraîchissement des traces sensorielles. Ces résultats sont également en accord avec l'activation de réseaux neuronaux spécifiques, dépendant de la nature des informations à mémoriser (Cohen *et al.*, 1997 ; Majerus *et al.*, 2010) ou du traitement à effectuer (Raye *et al.*, 2007), - concomitante à l'activation d'un réseau commun qui pourrait refléter un mécanisme de maintien attentionnel et amodal de l'information permettant de placer les informations dans le focus attentionnel (Majerus *et al.*, 2016).

Le rafraîchissement attentionnel peut être défini comme consistant à replacer une information dans le focus attentionnel (Barrouillet *et al.*, 2004, 2007 ; Barrouillet & Camos, 2012 ; Cowan, 1992 ; McCabe, 2008 ; Raye *et al.*, 2002). En ce sens, le rafraîchissement attentionnel serait une fonction exécutive minimale permettant de maintenir actives les informations qui ne sont plus perceptivement présentes (Raye *et al.*, 2007). La mise en évidence de l'implication de régions cérébrales communes lors du maintien d'informations de différentes natures apporte de nouveaux arguments en faveur de la non-spécificité du mécanisme de rafraîchissement attentionnel. De plus, l'observation de corrélats neuronaux distincts entre répétition subvocale et rafraîchissement soutient le postulat d'une dissociation entre le maintien verbal et le maintien attentionnel des informations. Enfin, l'étude des corrélats neuronaux du rafraîchissement suggèrent que le rafraîchissement attentionnel puisse être décomposé en deux processus distincts : l'initiation et le rafraîchissement attentionnel *per se*. Tandis que l'initiation du rafraîchissement serait un processus amodal, le rafraîchissement *per se* nécessiterait l'activation des aires sensorielles liées à la nature des informations à maintenir (Raye *et al.*, 2007).

ii. *Étude du décours temporel du rafraîchissement attentionnel : études électrophysiologiques*

Des études électrophysiologiques suggèrent l'implication de l'attention dans le maintien d'informations en mémoire de travail. Dans une tâche de reconnaissance en mémoire visuelle à court-terme, Jha (2002) a mis en évidence un partage des corrélats électrophysiologiques entre maintien en mémoire de travail et orientation de l'attention spatiale vers des items présentés précédemment à l'écran mais qui ne sont plus perceptivement présents. Un premier item était présenté à l'écran et sa position spatiale devait être mémorisée et maintenue en mémoire jusqu'à l'apparition d'un second item dont la position spatiale devait être jugée comme étant similaire ou non au premier item. Durant le délai séparant les deux présentations visuelles, un indice spatial était présenté et pouvait être congruent ou non avec la position spatiale à mémoriser. Les indices spatiaux congruents évoquaient une réponse électrophysiologique précoce (i.e., P1 et N1, environ 100 millisecondes post-stimulus) reflétant l'orientation de l'attention (Luck & Girelli, 1998) plus ample que les indices non-congruents. L'effet de la congruence spatiale entre l'indice et la position de l'item à mémoriser suggère que l'attention était dirigée vers la position spatiale à

mémoriser durant l'intervalle de rétention (Jha, 2002). Dans une seconde expérience au paradigme similaire, les participants avaient pour consigne d'orienter leur attention vers la position spatiale du premier item (vs. mémoriser la position spatiale). Puisque les items sur lesquels l'attention était orientée n'étaient pas perceptivement présents, la tâche d'orientation attentionnelle nécessitait leur maintien en mémoire de travail. Afin de réduire le coût mnésique de la tâche d'orientation de l'attention, l'item pouvait apparaître seulement à deux positions spatiales distinctes (i.e., gauche ou droite de l'écran). À l'exception d'un effet de la congruence plus fort et d'une distribution plus large de la composante N1 lors de l'orientation de l'attention comparé au maintien, l'effet de la congruence spatiale sur les modulations des composantes évoquées précoces P1 et N1 était similaire à celui observé lors du maintien d'information. Ces résultats suggèrent donc un partage des corrélats électrophysiologiques entre déplacement volontaire de l'attention et maintien d'informations spatiales.

Le déplacement volontaire de l'attention vers l'information à maintenir par le biais de rétro-indices présentés durant l'intervalle de rétention permet de moduler la réponse neuronale associée au maintien d'informations visuelles (Kuo, Stokes, & Nobre, 2012). Lors du maintien d'informations visuelles, l'amplitude d'une composante évoquée verrouillée temporellement à la fin de la présentation des memoranda - la *Controlateral Delayed Activity* - croît à mesure que le nombre d'informations à mémoriser augmente. Le maximum d'amplitude de la *Controlateral Delayed Activity* est corrélé à l'empan maximal des participants avec une amplitude plus large lorsque l'empan du participant est plus grand (Kuo *et al.*, 2012 ; Vogel & Machizawa, 2004). La *Controlateral Delayed Activity* pourrait donc refléter le maintien d'informations visuelles en mémoire de travail (Vogel & Machizawa, 2004). La présence d'un rétro-indice indiquant l'item à maintenir réduit l'amplitude de cette composante (Kuo *et al.*, 2012). D'après les travaux de Souza et collaborateurs, un rétro-indice permettrait de guider l'attention vers l'information à maintenir et/ou de supprimer les informations dont le maintien n'est plus nécessaire (Souza & Oberauer, 2016 ; Souza *et al.*, 2014, 2015, 2018). Ainsi, la présence d'un rétro-indice permettrait de réduire la quantité d'informations à maintenir soit en sélectionnant les informations pertinentes, soit en supprimant les informations non-pertinentes, et résulterait en une réduction du coût mnésique reflétée par la diminution de l'amplitude de la *Controlateral Delayed Activity*.

Dans la lignée de leurs travaux utilisant l'IRMf, Johnson et collaborateurs (2015) ont investigué la dynamique temporelle des processus impliqués dans le rafraîchissement attentionnel en utilisant l'électroencéphalographie. Dans un paradigme de rafraîchissement attentionnel explicite, les participants devaient penser brièvement à un visage, une scène ou un mot présenté visuellement mais qui n'était plus perceptivement présent. L'indication de rafraîchir était donnée par l'apparition d'un signal à l'écran. En guise de conditions contrôles, les participants devaient, en fonction de l'indice qui apparaissait à l'écran, soit appuyer sur un bouton avec leur main droite, soit ne rien faire du tout. L'analyse des potentiels évoqués suivant l'indice de rafraîchissement en comparaison aux deux autres conditions a mis en évidence deux composantes distinctes : une première composante positive relativement précoce (environ 400 millisecondes post-stimulus) avec une amplitude maximale dans les sites fronto-pariétaux, et une seconde composante positive plus tardive (environ 800 millisecondes post-stimulus) et soutenue principalement dans les régions occipitales. La première composante positive ressemble à la composante P300 observée dans les paradigmes de détection de nouveauté (odd-ball paradigm, Bastuji, García-Larrea, Franc, & Mauguière, 1995) et proposée comme reflétant l'orientation de l'attention. La composante observée par Johnson et collaborateurs (2015) est maximale dans les régions frontales, régions par ailleurs identifiées comme jouant un rôle dans le maintien attentionnel en mémoire de travail (Johnson *et al.*, 2005 ; Johnson *et al.*, 2007 ; Raye *et al.*, 2007, 2002). Selon les auteurs, la composante précoce reflèterait un processus d'orientation de l'attention en vue du maintien attentionnel, ce qui pourrait correspondre à l'initiation du rafraîchissement attentionnel.

D'après Johnson et collaborateurs (2015), la seconde composante ressemble à une activité identifiée comme associée à l'attention perceptive (Late Directing Attention Positivity, Harter, Miller, Price, LaLonde, & Keyes, 1989 ; Hopf & Mangun, 2000). Sa localisation dans les régions occipitales suggère qu'elle pourrait refléter le contrôle volontaire de l'attention visuelle. En lien avec les travaux en IRMf mettant en évidence l'implication d'aires cérébrales spécifiques à la nature des informations lors du rafraîchissement, cette composante pourrait refléter le recours à un mécanisme visuel pour le maintien d'informations visuelles. Cette proposition semble en accord avec les observations de réponses électrophysiologiques mesurées durant l'intervalle de rétention (i.e., immédiatement après la fin de la présentation des informations à mémoriser) spécifique à la nature sensorielle des informations à maintenir

(Lefebvre *et al.*, 2013). Lors du maintien d'informations visuelles latéralisées (e.g., des points de couleurs présentés à gauche ou à droite de l'écran), la *Sustained Posterior Contralateral Negativity* (ou *Contralateral Delay Activity*, Vogel & Machizawa, 2004) apparaît durant le délai de rétention dans les régions postérieures contralatérales à l'hémichamp de présentation (e.g., Lefebvre *et al.*, 2013 ; Vogel & Machizawa, 2004). Lors de la présentation d'informations auditives, la *Sustained Anterior Negativity* apparaît dans les régions fronto-centrales (Guimond *et al.*, 2011 ; Lefebvre *et al.*, 2013). L'amplitude de ces deux composantes est modulée par le coût mnésique de la tâche et est corrélée à l'empan maximal des participants, suggérant leur implication dans le maintien d'informations visuelles et auditives (pour la *Contralateral Delay Activity* et la *Sustained Anterior Negativity*, respectivement). L'ensemble de ces résultats conforte le postulat de deux sous-processus distincts au sein du rafraîchissement attentionnel (Raye *et al.*, 2007). Un premier processus, précoce, amodal, et reposant sur les régions fronto-pariétales, semble être impliqué dans l'initiation du rafraîchissement attentionnel. Un second processus, le rafraîchissement attentionnel *per se*, permet dans un second temps le maintien des informations en sollicitant notamment des processus et régions spécifiques au type d'informations (e.g., visage, scène).

Comme vu précédemment, Johnson et collaborateurs (2015) se sont intéressés au rafraîchissement attentionnel explicite d'une information. Vergauwe et collaborateurs (2016) ont étudié la dynamique du rafraîchissement attentionnel implicite, sans instructions favorisant son utilisation, au cours d'une tâche d'empan complexe. L'objectif de cette étude était de décoder le contenu du focus attentionnel au cours de la tâche en utilisant la technique MVPA. Dans la première phase de l'étude, l'activité électrophysiologique était enregistrée pour chaque participant durant le maintien de lettres et de formes constitués d'une ligne et de deux points (stimuli ligne-points). Cette activité électrophysiologique a été soumise à un algorithme de classification, permettant d'entraîner l'algorithme à distinguer les patterns d'activations électrophysiologiques spécifiques aux lettres et aux stimuli ligne-points. Dans la deuxième phase de l'étude, l'activité électrophysiologique des participants a été enregistrée au cours d'une tâche d'empan complexe nécessitant la mémorisation de lettres et le traitement de stimuli ligne-points (i.e., indiquer si la ligne peut passer entre les points). La soumission de l'activité cérébrale acquise au cours de l'empan complexe à l'algorithme de classification a permis de décoder le contenu du focus attentionnel. Particulièrement, les

patterns d'activations spécifiques aux lettres et aux stimuli ligne-points alternaient en continu au cours de la tâche d'empan complexe. Ces résultats suggèrent que les items à mémoriser sont replacés spontanément dans le focus attentionnel lorsque la tâche de traitement n'occupe pas l'attention, confortant le postulat d'une alternance continue entre les activités de maintien et de traitement conformément au modèle TBRS (Barrouillet et Camos, 2015). De plus, l'activité électrophysiologique spécifique aux lettres augmentait linéairement avec l'augmentation du nombre de lettres à maintenir. Ces résultats semblent en accord avec les études comportementales mettant en évidence une augmentation du temps nécessaire au rafraîchissement avec l'augmentation du coût mnésique (Fanael *et al.*, 2018 ; Vergauwe *et al.*, 2014).

Au-delà du maintien en mémoire de travail, le rafraîchissement attentionnel serait aussi impliqué dans la construction de traces mnésiques à long (Camos & Portrat, 2015 ; Jarjat *et al.*, 2018 ; McCabe, 2008). Khader et collaborateurs ont étudié le lien entre les oscillations neurales durant le maintien en mémoire de travail et la formation de la trace mnésique à long terme (Khader, Jost, Ranganath, & Rösler, 2010 ; Khader, Ranganath, Seemüller, & Rösler, 2007). La puissance des oscillations dans les bandes de fréquence thêta (4 - 7 Hz) et alpha (8 - 12 Hz) augmente durant le maintien en mémoire de travail et la taille de cette augmentation corrèle avec les performances de rappel à long terme. Les oscillations dans les bandes de fréquence alpha ont été associées à la prévention contre l'interférence plutôt qu'à un maintien actif de l'information (Bonfond & Jensen, 2012). Étant donné le rôle attribué au rafraîchissement dans la construction de traces mnésiques à long terme (Camos & Portrat, 2015 ; Jarjat *et al.*, 2018 ; McCabe, 2008), les oscillations thêta pourraient être un candidat au corrélat oscillatoire du rafraîchissement attentionnel. Cette suggestion est appuyée par le modèle du code neural thêta-gamma (Lisman & Idiart, 1995 ; Lisman & Jensen, 2013) proposant l'implication des oscillations thêta dans le maintien en mémoire de travail. D'après ce modèle, les représentations en mémoire de travail seraient maintenues par une activation séquentielle des items individuels, représentés par les cycles gamma. Les oscillations gamma seraient imbriquées dans des oscillations thêta qui constituent un cadre temporel, indiquant le début et la fin de la séquence d'items. Les oscillations thêta permettent la communication entre les différentes régions cérébrales impliquées dans le maintien (voir Fries, 2005 pour un

rôle des oscillations neurales dans la communication entre les groupes neuronaux) et, en ce sens, pourraient être impliquées dans le maintien en mémoire de travail.

Les études électrophysiologiques confortent l'hypothèse d'un rôle de l'attention dans le maintien en mémoire de travail. L'attention spatiale et le maintien en mémoire de travail semblent partager un réseau neuronal (Jha, 2002). De plus, l'orientation de l'attention sur les informations à mémoriser module un marqueur électrophysiologique du maintien d'informations visuelles (Kuo *et al.*, 2012). L'excellent décours temporel de l'électroencéphalographie a permis aux études centrées sur le rafraîchissement attentionnel de (i) distinguer avec davantage de précision temporelle, l'occurrence d'un premier processus d'initiation du rafraîchissement, suivi d'un second processus de rafraîchissement *per se* (Johnson *et al.*, 2015) et (ii) montrer que les informations à mémoriser sont présentes dans le focus attentionnel lorsque l'attention n'est pas occupée par une tâche de traitement concurrente au maintien (Vergauwe *et al.*, 2016). Les études en électrophysiologie ouvrent de nouvelles pistes d'investigations. Les oscillations thêta semblent en particulier jouer un rôle dans le maintien en mémoire de travail (Lisman & Idiart, 1995 ; Lisman & Jensen, 2013). Le lien étroit entre les oscillations thêta et la formation de traces mnésiques à long terme (Khader *et al.*, 2010, 2007) suggère une implication spécifique des oscillations thêta dans le rafraîchissement attentionnel. D'autres travaux centrés sur les oscillations induites suggèrent que les oscillations bêta (15 - 25 Hz) pourraient être liées au maintien en mémoire de travail (Deiber *et al.*, 2007 ; Tallon-Baudry, Bertrand, & Fischer, 2001 ; Tallon-Baudry, Bertrand, Peronnet, & Pernier, 1998 ; Tallon-Baudry, Kreiter, & Bertrand, 1999). Les oscillations induites, à la différence des oscillations évoquées, reflètent des processus dont la relation temporelle avec le moment de présentation du stimulus est flexible. Par conséquent, ces oscillations sont proposées comme reflétant des processus endogènes (Bastiaansen & Hagoort, 2003 ; Tallon-Baudry *et al.*, 1998). Puisque le rafraîchissement attentionnel est un processus auto-initié, l'investigation des oscillations induites dans l'objectif d'identifier les oscillations neurales sous-jacentes au rafraîchissement semble particulièrement pertinente. Les études de Tallon-Baudry et collaborateurs (2001, 1998, 1999) mettent en évidence une augmentation de la synchronisation bêta induite lorsqu'un stimulus visuel non-verbal doit être maintenu pour une reconnaissance subséquente en comparaison à une condition sans tâche de reconnaissance. La synchronisation bêta induite est d'autant plus importante que le coût mnésique de la tâche

augmente (Deiber *et al.*, 2007). Les oscillations bêta induites semblent donc impliquées dans le maintien en mémoire de travail, mais un rôle spécifique dans le rafraîchissement attentionnel reste encore à étudier.

3. Conclusion : questions en suspens et implications pratiques

Différents modèles théoriques proposent un mécanisme de maintien attentionnel en mémoire de travail - le rafraîchissement attentionnel - et sont soutenus par de nombreuses données empiriques. Les études comportementales et neurophysiologiques permettent une meilleure compréhension de l'implication de l'attention dans le maintien en mémoire de travail et une meilleure définition du mécanisme de rafraîchissement attentionnel.

a. Un mécanisme amodal de maintien en mémoire de travail

Les études empiriques et les modèles théoriques s'accordent sur le fait que le rafraîchissement attentionnel serait un mécanisme rapide (Vergauwe *et al.*, 2014 ; Vergauwe & Cowan, 2014) et amodal (Johnson *et al.*, 2005). Le rafraîchissement attentionnel est impliqué dans le maintien d'informations visuelles ou spatiales (Camos *et al.*, 2009 ; Hudjetz & Oberauer, 2007 ; Vergauwe *et al.*, 2010, 2012) et peut être utilisé conjointement à la récapitulation subvocale pour le maintien d'informations verbales (Camos *et al.*, 2013, 2011 ; Cohen *et al.*, 1997 ; Majerus *et al.*, 2010 ; Mora & Camos, 2013 ; Raye *et al.*, 2007).

Il semble important de relever ici que le maintien de certaines caractéristiques ne se ferait pas par le biais du rafraîchissement attentionnel (Ricker & Cowan, 2010 ; Vergauwe *et al.*, 2014). Contrairement aux lettres conventionnelles (i.e., lettres anglaises pour des participants anglophones), les performances mnésiques pour les caractères non-familiers (i.e., lettres grecques, cyrilliques ou arabes) ou la police de caractère des lettres (i.e., la lettre présentée à l'écran est toujours la même, par exemple toujours un "A", seule la police d'écriture de la lettre change pour chaque item à mémoriser et doit être mémorisée) diminue à mesure que le délai de rétention augmente même si l'attention n'est pas occupée par une tâche concurrente et est donc disponible pour le maintien (Ricker & Cowan, 2010 ; Vergauwe *et al.*, 2014). Également, la mémorisation de la police de caractères présentés à l'écran ne semble pas influencer les temps de réponse à une tâche de traitement concurrente, suggérant qu'aucun temps n'est alloué à leur maintien en mémoire (Vergauwe *et al.*, 2014). Ces résultats

pourraient suggérer que le rafraîchissement attentionnel ne peut être effectué que sur des traces mnésiques bien établies en mémoire à long-terme (Ricker & Cowan, 2010 ; Vergauwe *et al.*, 2014), et ce de façon congruente avec les propositions du modèle de Cowan (1988, 1995, 1999, 2005). De récents travaux sur les mécanismes en jeu dans le maintien de mélodies non-familiales en mémoire de travail semblent également aller dans ce sens (Nees, Corrini, Leong, & Harris, 2017). En effet, les auteurs ont observé que les performances de mémorisation de mélodies non-familiales n'étaient pas affectées par la présence ou non d'une tâche concurrente nécessitant des ressources attentionnelles (i.e., résoudre des problèmes mathématiques). Cependant, aucune étude à notre connaissance ne s'est intéressée à l'utilisation du rafraîchissement attentionnel dans le maintien de mélodies familiales, et donc établies en mémoire à long terme. Étudier le maintien en mémoire de travail de mélodies connues en comparaison à des mélodies inconnues pourrait permettre de mieux comprendre l'utilisation des représentations en mémoire à long-terme lors du maintien attentionnel en mémoire de travail.

b. Un mécanisme attentionnel de maintien en mémoire de travail

Plusieurs études suggèrent que le rafraîchissement attentionnel serait un mécanisme exécutif minimal (Raye *et al.*, 2007) divisé en deux sous-processus (initiation et rafraîchissement *per se*, Johnson *et al.*, 2015). Le rafraîchissement est décrit comme un déplacement de l'attention vers les informations à maintenir (Johnson *et al.*, 2015) pouvant être guidé par des indices extérieurs (Johnson *et al.*, 2002 ; Souza & Oberauer, 2016 ; Souza *et al.*, 2014, 2015, 2018) et se faire de manière volontaire et adaptative (Camos *et al.*, 2011). Le déplacement de l'attention vers l'information à maintenir est proposé comme permettant la réactivation de la trace mnésique (Vergauwe & Cowan, 2015) et de ses propriétés perceptives (Rey *et al.*, sous presse) résultant en la stabilisation de la trace (Camos & Portrat, 2015 ; Jarjat *et al.*, 2018 ; McCabe, 2008)..

Comme le relèvent Camos et collaborateurs (2018) de nombreuses questions restent encore en suspens : le rafraîchissement attentionnel de plusieurs informations se fait-il de manière sérielle (un item après l'autre, e.g., Barrouillet & Camos, 2012 ; McCabe, 2008 ; Nee & Jonides, 2013 ; voir aussi Vergauwe *et al.*, 2016 pour des résultats contradictoires ; Vergauwe *et al.*, 2014) ou simultanée (plusieurs items pouvant être contenus dans le focus attentionnel en même temps ; Portrat & Lemaire, 2015) ? Rafraîchit-on d'abord l'item le moins

activé (Lemaire, Pageot, Plancher, & Portrat, 2017) ? Les travaux s'intéressant au rafraîchissement attentionnel se basent sur le postulat d'un mécanisme pouvant être initié spontanément. Ce postulat n'a cependant pas été mis à l'épreuve et des études restent à mener pour préciser dans quelle mesure le rafraîchissement attentionnel peut avoir lieu de manière spontanée, sans instruire les participants quant à son utilisation.

- c. Perspectives appliquées : Mieux comprendre les altérations de la mémoire de travail

Poursuivre la recherche sur le fonctionnement de la mémoire de travail semble nécessaire pour mieux en comprendre les déficits. La mémoire de travail, centrale dans la plupart des activités cognitives quotidiennes, est altérée dans de nombreuses pathologies, telles que les démences (Kirova, Bays, & Lagalwar, 2015), ou la schizophrénie (Starc *et al.*, 2017), suite à des accidents vasculaires cérébraux (Martin & Ayala, 2004), mais aussi au cours du vieillissement normal (Bopp & Verhaeghen, 2005 ; Park *et al.*, 2002). L'altération de la mémoire de travail, notamment dans le vieillissement, pourrait être dû à un déficit du mécanisme de rafraîchissement attentionnel (Fanuel *et al.*, 2018 ; voir aussi Grillon *et al.*, 2013 pour l'hypothèse d'un déficit du rafraîchissement attentionnel dans la schizophrénie; Higgins & Johnson, 2009 ; Hoareau *et al.*, 2016 ; Jarjat, Portrat, & Hot, 2018 ; Johnson *et al.*, 2002 ; Loaiza & McCabe, 2013b; Plancher *et al.*, 2017). Néanmoins, un tel déficit dans le vieillissement n'est pas systématiquement observé (Loaiza & Souza, 2018 ; Souza, 2016). Apporter davantage de finesse à la compréhension du fonctionnement de ce mécanisme permettrait de proposer des pistes de remédiation et de réhabilitation adéquates, visant à améliorer le fonctionnement cognitif et le bien-être de ces populations.

CHAPITRE 2

Le rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement

Avec l'avancée en âge, la mémoire de travail peut s'avérer moins efficace. L'effet du vieillissement sur la mémoire de travail a reçu un vif intérêt (voir Craik & Salthouse, 2011 ; Logie & Morris, 2014 ; Luo & Craik, 2008 pour des revues de la littérature récentes). Plusieurs hypothèses générales, non spécifiques à la mémoire de travail, ont été proposées pour expliquer l'altération de la mémoire de travail avec l'avancée en âge. D'après ces hypothèses, le déclin cognitif lié à l'âge pourrait être dû à un ralentissement cognitif général (Salthouse, 1994), à un déficit des mécanismes d'inhibition (Hasher & Zacks, 1988) ou encore à une réduction des ressources attentionnelles (Rabinowitz, Craik, & Ackerman, 1982). Ces hypothèses générales peuvent permettre de mieux comprendre l'altération de la mémoire de travail avec l'avancée en âge et leurs propositions seront présentées dans une première partie. Nous discuterons ensuite d'une hypothèse plus récente et spécifique à la mémoire de travail : l'hypothèse d'un déficit du mécanisme de rafraîchissement attentionnel. Comme présenté dans le Chapitre 1, le rafraîchissement est un mécanisme attentionnel impliqué dans le maintien en mémoire de travail (Camos *et al.*, 2018 ; Fanuel *et al.*, en préparation pour des revues de la littérature récentes), et suggéré comme étant ralenti avec l'avancée en âge (e.g., Johnson, Reeder, Raye, & Mitchell, 2002).

1. Un déficit de la mémoire de travail lié à l'âge : Hypothèses générales

i. Un ralentissement général du fonctionnement cognitif

D'après Salthouse (1996), les performances cognitives seraient limitées par des contraintes liées aux connaissances générales, des contraintes de traitement générales et par l'efficacité de processus spécifiques. Avec l'avancée en âge, la vitesse de traitement générale

semble diminuer, ce qui pourrait expliquer la diminution des performances cognitives et, en particulier, le déclin des performances de mémoire de travail (Salthouse, 1994).

Les différences de performances en mémoire de travail liées à l'âge pourraient être dues à une diminution de l'efficacité de processus élémentaires impliqués dans la mémoire de travail (Salthouse & Babcock, 1991). Sur la base de ce constat, Salthouse (1991) propose que le déficit de la mémoire de travail dans le vieillissement est dû à un ralentissement plus général du fonctionnement cognitif. Pour tester cette hypothèse, les performances d'adultes âgés de 20 à 84 ans ont été évaluées au cours de deux types de tâches : (1) des tâches simples de comparaison perceptive (e.g., comparer deux séquences de lettres et indiquer si elles sont identiques ou différentes) à réaliser en un temps limité et (2) des tâches plus complexes (i.e., empan de calcul et empan de lecture¹), nécessitant à la fois le maintien et le traitement d'informations. Tandis que les tâches simples permettaient une mesure de la vitesse de traitement (i.e., mesure du nombre d'essais pouvant être réalisés en un temps limité), les tâches plus complexes permettaient une mesure de la mémoire de travail. Les analyses de régression mettent en évidence une réduction des différences liées à l'âge dans les mesures de mémoire de travail lors du contrôle de la variance due à la vitesse de traitement. Les équations structurelles montrent, quant à elles, que les liens entre âge et vitesse de traitement et entre vitesse de traitement et mémoire de travail sont plus forts que le lien direct associant âge et mémoire de travail. Ces résultats suggèrent que la vitesse de traitement pourrait être un médiateur de l'effet de l'âge sur les performances de mémoire de travail.

Dans une série d'études suivant la même démarche expérimentale, différentes mesures de la vitesse de traitement ont été proposées et mises en relation avec des mesures de mémoire de travail identiques à celle de Salthouse (1991). Salthouse (1992) propose une mesure-seuil de la vitesse de traitement pour effectuer des opérations simples. Des chiffres étaient présentés séquentiellement à l'écran et, à l'apparition de chaque nouveau chiffre, les participants devaient l'ajouter ou le retrancher au résultat de l'opération précédente. Après

¹ Le principe des tâches d'empan de calcul et de lecture sont similaires. Dans la tâche d'empan de calcul, une série de problèmes mathématiques est présentée séquentiellement. Les participants doivent résoudre chaque problème et en mémoriser le dernier chiffre (i.e., le résultat). Dans la tâche d'empan de lecture, une série de phrases est présentée et, pour chaque phrase, le participant doit répondre à une question de compréhension et mémoriser le dernier mot de la phrase. A la fin de la série, les derniers chiffres/mots de chaque problème/phrase sont rappelés. Le nombre de problèmes/phrases augmente d'un essai sur l'autre, permettant une mesure de l'empan maximal de calcul/lecture des participants.

la présentation de quatre chiffres, les participants indiquaient le résultat final. La durée de présentation des chiffres d'une séquence était manipulée d'un essai sur l'autre de façon à déterminer le temps minimal permettant à chaque participant d'effectuer l'ensemble des opérations correctement. Cette mesure-seuil de la vitesse de traitement était, elle aussi, liée à l'âge et un excellent prédicteur des performances de mémoire de travail.

En complément des mesures de la vitesse de traitement perceptif (e.g., comparaison de séquences de lettres et de patterns visuels, Salthouse, 1991), Salthouse et Kersten (1993) mesurent le temps de recopiage de chiffres et de complétion de carrés dont un côté est manquant, considérés comme des mesures de la vitesse motrice, de façon à proposer une mesure plus générale de la vitesse de traitement. Les analyses de variance mettent en évidence une large réduction des différences de mémoire de travail liées à l'âge lors du contrôle de la variance due à la vitesse de traitement perceptif. La réduction des différences est cependant moins importante si seule la variance liée à la vitesse motrice est contrôlée. De façon intéressante, les différences de mémoire de travail liées à l'âge ne semblent pas uniquement dépendantes de la vitesse de traitement. En effet, lorsque la variance due à la vitesse de traitement (perceptif et moteur) est contrôlée, les différences de performances entre adultes jeunes et âgés, bien que réduites, persistent. Un ralentissement de la vitesse de traitement avec l'âge ne semble donc pas pouvoir expliquer à elle seule le déficit de la mémoire de travail dans le vieillissement.

Plus récemment, la modélisation en équations structurelles de l'effet du vieillissement sur des scores composites évaluant différentes fonctions cognitives (raisonnement, mémoire, vitesse de traitement, capacité de représentation spatiale) a mis en évidence l'existence de trois facteurs statistiques distincts impactant directement les performances cognitives évaluées (Salthouse & Ferrer-Caja, 2003). Premièrement, l'avancée en âge influence directement les mesures de la vitesse de traitement, confortant l'hypothèse d'un ralentissement général dans le vieillissement. Deuxièmement, le vieillissement impacte un processus commun à l'ensemble des tâches. Ce processus commun est distinct d'un ralentissement général de la vitesse de traitement puisque qu'il s'agit d'un effet *direct* du vieillissement sur les capacités de raisonnement, de mémoire, de vitesse de traitement et de représentation spatiale, qui n'est pas médiatisé par les mesures de vitesse de traitement. Troisièmement, le vieillissement semble avoir une incidence spécifique sur les performances

de mémoire, évaluées par des épreuves issues de la batterie de Wechsler (Wechsler, 1997) comprenant des mesures de mémoire visuelle et auditive, immédiate et différée. L'effet direct du vieillissement sur les performances mnésiques suggère que la modification de la mémoire avec l'âge n'est pas seulement due à un ralentissement de la vitesse de traitement. Il apparaît nécessaire de considérer d'autres facteurs pour expliquer l'effet de l'âge sur la mémoire.

ii. Un déficit spécifique de l'inhibition

Une autre proposition pour expliquer le déficit de la mémoire de travail avec l'avancée en âge est un déficit spécifique des mécanismes d'inhibition (Hasher & Zacks, 1988). L'inhibition aurait trois fonctions principales : (1) contrôler l'entrée des informations dans le focus attentionnel, (2) supprimer les informations non-pertinentes de la mémoire de travail et (3) supprimer ou restreindre les réponses inappropriées (Lustig, Hasher, & Zacks, 2007). Les mécanismes d'inhibition seraient moins efficaces chez les personnes âgées, ce qui pourrait expliquer le déclin des performances de mémoire de travail lié à l'âge (Hasher & Zacks, 1988).

En accord avec l'hypothèse d'un déficit de l'inhibition dans le vieillissement, les capacités à inhiber un stimulus non pertinent seraient moindres chez les adultes âgés que chez les jeunes. Au cours d'une étude en imagerie cérébrale fonctionnelle (Gazzaley, Cooney, Rissman, & D'Esposito, 2005), des images de scènes ou de visages étaient présentées en alternance et les participants, des adultes jeunes et âgés, avaient pour consigne de mémoriser les scènes et ignorer les visages (ou l'inverse, en fonction des essais). Après un délai, les participants effectuaient une tâche de reconnaissance sur la catégorie à mémoriser (visage ou scène). Durant le délai, l'activité dans les régions du cortex visuel associatif impliquées dans le maintien des scènes (aire parahippocampique) et dans le maintien des visages (aire fusiforme) était enregistrée. En comparaison avec une condition passive d'observation des séquences de scènes et de visages sans qu'une tâche de mémorisation soit requise, l'activité dans les aires parahippocampiques augmente lors du maintien des images de scènes et diminue lorsque les scènes doivent être ignorées. L'activité dans l'aire fusiforme augmente lors du maintien des images de visages et diminue lorsque les visages doivent être ignorés (Gazzaley, Cooney, McEvoy, Knight, & D'Esposito, 2005). La mesure de l'activité cérébrale des aires parahippocampiques et fusiforme constituerait un marqueur du maintien et de l'inhibition des images de scènes et de visages, respectivement. L'indice de suppression (i.e., diminution de l'activité dans les aires parahippocampique et fusiforme lorsque les scènes et

les visages doivent être ignorées, respectivement) des adultes âgés était corrélé à leurs performances de reconnaissance. Pour aller plus loin dans la compréhension du lien entre performances mnésiques et indice de suppression, les auteurs ont divisé le groupe d'adultes âgés en trois sous-groupes en fonction de leurs performances de reconnaissance et analysé les performances des deux groupes extrêmes (i.e., ayant les meilleures et les moins bonnes performances). Chez les adultes âgés ayant les moins bonnes performances de reconnaissance, l'indice de suppression était significativement différent de celui mesuré chez les adultes jeunes. Chez les adultes âgés ayant les meilleures performances de reconnaissance, l'indice de suppression ne différait pas significativement de celui des adultes jeunes. Cette étude suggère un lien entre le déclin de la mémoire de travail dans le vieillissement et un déficit dans la capacité à inhiber une information non pertinente.

Pour tester directement l'hypothèse d'un déficit des processus d'inhibition comme cause du déclin de la mémoire de travail, Borella et collaborateurs (2008) se sont intéressés au lien existant entre les performances de mémoire de travail verbales et visuo-spatiales et les capacités d'inhibition tout au long de l'âge adulte (de 20 à 86 ans). Les performances de mémoire de travail étaient évaluées par le biais de deux tâches verbales (le test d'empan d'écoute² et le test d'empan de catégorisation³) et d'une tâche visuospatiale (test du puzzle de Jigsaw⁴). En plus de fournir une mesure des capacités de mémoire de travail, les tâches d'empan verbal permettaient de mesurer les erreurs de type intrusion (i.e., rappel erroné de mots qui ne devaient pas être rappelés). Les erreurs de type intrusion constituaient une mesure du contrôle de l'inhibition, reflétant la difficulté à supprimer une information qui n'est plus pertinente. Les capacités d'inhibition étaient également évaluées par le test de Hayling (Burgess & Shallice, 1996), permettant une mesure de l'inhibition d'une réponse inappropriée.

² Le test d'empan d'écoute, adapté du test d'empan de lecture (Daneman & Carpenter, 1980) consiste à écouter des séries de phrases de longueur croissante. A la fin de chaque phrase, les participants devaient juger de sa plausibilité et mémoriser le dernier mot. A la fin de la présentation de la série, le dernier mot de chaque phrase devait être rappelé.

³ Dans le test d'empan de catégorisation, un nombre croissant de listes de trois à six mots étaient auditivement présentées. A chaque fois que les participants entendaient un mot faisant partie de la catégorie sémantique « animal », ils devaient taper de la main sur la table. A la fin de la présentation des listes de l'essai, les participants devaient rappeler le mot final de chaque liste.

⁴ Dans le test du puzzle de Jigsaw, les pièces d'un puzzle sont présentées à l'écran, les participants doivent résoudre le puzzle sans bouger les pièces mais en indiquant sur une feuille l'ordre des pièces. Le nombre de pièces du puzzle augmente d'un essai sur l'autre, permettant une mesure de l'empan de mémoire de travail visuo-spatial.

Le test de Hayling consiste en une tâche de complétion de phrases. Des phrases dont le dernier mot est manquant sont présentées, le participant doit compléter la phrase soit avec un mot congruent (réponse automatique) soit avec un mot sans aucun lien avec la phrase (condition inhibition). L'ensemble des mesures de la mémoire de travail et de l'inhibition étaient corrélées à l'âge des participants. Les analyses de régression mettent en évidence que l'âge et les mesures de l'inhibition permettent d'expliquer une importante part de la variance des performances de mémoire de travail. Cependant, la part de variance expliquée par l'âge seul est plus importante que celle expliquée par l'inhibition seule, allant à l'encontre de l'hypothèse de l'inhibition comme médiateur principal du déclin de la mémoire de travail avec l'avancée en âge (Borella *et al.*, 2008).

Bien que certaines études reportent des différences liées à l'âge dans les mesures de l'inhibition (e.g., Cohn, Dustman, & Bradford, 1984 ; Comalli, Wapner, & Werner, 1962 ; Houx, Jolles, & Vreeling, 1993), deux méta-analyses vont à l'encontre de l'hypothèse d'une altération spécifique de l'inhibition dans le vieillissement (Rey-Mermet & Gade, 2017 ; Verhaeghen & De Meersman, 1998). Une méta-analyse de l'effet Stroop (1935) chez les adultes jeunes et âgés suggère cependant que le déclin des capacités d'inhibition avec l'avancée en âge n'est pas dû à une altération spécifique de l'inhibition mais à un ralentissement général de la vitesse de traitement (Verhaeghen & De Meersman, 1998). En présence d'interférences, les temps de réponses des adultes âgés sont plus lents que ceux des adultes jeunes, mais l'effet de l'interférence (i.e., la différence des temps de réaction avec et sans interférence) est aussi large chez les adultes jeunes que chez les âgés. Les résultats de cette méta-analyse sont en faveur de l'hypothèse d'un ralentissement général de la vitesse de traitement (Salthouse, 1994) pour expliquer l'altération des capacités d'inhibition dans le vieillissement.

Une autre méta-analyse récente suggère que les adultes âgés ne sont pas déficitaires dans des tâches nécessitant la capacité à ignorer une information distractive et à inhiber une réponse interférente, telles que mesurées, par exemple, par la tâche des *flankers*⁵ ou le test de Stroop, respectivement (Rey-Mermet & Gade, 2017). Les adultes âgés semblent toutefois

⁵ Dans la tâche des *flankers*, les participants doivent identifier un item central (une lettre, une flèche) entouré de distracteurs. Les distracteurs peuvent être identiques ou différent de l'item central et, par conséquent, en faciliter ou interférer avec son traitement.

avoir de moins bonnes performances dans les tâches impliquant l'inhibition d'une réponse dominante (tâches de signal d'arrêt⁶ et de *Go/No-Go*⁷), pouvant suggérer un déficit de la capacité d'inhibition dans le vieillissement. Les tâches de signal d'arrêt et de *Go/No-Go* impliquent également le maintien (i.e., maintenir en mémoire le stimulus pour lequel une réponse est attendue dans la tâche de *Go/No-Go* ou maintenir en mémoire le signal notifiant l'arrêt pour la tâche de signal d'arrêt) et la coordination d'information (i.e., produire le comportement adéquat pour un stimulus donné). La moindre performance des âgés dans les tâches de *Go/No-Go* et de signal d'arrêt pourrait refléter un déclin des capacités de maintien et de coordination plutôt que les capacités d'inhibition d'une réponse dominante (Rey-Mermet & Gade, 2017).

Ces deux méta-analyses (Rey-Mermet & Gade, 2017 ; Verhaeghen & De Meersman, 1998) mettent au défi l'hypothèse d'un déficit général des processus d'inhibition avec l'avancée en âge et, par conséquent, le rôle de l'inhibition dans le déclin des performances de mémoire de travail dans le vieillissement. Pour mieux comprendre la relation entre les capacités d'inhibition et de mémoire de travail dans l'avancée en âge, Robert et collaborateurs (Robert, Borella, Fagot, Lecerf, & De Ribaupierre, 2009) ont mesuré les performances de rappel et les erreurs de type intrusion dans une tâche classique d'empan de lecture (Daneman & Carpenter, 1980) puis, dans une seconde expérience, ont ajusté la difficulté de la tâche aux capacités mnésiques (i.e., à l'empan maximal) de chaque participant. Dans la tâche classique, les adultes âgés ont de moins bonnes performances de rappel et commettent davantage d'erreurs de type intrusion que les jeunes. En revanche, l'ajustement de la difficulté de la tâche à l'empan maximal de chaque individu fait disparaître la différence entre adultes jeunes et âgés dans la mesure des erreurs d'intrusion. Lorsque le niveau de difficulté de la tâche est adapté, les adultes âgés ne semblent pas déficitaires dans les processus de contrôle de l'inhibition. Ces résultats suggèrent que la quantité de ressources attentionnelles occupées

⁶ Dans une tâche de signal d'arrêt, les participants doivent effectuer une tâche (e.g., catégorisation vivant/non vivant). Dès lors que le signal d'arrêt apparaît (e.g., changement de couleur de l'écran), les participants doivent arrêter de répondre. Le temps pour l'arrêt de la réponse est mesuré.

⁷ Dans une tâche de *Go/No-Go*, les participants doivent appuyer sur une touche à chaque fois qu'un stimulus donné (stimulus *Go*) est présenté. Si un autre stimulus (stimulus *No-Go*) est présenté, alors ils ne doivent pas répondre.

par le maintien est déterminante pour l'efficacité des processus d'inhibition (Conway & Engle, 1994 ; Robert *et al.*, 2009).

- iii. Une réduction de la quantité de ressources attentionnelles et un difficile partage des ressources

Une diminution de la quantité des ressources attentionnelles disponibles avec l'avancée en âge constitue une autre piste explicative du déclin de la mémoire de travail dans le vieillissement (Craik, 1983 ; Craik & Byrd, 1982 ; Rabinowitz *et al.*, 1982). Selon cette hypothèse, les différences de performances entre adultes jeunes et âgés dans une tâche cognitive seraient particulièrement visibles lorsque les ressources attentionnelles doivent être réparties entre deux tâches (Hartley & Little, 1999). En situation de double tâche, si l'une des tâches consomme davantage de ressources, alors moins de ressources sont disponibles pour la seconde tâche. Si les adultes âgés ont effectivement moins de ressources attentionnelles que les jeunes, alors la diminution des performances à la seconde tâche (voire aux deux tâches) devrait être encore plus importante.

Dans une méta-analyse, Bopp et Verhaegen (2005) ont analysé les empan verbaux simples (i.e., impliquant uniquement le maintien d'information verbales : empan de chiffres, empan de mots et empan de lettres) et de mémoire de travail (i.e., impliquant le maintien d'informations verbales et un traitement concurrent : empan de calcul, empan d'écoute, empan de lecture et empan de phrases) des adultes jeunes et âgés. Cette étude met en évidence une réduction de la taille de l'empan (simple ou de mémoire de travail) avec l'âge. Cependant, l'empan de mémoire de travail serait plus sensible à l'effet de l'âge que les empan verbaux simples. La mémoire de travail est par essence une situation de double tâche nécessitant à la fois le maintien et le traitement d'informations. La plus grande réduction de l'empan de mémoire de travail comparé à la réduction de l'empan simple dans le vieillissement pourrait être expliquée par le nécessaire partage des ressources attentionnelles dans les tâches de mémoire de travail. Les études s'intéressant à l'effet de l'âge en situation de double tâche semblent donc particulièrement pertinentes pour mieux comprendre les effets de l'âge sur la mémoire de travail.

De façon consistante avec l'hypothèse d'une diminution des ressources attentionnelles avec l'avancée en âge, les adultes âgés semblent présenter un déficit

spécifique en situation de double tâche qui ne peut pas être uniquement expliqué par un ralentissement de la vitesse de traitement général lié à l'âge (Verhaeghen, Steitz, Sliwinski, & Cerella, 2003). Dans une méta-analyse, Verhaeghen et collaborateurs (2003) se sont intéressés au coût de la double tâche (i.e., différence entre la performance en situation de double tâche et en situation de tâche simple) chez les adultes jeunes et âgés. En présence d'une seconde tâche, l'exactitude des réponses diminue chez les adultes jeunes et âgés mais le coût de la double tâche mesuré sur l'exactitude des réponses ne semble pas différer entre ces deux populations. Les temps de réponse augmentent également en présence d'une seconde tâche chez les adultes jeunes et âgés. Le coût de la double tâche mesuré sur les temps de réponse est plus important pour les adultes âgés que pour les adultes jeunes. De plus, le ralentissement en situation de double tâche observé chez les adultes âgés est plus important que le ralentissement attendu au regard du ralentissement en situation de tâche simple, suggérant que le déficit des adultes âgés en situation de double tâche n'est pas seulement dû à un ralentissement général dû à l'avancée en âge mais pourrait aussi être dû à une altération de processus liés à la coordination des deux tâches.

Le paradigme de la période réfractaire psychologique (Telford, 1931) permet l'étude du partage des ressources attentionnelles en situation de double tâche. Dans ce paradigme, deux stimuli associés chacun à une réponse spécifique sont présentés successivement. Par exemple, un son est présenté et le participant doit le juger comme aigu ou grave en donnant une réponse orale, puis un point est présenté à l'écran et le participant doit en indiquer la localisation (gauche ou droite, haut ou bas) en appuyant sur une touche (Allen, Smith, Vires-Collins, & Sperry, 1998). De façon cruciale, le délai séparant la présentation des stimuli est manipulé et les temps de réponse au deuxième stimulus sont mesurés. D'après la théorie du goulot central (Pashler, 1994), trois étapes seraient successivement impliquées dans la réponse à un stimulus : un traitement perceptif, un traitement central et un traitement de la réponse. Le traitement central nécessiterait des ressources attentionnelles, mais pas le traitement perceptif ni le traitement de la réponse. Puisque les ressources attentionnelles seraient limitées, une seule opération de traitement central pourrait être effectuée à la fois, impliquant un partage temporel des ressources attentionnelles. Les opérations ne nécessitant pas d'attention, quant à elles, pourraient être effectuées parallèlement à d'autres traitements. Par conséquent, lorsque le délai de présentation entre le premier et le second

stimulus est court, l'étape de traitement central du premier stimulus n'est pas terminée lorsque le traitement central du second stimulus devrait avoir lieu. L'attention ne peut alors pas être immédiatement allouée au traitement central du second stimulus, et le temps de réponse à ce second stimulus est plus long. A l'inverse, si le délai séparant la présentation du premier et du second stimulus est plus long, les ressources attentionnelles ne sont plus nécessaires au traitement central du premier stimulus lorsque le traitement central du second stimulus doit avoir lieu. Le traitement central du second stimulus peut être effectué sans délai et le temps de réponse à ce stimulus est alors plus court. La différence entre les temps de réponse au second stimulus en fonction du délai séparant la présentation du premier et du deuxième stimulus, appelée « effet de la période réfractaire psychologique », est proposée comme une mesure de l'impact de l'engagement de l'attention dans la première tâche sur la performance à la seconde tâche (Maquestiaux, 2016).

Chez les adultes âgés, l'effet de la période réfractaire psychologique semble plus fort que chez les jeunes – en plus d'un ralentissement des adultes âgés en comparaison avec les adultes jeunes quel que soit le délai entre les deux stimuli, la différence de temps de réponse entre les essais où le délai est long et les essais où le délai est court est plus importante chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes –, ce qui suggère un déficit dans le partage temporel des ressources attentionnelles (Allen *et al.*, 1998). De plus, tandis que l'entraînement à l'une et/ou à l'autre des tâches réduit l'effet de la période réfractaire psychologique chez les jeunes (Maquestiaux, Laguë-Beauvais, Bherer, & Ruthruff, 2008), l'effet reste présent chez les adultes âgés, et ce malgré une diminution des temps de réponse à chacune des tâches en situation de tâche simple (Maquestiaux, Didierjean, Ruthruff, Chauvel, & Hartley, 2013 ; Maquestiaux, Laguë-Beauvais, Ruthruff, Hartley, & Bherer, 2010). Ainsi, bien que l'entraînement permette l'automatisation des tâches et, par conséquent, réduise la quantité de ressources attentionnelles allouées à chacune des tâches, le partage des ressources attentionnelles semble déficitaire dans le vieillissement (Maquestiaux, 2016).

Pour mieux comprendre le déficit du partage des ressources attentionnelles dans le vieillissement, il semble utile de distinguer différents processus impliqués en situation de double tâche en comparaison à la réalisation d'une tâche simple. Une situation de double tâche nécessite, d'une part, le partage des ressources attentionnelles entre les deux tâches et, d'autre part, la capacité de passer d'une tâche à l'autre. Pour étudier les différences liées

à l'âge dans les processus de changement de tâche, Kray et Lindenberger (2000) se sont intéressés aux performances d'adultes jeunes et âgés lors de l'alternance de tâches. Le type de matériel présenté était toujours le même au long de la tâche, seules les consignes variaient. Par exemple, lorsqu'un mot était présenté à l'écran (e.g., « chien »), les participants devaient soit juger si le mot correspondait à un objet animé ou inanimé (Tâche A), soit juger si le mot contenait une ou deux syllabes (Tâche B). Deux types de blocs d'essais pouvaient être proposés. Dans les blocs dits homogènes, les participants effectuaient une seule des deux tâches (e.g., uniquement le jugement animé/inanimé). Dans les blocs dits hétérogènes, les participants étaient instruits de réaliser deux fois la Tâche A, puis deux fois la Tâche B, etc. Ce paradigme expérimental permettait de mesurer à la fois le coût local et le coût global de la double tâche. Le coût local de la double tâche correspond à la différence de temps de réponse entre les essais impliquant de l'alternance (e.g., un essai A suivant un essai B) et les essais n'impliquant pas d'alternance entre les tâches (e.g., un essai A suivant un autre essai A), mesurant la capacité de passer d'une tâche à une autre. Le coût global de la double tâche correspond à la différence de temps de réponse dans les blocs homogènes (en simple tâche) et hétérogènes (en double tâche), permettant une mesure de la capacité de partage des ressources attentionnelles entre deux tâches. Le coût global de la double tâche était plus important chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes tandis que le coût local de la double tâche était similaire dans les deux groupes d'âges. Ces résultats suggèrent que les adultes âgés sont capables de passer d'une tâche à une autre en activant et désactivant les configurations mentales liées à chacune des tâches. En revanche, et de façon consistante avec la proposition d'une altération de la capacité de partage des ressources attentionnelles entre deux tâches (Maquestiaux, 2016), les adultes âgés semblent déficitaires lorsqu'il est nécessaire de maintenir et coordonner des configurations mentales liées à plusieurs tâches.

En faveur de l'hypothèse d'une altération du maintien et de la coordination des configurations mentales en situation de double tâche, le coût global de la double tâche observé chez les adultes âgés ne semble pas différent de celui observé chez les adultes jeunes lorsqu'un indice apparaît à l'écran pour indiquer aux participants la tâche qu'ils doivent réaliser (Kray, Li, & Lindenberger, 2002). En présence de l'indice, il n'est pas nécessaire de maintenir en mémoire les informations nécessaires pour savoir quelle tâche réaliser. La présence d'indices externes semble éliminer les différences liées à l'âge dans le coût global de

la double tâche (Kray *et al.*, 2002). Le coût global de la double tâche plus important chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes dans l'étude de Kray et Lindenberger (2000) pourrait être dû à une altération du maintien en mémoire de travail des informations nécessaires pour savoir quelle tâche réaliser. Une méta-analyse des effets de l'âge sur les coûts local et global de la double tâche conforte cette proposition. Les mécanismes sous-jacents à l'alternance d'une tâche à une autre (coût local de la double tâche) semblent épargnés dans le vieillissement. Les mécanismes impliqués dans le maintien et la coordination de deux tâches (coût global de la double tâche) semblent déficitaires chez les adultes âgés. Cette altération va au-delà du ralentissement cognitif général (Kramer, Hahn, & Gopher, 1999 ; Verhaeghen *et al.*, 2003 ; Wasylshyn, Verhaeghen, & Sliwinski, 2011) et suggère un déficit lié à la mémoire de travail.

Proposant que le déficit observé chez les adultes âgés en situation de double tâche pourrait être dû à une altération du processus de déplacement du focus attentionnel, une série d'étude s'est intéressée aux effets de l'âge dans des tâches distinguant l'alternance entre deux tâches et le déplacement du focus attentionnel (Basak & Verhaeghen, 2011 ; Vaughan, Basak, Hartman, & Verhaeghen, 2008 ; Verhaeghen & Basak, 2005 ; Verhaeghen & Hoyer, 2007). Dans la première étude de cette série, l'exactitude et les temps de réponse au cours d'une tâche de *n*-back ont été étudiés (Verhaeghen & Basak, 2005). Dans cette tâche, des lettres étaient présentées à l'écran successivement et apparaissaient en colonnes. Les participants devaient indiquer si la lettre présentée actuellement était identique à celle présentée *n* colonnes précédemment. Partant de l'hypothèse que le focus attentionnel ne peut contenir qu'un item à la fois, les essais 1-back étaient considérés comme ne nécessitant pas de déplacement du focus attentionnel (l'item précédent étant toujours dans le focus attentionnel). Les essais où *n* est supérieur à 1 nécessitaient en revanche un déplacement du focus attentionnel vers les items précédents, items n'étant plus dans le focus attentionnel. Les temps de réponses aux essais nécessitant le déplacement du focus attentionnel étaient plus lents en comparaison avec les essais ne nécessitant pas de déplacement du focus. Ce coût temporel du déplacement du focus attentionnel ne différait pas entre les deux groupes d'âges. Les adultes âgés étaient en revanche moins exacts que les adultes jeunes dans leurs réponses, et ce d'autant plus que le déplacement du focus attentionnel est nécessaire. Ces résultats suggèrent que l'accès au contenu des informations se trouvant hors du focus attentionnel

n'est pas altéré dans le vieillissement puisque les adultes âgés ont besoin d'autant de temps que les adultes jeunes pour accéder à ce contenu. En revanche, les items hors du focus attentionnel sont moins disponibles, et donc moins bien récupérés, chez adultes âgés que chez les adultes jeunes. Ainsi, les adultes âgés ne nécessitent pas plus de temps que les jeunes pour accéder au contenu qui est hors du focus attentionnel, mais ils récupèrent moins d'informations.

Pour comparer les effets de l'âge lors du déplacement du focus attentionnel et lors de l'alternance entre deux tâches, une deuxième expérience utilisant un paradigme de *n*-back introduit la nécessité d'alterner entre deux tâches (Verhaeghen & Basak, 2005). En fonction de la colonne dans laquelle le chiffre apparaît, les participants doivent soit indiquer si le chiffre est identique ou différent à celui présenté *n* colonnes avant, soit indiquer si le chiffre est supérieur ou inférieur à celui présenté *n* colonnes avant. L'ajout d'une seconde tâche à réaliser en alternance avec la première ne modifie pas le pattern de performances des adultes jeunes et âgés. Dans les deux conditions (simple et double tâche de *n*-back), les temps de réponses des adultes âgés sont autant ralentis que ceux des jeunes lorsqu'il est nécessaire de déplacer le focus attentionnel. L'effet du déplacement du focus attentionnel sur l'exactitude des réponses est plus important chez les adultes âgés que chez les jeunes. Il semble donc possible que l'effet du coût global de la double tâche plus important chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Kramer *et al.*, 1999 ; Kray *et al.*, 2002 ; Kray & Lindenberger, 2000 ; Verhaeghen *et al.*, 2003 ; Wasylshyn *et al.*, 2011) soit dû à un déficit dans la disponibilité des informations se trouvant hors du focus attentionnel.

Les résultats mis en évidence par Verhaeghen & Basak (2005) ont par la suite été répliqués dans plusieurs études variant le type de tâche utilisée pour solliciter le déplacement du focus attentionnel (i.e., tâche de calcul continu, Verhaeghen & Hoyer, 2007), manipulant la charge mnésique de la tâche (i.e., présence ou non d'indices spatiaux indiquant la tâche à réaliser, nombre de chiffres constituant un item, Vaughan *et al.*, 2008) ou encore en proposant une mesure différente du déplacement du focus attentionnel (Basak & Verhaeghen, 2011). Dans cette dernière étude, un indigage aléatoire de la position des items à comparer au cours de la tâche de *n*-back était utilisée. *n* items étaient présentés à l'écran, à *n* positions différentes, et apparaissaient dans un ordre aléatoire. Lors de l'apparition d'un nouvel item, les participants devaient indiquer s'il était identique ou différent de l'item précédemment

présenté à la même position et mémoriser le nouvel item. D'après les auteurs, cette adaptation de la tâche de *n*-back permet une mesure plus directe du déplacement du focus attentionnel : quand la position du nouvel item est identique à celle de l'item présenté dans l'essai précédent, aucun déplacement n'est nécessaire ; quand la position de l'item change d'un essai à l'autre, le déplacement du focus attentionnel est nécessaire. Les résultats mettent en évidence que les adultes âgés sont aussi rapides que les jeunes pour les essais sans déplacement. En revanche, les adultes âgés sont moins exacts que les jeunes, et ce même lorsque l'item est dans le focus attentionnel (essais sans déplacement). À vitesse de traitement similaire, les adultes âgés sont moins précis que les adultes jeunes. Ces résultats suggèrent que les adultes âgés sont moins efficaces que les adultes jeunes lorsqu'il est nécessaire de traiter (i.e., juger le nouvel item) et mémoriser le nouvel item simultanément.

Basak et Verhaeghen (2011) proposent que l'altération des performances des adultes âgés en situation de double tâche comparées aux performances en situation de simple tâche peut être expliquée par un déficit des processus de la mémoire de travail permettant de maintenir et traiter simultanément des informations. Particulièrement, il semble que les processus impliqués dans le maintien de la configuration mentale liée à la tâche, c'est-à-dire les informations nécessaires à la réalisation de la tâche (e.g., les éléments de consignes indiquant que la tâche doit être effectuée le plus rapidement et/ou le plus précisément possible, l'association entre le stimulus et la réponse), soit altérés dans le vieillissement (Wasylyshyn *et al.*, 2011). Une altération du rafraîchissement attentionnel, impliqué dans le maintien en mémoire de travail, pourrait être la cause de l'altération du maintien de la configuration mentale liée à la tâche. Dans le paradigme de période réfractaire psychologique, deux tâches doivent être effectuées l'une après l'autre. Il est donc nécessaire de maintenir en mémoire les informations nécessaires pour effectuer la seconde tâche durant la réalisation de la première. L'effet de la période réfractaire psychologique plus important chez les adultes âgés que chez les jeunes (e.g., Allen, Smith, Vires-Collins, & Sperry, 1998) pourrait être dû à un déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement. Cette réinterprétation nous semble particulièrement intéressante au regard du manque de précision dans la définition du concept de « ressources attentionnelles ». À la lumière des études suggérant un déficit des ressources attentionnelles dans le vieillissement, il n'apparaît pas clairement si ce déficit est lié à une réduction de la quantité de ressources disponibles ou à une plus grande difficulté du

partage des ressources avec l'avancée en âge. La proposition d'une altération d'un processus attentionnel de maintien en mémoire de travail (i.e., le rafraîchissement attentionnel) semble permettre de (1) réconcilier les propositions d'une altération des performances en situation de double tâche due à un déficit des ressources attentionnelles ou à un déficit des processus de maintien en mémoire de travail et (2) mieux caractériser le déficit des ressources attentionnelles impliqué dans le déclin de la mémoire de travail (et, plus généralement, du fonctionnement cognitif) avec l'avancée en âge.

2. Le déficit du rafraîchissement attentionnel, une nouvelle perspective ?

Basé sur de premiers travaux montrant un ralentissement du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés (Johnson *et al.*, 2002), un déficit du mécanisme de rafraîchissement attentionnel pourrait expliquer l'altération de la mémoire de travail dans le vieillissement (Hoareau *et al.*, 2016 ; Plancher *et al.*, 2017). Nous présenterons dans un premier temps les arguments en faveur d'un ralentissement du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement puis des résultats en faveur d'un déficit de l'initiation du rafraîchissement, suggérant que, dans certaines conditions, les adultes âgés peuvent bénéficier du rafraîchissement.

i. Hypothèse d'un ralentissement du rafraîchissement attentionnel

(1) *Premières observations du ralentissement du rafraîchissement attentionnel*

Les premiers travaux suggérant un déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement ont utilisé un paradigme de rafraîchissement explicite de mots (Johnson, Mitchell, Raye, & Greene, 2004 ; Johnson, Reeder, Raye, & Mitchell, 2002). Dans ce paradigme, des mots sont présentés séquentiellement à l'écran. De façon cruciale, chaque mot peut être soit suivi d'un mot différent (mot nouveau), soit du même mot (mot répété), soit d'un point (rafraîchissement). Lorsqu'un mot apparaît à l'écran, les participants doivent le lire à voix haute. Lorsqu'un point apparaît à l'écran, les participants ont pour consigne de penser brièvement au mot précédent (le rafraîchir) et le prononcer à voix haute. Les temps de réponse (i.e., temps de lecture ou de prononciation) sont enregistrés.

Une première étude comportementale (Johnson *et al.*, 2002) met en évidence que la répétition d'un mot réduit les temps de lecture en comparaison à la lecture d'un mot nouveau, et ce de manière équivalente pour les adultes jeunes et les adultes âgés. Les temps de prononciation dans la condition rafraîchissement sont plus longs que les temps de lecture d'un mot nouveau et la différence de temps de réponse est plus importante chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes, suggérant un ralentissement du rafraîchissement dans le vieillissement. Lors d'une phase de reconnaissance suivant la présentation des mots, les adultes jeunes sont meilleurs pour reconnaître un mot répété plutôt qu'un mot présenté une seule fois, et encore meilleurs pour reconnaître les mots rafraîchis. À l'inverse, les performances de rappel des adultes âgés ne semblent bénéficier ni de la répétition ni du rafraîchissement des mots. La vitesse de rafraîchissement (i.e., la différence de temps de prononciation entre la condition rafraîchissement et la condition mot répété) est corrélée avec les performances de reconnaissance. Cette corrélation est observée à la fois chez les adultes jeunes et les adultes âgés, suggérant un lien entre l'efficacité du rafraîchissement et sa vitesse. Le ralentissement du rafraîchissement chez les adultes âgés pourrait expliquer le déclin des performances mnésiques dans le vieillissement.

Pour appuyer l'hypothèse d'un déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement, une étude en neuroimagerie a utilisé le même paradigme expérimental adapté pour l'enregistrement en imagerie fonctionnelle (Johnson *et al.*, 2004). Cette nouvelle étude de Johnson et collaborateurs (2004) réplique leurs précédents résultats comportementaux (Johnson *et al.*, 2002) et met en évidence une diminution de l'activation des régions cérébrales impliquées dans le rafraîchissement (i.e., le gyrus frontal moyen gauche, Johnson *et al.*, 2005 ; Raye, Johnson, Mitchell, Reeder, & Greene, 2002) chez les adultes âgés comparés aux adultes jeunes. La diminution d'activation chez les adultes âgés ne semble cependant pas compensée par le recrutement d'autres régions cérébrales, suggérant que les adultes âgés utilisent le même mécanisme que les adultes jeunes pour le rafraîchissement, mais de façon moins efficace (Johnson *et al.*, 2004). Le mécanisme de rafraîchissement attentionnel étant impliqué dans le maintien en mémoire de travail (e.g., Barrouillet *et al.*, 2004), son ralentissement pourrait expliquer le déclin de la mémoire de travail avec l'avancée en âge.

(2) *Déficit du rafraîchissement attentionnel en mémoire de travail*

Les études de Johnson et collaborateurs (2004, 2002) mettent en évidence un ralentissement du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement mais ne se sont pas intéressées à l'impact de ce déficit sur la mémoire de travail. Les performances de mémoire de travail des adultes âgés semblent bénéficier dans une moindre mesure du rafraîchissement que les adultes jeunes (Loaiza, Rhodes, & Anglin, 2015). De façon concordante avec les propositions de Johnson et collaborateurs (2002, 2004), le rafraîchissement semble moins efficace chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Jarjat *et al.*, 2018), et cela pourrait être due à un ralentissement de ce mécanisme dans le vieillissement (Hoareau, Lemaire, Portrat, & Plancher, 2016 ; Plancher, Boyer, Lemaire, & Portrat, 2017).

Les adultes âgés semblent moins bénéficier des opportunités de rafraîchissement que les adultes jeunes (Loaiza *et al.*, 2015). Dans une tâche d'empan complexe impliquant la mémorisation de mots entre lesquels des équations sont à résoudre à voix haute, les adultes jeunes et âgés rappellent davantage de mots du début de la liste que de la fin. Les auteurs interprètent ce résultat comme reflétant le bénéfice d'un plus grand nombre d'opportunités de rafraîchissement. Le bénéfice des opportunités de rafraîchissement était moindre chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes. Les causes du bénéfice moindre chez les adultes âgés ne sont cependant pas claires. D'après les propositions de McCabe (2008), chaque opportunité de rafraîchissement pourrait permettre la création d'un nouvel indice de récupération. Par conséquent, le moindre bénéfice des adultes âgés pourrait être ici interprété comme une plus grande difficulté à créer des indices de récupération. Cependant, la différence entre les mots présentés au début et à la fin de l'essai peut également s'exprimer en termes de temps alloué au rafraîchissement de chaque item : les items présentés au début de l'essai peuvent non seulement être rafraîchis un plus grand nombre de fois mais aussi être rafraîchis plus longtemps. Dans l'étude de Loaiza et collaborateurs (2015), la tâche de résolution d'équation était présentée au format verbal (i.e., « six + deux = huit ? ») pour les adultes jeunes et au format numérique pour les adultes âgés (i.e., « 6 + 2 = 8 ? »). Cette manipulation expérimentale permettait que les temps de réponses des adultes jeunes et des adultes âgés soient similaires. Par conséquent, les deux groupes d'âge disposaient d'autant de temps disponible pour le rafraîchissement. Les performances de rappel des adultes âgés étaient moins bonnes que celles des adultes jeunes. Les deux groupes d'âge tiraient avantage

d'un plus grand nombre d'opportunités de rafraîchissement (i.e., meilleures performances de rappel pour les mots présentés au début plutôt qu'à la fin de l'essai), mais le bénéfice des adultes âgés était moins important que celui des adultes jeunes. Puisque le rafraîchissement attentionnel semble plus lent chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Johnson *et al.*, 2004, 2002), une même quantité de temps disponible pour le rafraîchissement pourrait être moins bénéfique pour les adultes âgés que pour les adultes jeunes.

Jarjat et collaborateurs (2018) ont étudié l'incidence d'une manipulation du temps disponible pour le rafraîchissement chez les adultes jeunes et âgés. Les participants devaient mémoriser des lettres entre lesquelles des chiffres à traiter (i.e., indiquer leur position spatiale ou juger de leur parité) étaient présentés. La réponse des participants devait être donnée à voix haute, contraignant l'utilisation de la répétition subvocale et incitant à l'utilisation d'un mécanisme de maintien attentionnel. Pour chaque participant, la difficulté de la tâche d'empan complexe était adaptée (1) à ses capacités d'empan verbal à court terme (le nombre d'items à mémoriser était fonction de l'empan de lettres maximal de chaque participant, mesuré en amont) et (2) à sa vitesse de traitement pour les tâches de jugement de position spatiale et de parité. Le temps disponible pour le rafraîchissement était manipulé selon deux conditions expérimentales (coût cognitif faible ou élevé, en fonction de la vitesse de présentation des items à traiter). Le coût cognitif était calculé pour chaque participant de façon à prendre en compte leurs temps de réaction. Les résultats de cette étude mettent en évidence (1) que les performances de rappel des jeunes sont meilleures que celles des âgés et (2) que les adultes âgés bénéficient moins d'un temps supplémentaire disponible pour le rafraîchissement que les adultes jeunes.

Les résultats de Jarjat et collaborateurs (2018) pourraient s'expliquer par un ralentissement du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement. Les adultes âgés bénéficient moins d'une augmentation de temps disponible pour le rafraîchissement car ils sont plus lents pour rafraîchir une information que les adultes jeunes. Des études en modélisation computationnelle des performances de mémoire de travail des adultes jeunes et âgés suggèrent également un ralentissement du rafraîchissement dans le vieillissement (Hoareau *et al.*, 2016 ; Plancher *et al.*, 2017). Les performances comportementales d'adultes jeunes et âgées ont été mesurées au cours d'une tâche d'empan complexe nécessitant la mémorisation d'images entre lesquelles des mots étaient présentés et devaient être lus à voix

haute. Le coût cognitif de la tâche de lecture était manipulé par le rythme de présentation des mots (rapide ou lent), laissant plus ou moins de temps pour le rafraîchissement attentionnel. Avec l'augmentation du coût cognitif, les performances de rappel diminuaient autant dans les deux groupes d'âge. De plus, bien que le temps nécessaire à la lecture des mots soit comparable chez les adultes jeunes et âgés, les performances de rappel des adultes âgés étaient moins bonnes que celles des adultes jeunes (Hoareau *et al.*, 2016 ; Plancher *et al.*, 2017). Les données comportementales acquises au cours de ces tâches étaient ensuite comparées aux données simulées par une modélisation computationnelle du modèle TBRS (le modèle TBRS*, Oberauer & Lewandowsky, 2011). Différents paramètres du modèle computationnel étaient manipulés de façon à identifier celui qui permettait d'expliquer au mieux la différence comportementale observée entre les adultes jeunes et âgés. Les deux études suggèrent que le paramètre fixant le temps de rafraîchissement pour les adultes jeunes dans le modèle TBRS* doit être augmenté pour rendre compte des performances de rappel des adultes âgés. Le temps nécessaire au rafraîchissement d'un item serait environ de 40 millisecondes chez les adultes jeunes et de 200 millisecondes chez les adultes âgés.

Le mécanisme de rafraîchissement attentionnel semble moins efficace dans le vieillissement (Jarjat *et al.*, 2018), ce qui pourrait être dû à un mécanisme plus lent chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Hoareau *et al.*, 2016 ; Johnson *et al.*, 2002 ; Plancher *et al.*, 2017). Le ralentissement du rafraîchissement pourrait expliquer le déclin de la mémoire de travail observé dans le vieillissement.

ii. Un bénéfice du rafraîchissement attentionnel préservé ?

Une étude s'est intéressée à l'incidence du nombre d'opportunités de rafraîchissement attentionnel sur les performances de mémoire épisodique et de mémoire de travail d'adultes jeunes et âgés. Dans une tâche d'empan complexe, les participants devaient mémoriser des mots entre lesquels une ou deux équations à résoudre à voix haute pouvaient être présentées (Loaiza & McCabe, 2013). La manipulation du nombre d'équations présentées entre chaque mot permettait de varier le nombre d'opportunités de rafraîchissement. Le ratio entre le temps de résolution des équations et le temps total entre deux mots était gardé identique de façon à ne pas varier le coût cognitif de la tâche. Dans une condition contrôle, aucune opération n'était présentée. À la fin de chaque essai, les participants devaient rappeler les mots présentés (rappel immédiat) puis, à la fin du bloc d'essais, les participants devaient

rappeler les mots de l'ensemble de l'essai (rappel différé). Lors du rappel immédiat, le pattern de performances était similaire chez les adultes jeunes et âgés : leurs performances étaient meilleures dans la condition contrôle que lors de la présentation d'équation mais ne variaient pas en fonction du nombre d'opérations. Lors du rappel différé, les performances des adultes jeunes et âgés bénéficiaient d'un plus grand nombre d'opportunités de rafraîchissement, et ce bénéfice était plus important chez les adultes jeunes que chez les adultes âgés. Les adultes âgés semblent bénéficier moins que les adultes jeunes des opportunités de rafraîchissement en mémoire à long terme mais cela n'affecte pas leurs performances de mémoire de travail. Cette étude suggère un déficit du rafraîchissement attentionnel qui altérerait les performances mnésiques à long terme mais ne semble pas en accord avec l'hypothèse d'un déficit du rafraîchissement attentionnel pour expliquer le déclin de la mémoire de travail lié à l'âge.

Les résultats de Loaiza et McCabe (2013) ne mettent pas en évidence de diminution des performances des adultes âgés avec l'augmentation du nombre d'opérations à résoudre. D'après les auteurs, la manipulation du nombre d'opérations à résoudre permettait de varier le nombre d'opportunités de rafraîchissement. L'augmentation du nombre d'opérations impliquait aussi d'alterner davantage entre maintien et traitement. D'après Jarjat et collaborateurs (2018), l'une des explications au bénéfice moindre d'un temps supplémentaire pour le rafraîchissement chez les adultes âgés est une plus grande difficulté pour les adultes âgés à alterner entre maintien et traitement d'informations (Basak & Verhaeghen, 2011 ; Kramer *et al.*, 1999 ; Kray *et al.*, 2002 ; Kray & Lindenberger, 2000 ; Vaughan *et al.*, 2008 ; Verhaeghen & Basak, 2005 ; Verhaeghen & Hoyer, 2007 ; Verhaeghen *et al.*, 2003 ; Wasylshyn *et al.*, 2011). Les résultats de Loaiza et McCabe (2013) et de Verhaeghen et Basak (2005) ne semblent pas en accord avec cette hypothèse. Le nombre d'alternances entre maintien et traitement ne semble pas altérer les performances de rappel immédiat des adultes âgés, mais plutôt bénéficier (bien que dans une moindre mesure que chez les adultes jeunes) à leurs performances lors du rappel différé (Loaiza & McCabe, 2013). Les informations hors du focus attentionnel semblent moins disponibles chez les adultes âgés, mais ils ne semblent pas nécessiter plus de temps que les adultes jeunes pour y accéder (Verhaeghen & Basak, 2005). Selon ces études, la moindre efficacité du rafraîchissement des adultes âgés

pendant les temps libres (Jarjat *et al.*, 2018) ne serait donc pas dû à un temps plus long chez les adultes âgés pour alterner entre les activités de maintien et de traitement.

Souza (2016) suggère un mécanisme de rafraîchissement intact dans le vieillissement en utilisant un paradigme de rétro-indiçage. Des points de couleurs (trois ou cinq) étaient présentés simultanément à différentes positions sur l'écran et les participants devaient les mémoriser. Après un intervalle de rétention, un point noir était affiché à l'une des positions préalablement occupées par un des points de couleur, indiquant au participant qu'il devait rappeler la couleur du point positionné à cet endroit en la sélectionnant sur une roue des couleurs. La couleur rappelée pouvait être soit exacte et, dans ce cas, la précision de la réponse était mesurée (i.e., la déviation entre le couleur de présentation et la réponse du participant), soit inexacte (i.e., rappel d'un item qui n'était pas la cible ou rappel au hasard). De façon cruciale, un indice pouvait être présenté durant l'intervalle de rétention (rétro-indice) et indiquait quel point de couleur serait testé au moment du rappel. Cette condition était comparée à une condition contrôle sans indice. Dans la condition contrôle, les performances mnésiques des adultes jeunes et âgés étaient équivalentes (bien que moins précises chez les adultes âgés que chez les jeunes) lorsque la charge mnésique était faible (trois items) mais, lorsque la charge mnésique était élevée (cinq items), les adultes âgés rappelaient davantage d'items au hasard en comparaison avec les adultes jeunes. En présence d'un rétro-indice, la précision des réponses était améliorée et le nombre d'erreurs de rappel réduites de la même façon chez les adultes jeunes et les adultes âgés. Puisque le rétro-indiçage pourrait permettre de guider le rafraîchissement attentionnel et que les adultes âgés bénéficient autant d'un tel guidage que les adultes jeunes, il pourrait être conclu de cette étude que le rafraîchissement n'est pas altéré dans le vieillissement. Toutefois, une telle conclusion semble impossible pour quatre raisons. Premièrement, bien que les adultes âgés bénéficient du rétro-indiçage, leurs performances de rappel restent moins bonnes que celles des adultes jeunes, suggérant la persistance d'un déficit du maintien, pouvant être lié au rafraîchissement attentionnel. Deuxièmement, l'absence de mesure du temps de rafraîchissement empêche de rejeter l'hypothèse d'un ralentissement du rafraîchissement chez les adultes âgés. Troisièmement, le mécanisme impliqué dans le bénéfice du rétro-indiçage n'est pas encore clair. Le rétro-indice pourrait être utilisé pour rafraîchir l'information pertinente, mais aussi supprimer les informations non pertinentes du focus attentionnel

(Souza, 2016 ; Souza, Rerko, & Oberauer, 2014). Quatrièmement, les rétro-indices offrent un support environnemental, connu pour compenser l'altération des processus auto-initiés chez les personnes âgées (Craik, 1983 ; Craik, Klix, & Hagendorf, 1986 ; Luo & Craik, 2008). Le rafraîchissement attentionnel est proposé comme étant un processus auto-initié (Johnson, 1992). Par conséquent, le support environnemental fourni par le rétro-indice pourrait masquer un déficit d'initiation du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement. Plutôt que de mettre en évidence une absence de déficit du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés, l'étude de Souza (2016) permet une meilleure caractérisation de l'altération de ce mécanisme dans le vieillissement : en présence d'un support environnemental, les adultes âgés semblent capables d'utiliser le rafraîchissement attentionnel, suggérant une altération de l'initiation du rafraîchissement.

Pour mieux comprendre quels processus en jeu dans le rafraîchissement sont préservés dans le vieillissement, Loaiza et Souza (2018) ont étudié l'effet du nombre de rétro-indices sur les performances de rappel chez les adultes jeunes et âgés. Le paradigme expérimental était similaire à celui de Souza (2016), à la différence qu'un second rétro-indice pouvait être présenté durant l'intervalle de rétention. Le dernier rétro-indice présenté (i.e., le premier si un seul rétro-indice, le deuxième si deux rétro-indices) indiquait l'item testé au moment du rappel. Les participants ne pouvaient pas prédire le nombre de rétro-indice de l'essai. Il était par conséquent systématiquement nécessaire de placer le focus attentionnel sur la représentation indiquée par le premier rétro-indice et, en cas d'apparition d'un second rétro-indice, de déplacer le focus attentionnel sur la nouvelle représentation indiquée. Bien que les adultes âgés aient globalement de moins bonnes performances que les jeunes, les deux groupes d'âge bénéficient autant de la présence de rétro-indices, et ce quel que soit le nombre de rétro-indices. Les résultats de cette étude suggèrent (1) que le rétro-indices guide spécifiquement le rafraîchissement attentionnel plutôt que la suppression des informations non pertinentes (il serait contreproductif de supprimer des informations suite au premier rétro-indice puisqu'elles pourraient être indicées par le second), (2) que la capacité de focalisation attentionnelle est préservée dans le vieillissement et (3) que la capacité des adultes âgés à désengager leur attention d'un item pour la diriger vers un autre est préservée.

Pour résumer, bien que certaines études suggèrent que les adultes âgés puissent toujours bénéficier du rafraîchissement d'informations en mémoire de travail (Loaiza & McCabe, 2013 ; Loaiza & Souza, 2018 ; Souza, 2016), le mécanisme de rafraîchissement attentionnel semble altéré dans le vieillissement (Jarjat *et al.*, 2018 ; Johnson *et al.*, 2004, 2002). Deux processus sont impliqués dans le rafraîchissement : l'initiation et le rafraîchissement *per se* (Johnson, McCarthy, Muller, Brudner, & Johnson, 2015). À la lumière des travaux de Souza (2016), il semble possible que l'initiation du rafraîchissement soit altérée dans le vieillissement. Les études centrées sur le rafraîchissement volontaire (Johnson *et al.*, 2004, 2002) et les modélisations computationnelles de la mémoire de travail (Hoareau *et al.*, 2016 ; Plancher *et al.*, 2017) suggèrent un ralentissement du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement qui pourrait expliquer le déclin de la mémoire de travail avec l'avancée en âge (Hoareau *et al.*, 2016 ; Jarjat *et al.*, 2018 ; Plancher *et al.*, 2017). Ces deux hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives : les adultes âgés pourraient avoir davantage de difficultés que les adultes jeunes à initier le rafraîchissement attentionnel tout en étant plus lents pour rafraîchir une information.

Bien que la nature exacte du déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement reste encore à étudier, l'hypothèse d'un déficit de ce mécanisme avec l'avancée en âge est corroborée par un nombre d'études croissant. Par conséquent, il paraît utile de trouver un moyen d'améliorer le fonctionnement du rafraîchissement attentionnel pour améliorer la mémoire de travail des adultes âgés. Pour cela, nous nous sommes tournées vers une théorie issue du champ de la cognition musicale (la *théorie de l'attention dynamique*, Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999) proposant que la présence d'une structure temporelle régulière permettrait de guider les ressources attentionnelles. Nous faisons l'hypothèse que le mécanisme de rafraîchissement attentionnel pourrait également bénéficier de la présence de régularités temporelles.

CHAPITRE 3

Les régularités temporelles pour guider le rafraîchissement attentionnel

La théorie de l'attention dynamique, initialement proposée comme modèle de la perception des patterns auditifs (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999), constitue un cadre théorique permettant de mieux comprendre le déroulement temporel de l'allocation des ressources attentionnelles. D'après cette théorie, l'attention est répartie de façon cyclique, sous forme d'oscillations, à travers le temps (Jones, 1976). Ces oscillations attentionnelles ont un rythme endogène. Toutefois, en présence d'une structure temporelle régulière dans l'environnement, le rythme des oscillations attentionnelles peut se synchroniser à celui de la structure externe (Jones & Boltz, 1989). Une telle synchronisation permet de déduire la structure temporelle d'occurrence des événements suivants et, par conséquent, de développer des attentes temporelles quant à l'occurrence des événements futurs (Jones & Boltz, 1989). Les attentes temporelles donnent alors lieu à une meilleure allocation de ressources attentionnelles au moment attendu de présentation, résultant en un meilleur traitement de l'événement (Large & Jones, 1999).

De nombreuses études ont testé les prédictions découlant de la théorie de l'attention dynamique. Les données comportementales mettent en évidence un bénéfice perceptif et cognitif des structures temporelles régulières. Issue du champ de la cognition musicale, la théorie de l'attention dynamique s'est, dans un premier temps, centrée sur le bénéfice de structures temporelles régulières dans le traitement de matériel musical. Les prédictions issues de cette théorie se sont ensuite étendues à des domaines cognitifs partageant des liens étroits avec la musique tel que le langage, puis à d'autres domaines plus distincts comme le

traitement d'informations visuelles. L'ensemble des travaux issus de la théorie de l'attention dynamique montre que la présence d'une structure temporelle régulière permet une amélioration de la perception auditive et visuelle, de l'apprentissage, ou encore de la mémoire. Pour mieux comprendre comment les régularités temporelles peuvent bénéficier au fonctionnement perceptif et cognitif, d'autres travaux se sont intéressés à l'effet de la présence d'une structure temporelle régulière sur le fonctionnement cérébral. Les bénéfices perceptifs et cognitifs des régularités temporelles serait dus à la possibilité de développer des attentes temporelles en présence d'une structure temporelle externe et régulière. Par conséquent, l'étude du rôle des oscillations neurales dans les mécanismes de prédiction temporelle devrait permettre une meilleure appréhension des processus sous-jacents à la synchronisation des oscillations attentionnelles en présence d'une structure temporelle régulière.

1. Bénéfices perceptifs, cognitifs et neuronaux des régularités temporelles externes

D'après la théorie de l'attention dynamique, la présence d'une structure temporelle régulière oriente l'allocation de l'attention au moment précis où le stimulus suivant est présenté. La notion de temps est centrale dans la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999) qui propose une description de l'allocation temporelle des ressources attentionnelles. Si une structure temporelle régulière permet une meilleure allocation des ressources attentionnelles, alors les capacités de perception du temps, mais également de perception des événements eux-mêmes, devraient bénéficier de la présence d'une telle structure (Barnes & Jones, 2000 ; Geiser, Notter, & Gabrieli, 2012 ; Jones, Johnston, & Puente, 2006 ; Large & Jones, 1999 ; McAuley & Jones, 2003 ; Schmuckler & Boltz, 1994 ; Tillmann & Lebrun-Guillaud, 2006). Les bénéfices des régularités temporelles ne se limitent pourtant pas à de meilleures capacités perceptives. Le traitement cognitif (e.g., traitement du langage, apprentissage, mémoire) semble plus efficace lorsqu'une structure temporelle régulière est implémentée dans les informations à traiter (e.g., Beier & Ferreira, 2018 ; Hoch, Tyler, & Tillmann, 2013 ; Selchenkova, Jones, & Tillmann, 2014 ; Tillmann & Dowling, 2007). Les bénéfices perceptifs et cognitifs de l'orientation de l'attention temporelle au moment de la présentation d'information est soutenue par les observations

neurophysiologiques d'une diminution des ressources neurales requises pour le traitement d'informations attendues.

i. Bénéfices perceptifs

Le paradigme de discrimination temporelle, utilisé pour tester les bénéfices potentiels des régularités temporelles du contexte, se focalise sur les capacités de perception du temps et la sensibilité aux changements temporels. Dans les paradigmes de discrimination temporelle, les participants doivent indiquer si la durée entre deux sons est plus courte, plus longue ou similaire à une période de référence présentée préalablement. Dans les études de Jones et collaborateurs (Barnes & Jones, 2000 ; Large & Jones, 1999 ; McAuley & Jones, 2003), la présentation des deux intervalles temporels à comparer (i.e., l'intervalle de référence et l'intervalle de comparaison) était précédée d'une séquence auditive isochrone induisant un contexte temporel défini par l'intervalle de temps séparant chaque son. La présentation du contexte permet de développer des attentes temporelles quant à la durée séparant chaque note. Plus la durée de l'intervalle de référence diffère de la durée attendue (vs. plus courte ou plus longue), moins les performances de discrimination sur l'intervalle de comparaison sont bonnes (Barnes & Jones, 2000 ; Large & Jones, 1999). Les performances de discrimination sont meilleures en présence d'une structure temporelle régulière plutôt que (1) en son absence et (2) en présence d'une structure temporelle irrégulière (McAuley & Jones, 2003). La présence d'un contexte temporel régulier semble permettre la création d'attentes temporelles qui, lorsqu'elles sont respectées, permettent une meilleure perception des intervalles de temps. L'effet de la régularité du contexte pourrait cependant être dû à la répétition du même intervalle de temps entre les sons constituant le contexte et les sons délimitant l'intervalle de référence plutôt qu'à un effet des régularités temporelles. Pour tester cette hypothèse, la durée de l'intervalle de référence a été modifiée de façon à correspondre au double du temps des intervalles du contexte (McAuley & Jones, 2003). Par conséquent, la durée de l'intervalle de référence et celle des intervalles temporels constituant le contexte sont différents mais l'intervalle de référence reste prédictible. De meilleures performances de comparaison lorsque les stimuli à comparer sont prédictibles persistent dans cette situation, suggérant que le bénéfice est bien dû à la présence d'une structure temporelle régulière.

La présence d'une structure temporelle régulière permet également une meilleure perception de la durée des événements. Dans un paradigme de type *odd-ball*¹ auditif, le jugement de la durée du son déviant est influencée par le contexte temporel de la séquence de stimuli (McAuley & Fromboluti, 2014). Lorsque le rythme de la séquence de stimuli est isochrone, la perception de la durée du stimulus déviant par sa durée est meilleure s'il est présenté au moment attendu. Si le stimulus déviant apparaît plus tôt ou plus tard que ce moment, sa durée est perçue comme plus courte ou plus longue, respectivement. La distorsion de la perception temporelle n'est en revanche pas influencée par le tempo (plus lent ou plus rapide) de la séquence précédant le son déviant. En présence d'une structure temporelle régulière, la perception de durée d'un événement est meilleure si celui-ci arrive au moment attendu, suggérant que davantage d'attention est allouée au traitement perceptif de cet événement. Lorsque le son déviant est présenté dans une séquence temporellement irrégulière, la différence de distorsion de perception temporelle entre les sons déviants arrivant au moment attendu (sur la base de la durée moyenne des intervalles temporels de la séquence) ou plus tard est réduite.

La perception des caractéristiques des événements telles que la hauteur des notes (Jones, Johnston, & Puente, 2006) ou leur intensité (Geiser *et al.*, 2012) est également meilleure en présence d'une structure temporelle régulière. Jones et collaborateurs (Jones *et al.*, 2006) se sont intéressés à la perception de la hauteur de notes présentées à un moment attendu ou non d'une séquence régulière. Des séquences isochrones de neuf notes de hauteur différentes étaient présentées trois fois et, lors de la troisième présentation, la huitième note pouvait être identique (50 % des essais) ou différente (plus haute ou plus basse, 50 % des essais) des présentations précédentes. La note pouvait être présentée au moment attendu, plus tôt ou plus tard, et les participants devaient indiquer si la hauteur de la huitième note de la dernière séquence était identique, plus haute ou plus basse que dans les présentations précédentes. Les performances de jugement de hauteur étaient meilleures lorsque la note à juger apparaissait au moment attendu plutôt que plus tôt ou plus tard. Les différences d'exactitude en fonction du moment de présentation de la note cible persistent lorsque les

¹ Dans un paradigme de type *odd-ball*, une séquence de stimuli répétés (stimuli standards) est présentée. Au cours de cette séquence, des stimuli déviants, qui enfreignent une règle établie par les stimuli standards, sont présentés à une fréquence peu élevée.

participants sont informés qu'ils ne doivent pas prêter attention au rythme de présentation, mais se concentrer sur la hauteur des notes, suggérant un apprentissage implicite de la structure temporelle.

Dans des paradigmes s'intéressant à l'effet des régularités temporelles dans un contexte musical, Schmuckler et Boltz (1994) puis Tillmann et Lebrun-Guillaud (2006) ont comparé la perception d'accords musicaux arrivant au moment attendu ou non. Dans ces deux études, une séquence musicale était présentée, et les participants devaient réaliser un jugement sur le dernier accord de la séquence. Le jugement consistait à indiquer à quel point le dernier accord complétait ou faisait partie de la séquence précédente (Schmuckler & Boltz, 1994 ; Tillmann & Lebrun-Guillaud, 2006) ou à juger son timbre (comme sonnait « clair » ou « étouffé », Tillmann & Lebrun-Guillaud, 2006). Dans l'étude de Schmuckler et Boltz (1994), des extraits de morceaux musicaux composés d'une ligne mélodique à quatre mesures accompagnées de quatre accords étaient présentés. Le moment d'occurrence du quatrième accord (i.e., l'accord à juger) était manipulé, coïncidant avec le premier temps de la quatrième mesure (i.e., au moment attendu) ou sur un autre temps (i.e., plus tôt ou plus tard que le moment attendu). Les accords arrivant au moment attendu étaient jugés comme complétant mieux la séquence musicale que les accords arrivant à un moment inattendu. Les temps de réaction associés à ce jugement étaient également plus courts lorsque l'accord arrivait à un moment attendu plutôt qu'avant ou après ce moment. Ces résultats suggèrent que la régularité temporelle de la séquence musicale a permis de développer des attentes temporelles sur le moment d'occurrence de l'événement à juger, permettant une meilleure allocation de l'attention à ce moment précis. L'étude de Tillmann et Lebrun-Guillaud (2006) confortent cette hypothèse. La manipulation expérimentale était similaire à celle de Schmuckler et Boltz (i.e., l'accord à juger arrive au moment attendu, plus tôt ou plus tard) à la différence que la séquence musicale pouvait être régulière ou non. Les temps de réponse pour juger le timbre de l'accord étaient plus rapides lorsque le dernier accord apparaissait au moment attendu plutôt que plus tôt ou plus tard. De plus, lorsque les séquences étaient irrégulières, les temps de réponse pour juger le timbre du dernier accord étaient plus lents en comparaison aux séquences régulières, suggérant que les participants étaient moins précis dans cette situation pour anticiper l'occurrence de l'accord à juger.

La perception d'événements présentés à un niveau proche du seuil des capacités perceptives bénéficie aussi de l'orientation temporelle de l'attention grâce à la présence de régularités temporelles, et ceci même en modalité visuelle (Mathewson, Fabiani, Gratton, Beck, & Lleras, 2010). Les participants devaient détecter la présence d'une cible (un point au centre de l'écran) présentée pendant un temps très court (dix millisecondes) et immédiatement suivie d'un masque (i.e., disque noir dont le centre blanc est aux mêmes dimensions que la cible). Avant la présentation de la cible, un nombre variable de stimuli visuels (deux, quatre ou huit) similaires au masque sont présentés à un rythme isochrone de façon à créer une structure temporelle régulière. Ces conditions avec rythme visuel étaient comparées à une condition sans rythme (aucun stimulus n'était présenté avant la cible) et une condition contrôle où deux stimuli étaient présentés et séparés d'un intervalle de temps correspondant à l'écart entre le premier et le dernier stimulus de la condition à huit stimuli. L'intervalle temporel séparant le dernier masque de la séquence et la présentation de la cible est manipulé : la cible pouvait apparaître au moment attendu (i.e., l'intervalle temporel est identique à ceux de la séquence précédente), plus tôt ou plus tard que ce moment. Dans la condition contrôle, les performances de détection étaient meilleures à mesure que le délai entre le dernier stimulus et la cible augmentait, suggérant une diminution de l'effet de pré-masquage (i.e., la présence d'un masque avant le stimulus à traiter empêche la perception) avec l'augmentation du délai. L'amélioration des performances avec l'augmentation du délai n'est cependant pas observée en présence d'un rythme précédant la présentation de la cible. En revanche, la présence (vs. l'absence) du rythme régulier améliore les performances de détection de la cible lorsque celle-ci est présentée en phase avec le rythme (i.e., au moment attendu), mais réduit les performances lorsque la cible apparaît plus tôt ou plus tard. La sensibilité perceptive semble améliorée par l'entraînement de l'attention temporelle dû à la présence d'une structure temporelle régulière.

Dans une étude visant à évaluer l'effet d'une structure temporelle régulière sur la qualité de la perception visuelle, des patches Gabor² étaient présentés à différents niveaux de contrastes relatifs au seuil de perception de chaque participant, et les participants devaient

² Un patch Gabor est un item visuel, généralement circulaire, constitué d'une alternance de couleurs ou contrastes. Les deux caractéristiques d'un tel patch sont la taille et l'orientation des lignes créées par l'alternance de couleur (ou contrastes).

indiquer l'orientation de ces patchs (Cravo, Rohenkohl, Wyart, & Nobre, 2013 ; Rohenkohl, Cravo, Wyart, & Nobre, 2012). De manière à manipuler la régularité de la structure temporelle de présentation, les patchs Gabor étaient présentés au cours d'une séquence de patchs de bruit visuel pouvant être régulière ou irrégulière. En accord avec les propositions d'une meilleure sensibilité perceptive en présence d'une structure temporelle régulière (Mathewson *et al.*, 2010), le seuil de détection des patchs Gabor était plus bas durant les séquences régulières plutôt qu'irrégulière. Les performances de discrimination et les temps de réponse étaient améliorés par la régularité de la séquence. Ces résultats suggèrent que la présence d'une structure temporelle régulière permet une perception de meilleure qualité, plus exacte et plus rapide.

Comme illustré par les études intermodalités sensorielles, une structure temporelle régulière peut améliorer le traitement perceptif alors même que la régularité n'est pas implémentée dans le matériel à traiter (Bolger, Trost, & Schön, 2013 ; Escoffier, Sheng, & Schirmer, 2010). Au cours d'une tâche de discrimination visuelle, l'image à juger (indiquer si elle est présentée à l'endroit ou à l'envers) était précédée d'une séquence auditive régulière, en comparaison avec une condition contrôle silencieuse (Escoffier *et al.*, 2010). Dans la condition avec rythme auditif, le moment d'apparition de l'image par rapport au tempo du rythme était manipulé : l'image pouvait arriver au moment attendu (en synchronie) ou non, mais n'était pas accompagné d'un son. Les temps de jugements étaient plus courts en présence du rythme auditif comparé à la condition silence, et plus courts si l'image apparaissait au moment attendu. La présence d'une structure temporelle régulière auditive précédant la présentation d'une information visuelle semble orienter l'attention dans le temps et bénéficie par conséquent au traitement visuel. Les résultats des études de Bolger et collaborateurs (2013) sont concordants avec cette proposition. Les informations visuelles à traiter étaient présentées en même temps qu'une séquence auditive isochrone dont certains temps étaient régulièrement accentués (i.e., temps forts) ou non (temps faible). Les temps de réponse à des tâches de détection de cibles visuelles (i.e., appuyer sur une touche dès qu'une croix apparaît à l'écran) ou de discrimination visuelle (i.e., dès qu'un stimulus visuel apparaît, indiquer s'il s'agit d'un x ou d'un +) étaient plus rapides lorsque les items visuels apparaissaient sur un temps fort de la séquence auditive plutôt que sur un temps faible, et ce que la séquence auditive soit un rythme isochrone ou une musique (voir aussi Trost *et al.*, 2014 pour des

résultats similaires en présence d'une musique). Conformément aux propositions de la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999), les attentes temporelles développées grâce à la présence d'une structure temporelle régulière facilitent le traitement perceptif d'événements ayant lieu au moment attendu. Les régularités temporelles semblent également bénéficier au traitement cognitif des informations.

ii. Bénéfices cognitifs

(1) *Traitement du langage*

Le langage partage de nombreuses caractéristiques communes avec la musique et, parmi celles-ci, les structures rythmiques. Le rôle de la régularité temporelle de la structure du langage, particulièrement de l'accentuation, a été largement étudiée (voir Beier & Ferreira, 2018 pour une revue). Les travaux issus de l'étude du langage (vs. de la cognition musicale et la théorie de l'attention dynamique) suggèrent que l'attention est préférentiellement allouée aux syllabes accentuées et que l'accentuation peut permettre une meilleure compréhension du langage (Pitt & Samuel, 1990). Pour étudier le bénéfice d'une structure temporelle régulière dans le traitement du langage en lien avec la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999), Quené et Port (2005) ont manipulé le rythme de l'accentuation des voyelles dans une séquence de mots bisyllabiques. Le rythme d'occurrence des voyelles accentuées était régulier (i.e., intervalle inter-accent équidistant) ou irrégulier. Les participants devaient détecter l'apparition d'un phonème parmi la séquence de mots. Les temps de détection étaient plus courts pour les séquences régulières plutôt qu'irrégulières, suggérant que les régularités temporelles contenues dans le langage permettent d'en améliorer la perception.

Les manipulations expérimentales de Quené et Port (2005) sont assez éloignées d'un contexte de perception langagière naturelle. Toutefois, les régularités temporelles semblent également centrales lors de la perception langagière plus naturelle. Dans une étude de Falk et Dalla Bella (2016), les participants écoutaient deux phrases successivement et devaient indiquer s'ils percevaient un changement entre la première et la deuxième phrase. Si un changement était présent, il consistait en un remplacement du verbe de la première phrase par un autre verbe similaire en termes de structure morpho-syntactique (i.e., forme et fonction du mot dans la phrase) et de sémantique. Grâce à une manipulation du nombre de

syllabes précédant le verbe, celui-ci pouvait être présenté sur un temps fort (i.e., une syllabe accentuée) ou un temps faible (i.e., une syllabe non accentuée). La détection de changement dans la phrase était plus rapide et plus exacte lorsque le changement avait lieu sur un temps fort que sur un temps faible. Les éléments accentués semblent mieux traités que ceux qui ne le sont pas, suggérant que la structure métrique de la phrase est importante dans son traitement (Falk & Dalla Bella, 2016).

Les travaux de Kotz et collaboratrices (Roncaglia-Denissen, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2013 ; Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2012 ; Schmidt-Kassow & Kotz, 2009a, 2009b) se sont intéressés à l'effet des régularités temporelles sur le traitement du langage *via* des jugements de grammaticalité de phrases (Schmidt-Kassow & Kotz, 2009a, 2009b) et sur sa compréhension en évaluant le jugement de cohérence sémantique (Rothermich *et al.*, 2012) et la résolution d'ambiguïtés syntaxiques (Roncaglia-Denissen *et al.*, 2013) de phrases. Dans l'ensemble des études de Kotz et collaboratrices, les phrases à traiter étaient construites de telle façon que le rythme de l'accentuation des mots était régulier ou non. La structure temporellement régulière des phrases permettait une meilleure résolution des ambiguïtés syntaxiques (Roncaglia-Denissen *et al.*, 2013). En revanche, les performances de jugement de cohérence sémantique ou de violation de grammaticalité ne semblaient pas être influencées par la régularité de la structure temporelle de la phrase. Il convient cependant de noter que les performances des participants étaient excellentes et proches d'un seuil plancher dans l'ensemble des conditions expérimentales, ce qui pourrait expliquer qu'aucune différence n'ait été observée pour les mesures comportementales. L'activité électrophysiologique des participants était enregistrée dans l'ensemble des études (Roncaglia-Denissen *et al.*, 2013 ; Rothermich *et al.*, 2012 ; Schmidt-Kassow & Kotz, 2009a, 2009b). Les analyses de potentiels évoqués mettent en évidence une réaction cérébrale aux violations de structure métrique reflétée par une augmentation de la composante P600 liée à la réanalyse du pattern métrique lorsque la structure temporelle de la phrase est irrégulière (Schmidt-Kassow & Kotz, 2009a, 2009b). La régularité de la structure métrique influence également les réponses évoquées liées au traitement sémantique et syntaxique (Roncaglia-Denissen *et al.*, 2013 ; Rothermich *et al.*, 2012 ; Schmidt-Kassow & Kotz, 2009b). L'amplitude de la composante P600 évoquée par une erreur grammaticale (Schmidt-Kassow & Kotz, 2009b) ou par le mot permettant de résoudre l'ambiguïté syntaxique (Roncaglia-Denissen *et al.*, 2013) est réduite lorsque la

structure métrique est régulière plutôt qu'irrégulière, indiquant une facilitation du traitement de la structure de la phrase en présence de régularités temporelles. La composante N400 évoquée par des mots sémantiquement inattendus est également influencée par le contenu métrique de la phrase, avec une réduction d'amplitude et une occurrence plus précoce lorsque la structure métrique est régulière plutôt qu'irrégulière (Rothermich *et al.*, 2012). Ce résultat est interprété comme reflétant l'accélération de l'accès aux représentations lexicales et à leur intégration en présence d'une structure métrique régulière qui permet de prédire le moment d'occurrences des syllabes accentuées. Pris ensemble, ces résultats (Roncaglia-Denissen *et al.*, 2013 ; Rothermich *et al.*, 2012 ; Schmidt-Kassow & Kotz, 2009a, 2009b) suggèrent que la présence de régularités temporelles dans des situations de perception langagière naturelle pourrait faciliter la compréhension du langage (voir Zion Golumbic, Poeppel, & Schroeder, 2012 pour une revue).

Pour étudier l'effet des régularités temporelles sur le traitement du langage dans un contexte écologique, il semble nécessaire de ne pas en altérer la structure temporelle. Une solution semble d'induire un contexte temporel préalablement à la présentation de phrases (Cason, Astésano, & Schön, 2015 ; Cason & Schön, 2012 ; Przybylski *et al.*, 2013). Lorsque la séquence rythmique précédant la phrase à traiter est identique (vs. différente) à la structure prosodique de la phrase, la détection de phonèmes est plus rapide (Cason *et al.*, 2015 ; Cason & Schön, 2012). Ces résultats pourraient être expliqués par une congruence entre les patterns temporels de la séquence rythmique et de la phrase plutôt que par le guidage de l'attention grâce aux régularités temporelles. Les travaux de Przybylski et collaborateurs (2013) mettent en évidence qu'il n'est pas nécessaire que le pattern temporel de la séquence rythmique et celui de la phrase soient identiques. Lorsqu'un rythme auditif régulier (vs. irrégulier) est présenté avant la phrase, la détection d'erreurs syntaxiques est améliorée (Przybylski *et al.*, 2013). La présence d'un contexte temporel régulier, plutôt que la simple concordance entre des patterns temporels, permet d'améliorer le traitement auditif et syntaxique de la phrase.

(2) *Apprentissage*

L'apprentissage implicite des régularités structurelles dans des matériaux verbaux ou non-verbaux semble également bénéficier d'une structure temporelle régulière. Tillmann et collaborateurs ont comparé l'apprentissage de systèmes artificiels (e.g., langages ou grammaires) en fonction des régularités des unités qui composent le langage (Hoch *et al.*,

2013) et de leur rythme de présentation (Selchenkova *et al.*, 2014). Pour évaluer l'incidence de la régularité des unités langagières dans l'apprentissage d'un langage artificiel, Hoch et collaborateurs (2013) ont créés deux langages artificiels : l'un à partir de matériel verbal (syllabes) et l'autre à partir de matériel musical (des timbres musicaux). Lors d'une phase d'exposition, un flux auditif continu (i.e., flux de syllabe ou de timbres) était présenté. Les participants étaient informés après la phase d'exposition que les « unités langagières » étaient composées de trois syllabes (ou timbres), induisant un apprentissage d'unités de longueur régulière, ou de deux ou trois syllabes (ou timbres), induisant un apprentissage d'unités de longueur irrégulière. Dans une phase de test, deux items (syllabes ou timbres) étaient présentés et les participants devaient décider lequel des deux avait été entendu durant la phase d'exposition, permettant d'évaluer l'apprentissage du langage. Dans l'ensemble, le matériel verbal était mieux appris que le matériel musical, et l'apprentissage était meilleur pour les unités de longueur régulière plutôt qu'irrégulière quel que soit le matériel (verbal ou musical). Ces résultats suggèrent que lorsque la longueur des informations contenues dans le flux perceptif est prédictible, il est plus facile d'identifier le début des « unités langagières » formant ce flux, résultant en une meilleure segmentation du flux d'informations. Une présentation temporellement régulière bénéficie également à l'apprentissage d'une grammaire artificiel : lorsque les unités du langage artificiel sont présentées à un rythme régulier, l'apprentissage du langage est meilleur que lorsque la présentation est irrégulière (Selchenkova *et al.*, 2014).

(3) *Mémorisation*

En accord avec les propositions d'un meilleur apprentissage en présence d'une structure temporelle régulière, la mémorisation de la structure syntaxique (i.e. l'ordre des mots) et des détails de la phrase est meilleure pour la poésie que pour la prose (Tillmann & Dowling, 2007). Les performances de mémorisation étaient évaluées dans une tâche de reconnaissance, séparée de l'encodage par un délai durant lequel des informations similaires à celles à mémoriser étaient présentées. Le résultat classique d'une meilleure mémorisation pour les poèmes que pour les textes en prose a été répliqué. Pour les textes en prose, les performances de reconnaissance diminuent avec un délai plus long, et donc avec davantage d'informations interférentes, séparant la présentation des informations de leur reconnaissance. Pour les poèmes, les performances de reconnaissance ne semblent pas

souffrir de déclin temporel, et donc de la présence d'informations interférentes. Lors de l'apprentissage de matériel musical, des résultats similaires à ceux de l'apprentissage de poèmes ont été observés, allant même jusqu'à montrer une amélioration des performances de rappel lors du délai plus long. Ces résultats suggèrent que la structure régulière de la poésie et du matériel musical (rythme et rimes) bénéficie à leur mémorisation.

Bien que ne basant pas ses hypothèses sur les prédictions de la théorie de l'attention dynamique, Silverman (Silverman, 2007, 2010, 2012) met en évidence que le rythme est un facteur particulièrement important dans la qualité de la mémorisation d'informations. Dans les études de Silverman, les participants devaient mémoriser des séquences de chiffres présentés auditivement. Différentes caractéristiques musicales, implémentées dans la présentation des chiffres, étaient manipulées : la hauteur de la voix utilisée pour lire les chiffres, le rythme de présentation des chiffres (isochrone ou formant un rythme musical), la présentation des chiffres sous forme de mélodie (i.e., la variation de la hauteur et du rythme de présentation des chiffres résulte en une mélodie), la familiarité de cette mélodie ou du rythme (Silverman, 2010), ou encore la complexité de la mélodie (i.e., le nombre de notes de hauteur différentes utilisées pour la construire, Silverman, 2012). Dans l'ensemble, seul un rythme régulier, isochrone ou musical, permettait une amélioration des performances de rappel en comparaison à une présentation isochrone parlée. Les autres facteurs ne semblaient pas influencer les performances de rappel. Le bénéfice du rythme sur les performances de rappel pourrait être dû à une facilitation du groupement des informations à mémoriser (processus connu pour améliorer les performances de rappel, e.g., Miller, 1956). Cependant, la familiarité du rythme, facteur également connu pour bénéficier à la mémorisation en facilitant le groupement des informations à mémoriser (Wolfe & Hom, 1993), ne modulait pas le bénéfice du rythme (Silverman, 2010). Ce résultat suggère que le bénéfice de la présence d'un rythme sur les performances de rappel n'est pas dû à une facilitation du groupement, mais plutôt à un rôle important du rythme régulier de présentation des informations dans leur mémorisation.

S'intéressant à l'effet de la présence d'une mélodie lors de la mémorisation d'un texte, l'étude de Purnell-Webb et Speelman (2008) soutiennent aussi l'hypothèse d'un bénéfice d'une structure rythmique régulière dans la mémorisation d'informations verbales. Dans cette étude, les participants devaient mémoriser des textes présentés auditivement. Ces textes

étaient soit chantés soit parlés et accompagnés d'un rythme. La mélodie du chant ou du rythme d'accompagnement était familière ou non. Une condition contrôle consistait en une présentation parlée sans accompagnement. À l'exception de la présentation chantée avec une mélodie non familière, la présence d'une structure musicale (chant avec mélodie familière, rythme familier ou non) améliorait les performances de rappel en comparaison avec la condition contrôle. La structure temporelle rythmique n'a pas besoin d'être implémentée dans le matériel pour bénéficier à sa mémorisation.

Dans une étude au protocole expérimental similaire, les participants devaient apprendre une langue étrangère inconnue (hongrois pour des participants anglophones). Lors de la phase d'apprentissage, les phrases pouvaient être chantées, parlées et accompagnées d'un rythme ou parlées sans accompagnement. Après la phase d'apprentissage, les participants apprenant la nouvelle langue dans sa version chantée étaient meilleurs pour produire une phrase ou pour s'engager dans une conversation dans cette nouvelle langue (Ludke, Ferreira, & Overy, 2014) en comparaison avec la condition parlée sans accompagnement (aucune différence n'est reportée entre les groupes avec accompagnement rythmique et sans accompagnement). L'implémentation d'une structure temporelle régulière semble bénéficier à l'apprentissage et à la mémorisation de nouvelles informations.

iii. Bénéfices neuraux

Les études en imagerie à résonance magnétique se sont intéressées aux structures cérébrales impliquées dans le bénéfice des régularités temporelles sur le traitement perceptif et cognitif (Bolger, Coull, & Schön, 2014 ; Geiser *et al.*, 2012). Dans une tâche de détection de changement d'intensité de stimulations auditives (Geiser *et al.*, 2012) sous forme de paradigme de type *odd-ball*, le rythme de présentation des séquences pouvait être soit isochrone soit aléatoire. En comparaison à une séquence aléatoire, le niveau d'activation dans le putamen était plus élevé pour les séquences isochrones. À l'inverse, les activations dans les aires auditives primaires et secondaires (planum polaire et planum temporale) étaient plus faibles pour les séquences isochrones plutôt qu'aléatoires. Ces résultats suggèrent que les régularités temporelles sont détectées dans le putamen et facilitent le traitement cortical associé à la perception auditive.

Pour dissocier les effets liés à l'allocation de l'attention à un moment précis de ceux liés à la perception d'un rythme auditif régulier ou non, Bolger et collaborateurs (2014) ont manipulé le moment d'apparition d'une cible à détecter dans une séquence auditive isochrone dont certains temps étaient régulièrement accentués (i.e., temps forts) ou non (temps faible). En même temps que la séquence, un stimulus auditif (un bruit blanc, perceptivement distinct des sons composant la séquence régulière) ou visuel (une croix) pouvait être présenté. Les participants devaient détecter le plus rapidement possible la présentation de ce stimulus. De façon cruciale, la cible pouvait apparaître soit sur un temps fort, soit sur un temps faible. Les temps de détection étaient plus courts pour les stimuli apparaissant sur un temps fort que sur un temps faible (voir Bolger *et al.*, 2013 présenté dans la section i. Bénéfices perceptifs, pour des résultats similaires). Quelle que soit la modalité sensorielle de présentation de la cible, le niveau d'activation du cortex pariétal inférieur gauche était plus élevé quand la cible apparaît sur un temps fort plutôt que sur un temps faible. En accord avec de précédents travaux mettant en évidence un rôle de cette structure cérébrale dans l'orientation de l'attention (e.g., Coull & Nobre, 1998, 2008), la présence d'une structure métrique temporellement régulière semble guider l'allocation de l'attention sur les temps forts de la séquence, ce qui pourrait expliquer le traitement plus rapide des stimuli présentés à ce moment précis (e.g., Bolger *et al.*, 2013).

Des études électrophysiologiques se sont intéressées aux modifications sous-jacentes au traitement attentionnel d'informations visuelles ou auditives en manipulant la possibilité de développer des attentes temporelles grâce à la présence d'un rythme régulier (Doherty, Rao, Mesulam, & Nobre, 2005 ; Lange, 2009). Dans l'étude de Doherty et collaborateurs (2005), une balle rouge apparaissait à gauche de l'écran et se déplaçait vers la droite avec un mouvement saccadé de 15 étapes. Le temps de présentation de la balle à chaque étape était manipulé (temps identique vs. différent pour chaque étape), induisant un rythme de déplacement régulier ou irrégulier. Au cours de sa trajectoire, la balle passait derrière une bande occultante, la rendant invisible pendant deux étapes, puis elle réapparaissait à droite de la bande. Au moment de la réapparition, les participants devaient indiquer si un point noir était présent au centre de la balle en appuyant sur un bouton. Lorsque le temps de présentation était identique pour chaque étape, le temps de disparition de la balle et, par conséquent, le moment de sa réapparition, étaient prédictibles (mais pas lorsque les temps

de présentation étaient différents à chaque étape). Dans les essais sans réponse motrice (i.e., la balle rouge ne contient pas de point noir), l'amplitude de la composante évoquée au moment de la réapparition et reflétant l'inhibition de la réponse (composante N2, Jodo & Kayama, 1992 ; Kok, 1986) était réduite lorsque le rythme de déplacement de la balle était régulier plutôt qu'irrégulier. Dans les essais avec réponse motrice (i.e., la balle contient un point noir), la latence d'apparition de la composante P300, liée à l'orientation de l'attention et influençant le traitement des stimuli (Nobre, 2004), était plus précoce et plus ample lorsque le rythme de présentation était régulier plutôt qu'irrégulier et était corrélée aux temps de réponses (plus courts avec un rythme régulier qu'irrégulier).

Dans un paradigme similaire en modalité auditive, une séquence de sons était présentée de façon isochrone ou aléatoire, et les participants devaient indiquer si le dernier son de la séquence était continu ou contenait un blanc (Lange, 2009). L'amplitude de la composante P300 évoquée par le dernier son de la séquence était plus large lorsque la séquence respectait l'isochronie plutôt que si elle était irrégulière. De façon similaire, dans une tâche de *odd-ball* auditive au cours de laquelle les participants devaient compter le nombre de sons déviants différant des sons standards par leur hauteur plus aiguë (Schwartz, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2011), l'amplitude de la P300 était plus ample lorsque la séquence de sons était régulière (vs. irrégulière). L'augmentation d'amplitude de la P300 reflèterait une allocation attentionnelle plus importante au moment attendu. Prises ensemble, ces études confortent l'hypothèse d'une facilitation du traitement perceptif et cognitif lorsque la présence de régularités temporelles permet une orientation de l'attention à un moment précis (Schwartz *et al.*, 2011).

Schwartz et collaborateurs (2011) se sont également intéressés à l'influence des régularités temporelles lorsque l'attention n'est pas portée sur le flux auditif mais sur une autre tâche. Dans cette expérience, les participants avaient pour consigne d'ignorer les stimuli auditifs et de se concentrer sur une vidéo silencieuse. Schwartz et collaborateurs n'ont pas observé d'effet de la régularité temporelle sur les composantes évoquées pré-attentives (la *Mismatch Negativity*, ou MMN, et la composante P3a, reflétant respectivement la perception d'un changement perceptif, Näätänen, Gaillard, & Mäntysalo, 1978 ; Näätänen, Paavilainen, Rinne, & Alho, 2007 ; et la capture attentionnelle vers un stimulus inattendu, Polich, 2007) liées au traitement des déviations. Bien qu'un rythme régulier permette de prédire le moment

d'occurrence de la prochaine stimulation, cela ne semble pas suffisant pour affecter les composantes électrophysiologiques pré-attentives. Ces résultats pourraient impliquer que la présence d'une structure temporelle régulière est bénéfique au traitement perceptif uniquement si l'attention est portée sur le flux sensoriel régulier. Il faut toutefois noter que les stimuli déviants apparaissaient à des moments inattendus quelle que soit la régularité du rythme, induisant donc une certaine irrégularité temporelle dans les séquences même lorsque le rythme de présentation était régulier.

Dans un paradigme similaire, Lecaigard et collaborateurs (2015) ont manipulé les régularités temporelles non pas par le rythme de présentation des stimuli (cf. Schwartz *et al.*, 2011) mais en construisant les séquences auditives de façon à ce que l'apparition du son déviant soit temporellement prédictible (ou non) en fonction du nombre de sons standard présentés avant son apparition. Cette manipulation expérimentale combinait la possibilité de prédire le contenu (*quoi*) et le moment d'occurrence (*quand*) du prochain stimulus. Le rythme de l'occurrence des sons déviants. L'amplitude de la MMN et de la composante P3a sont réduites lorsque l'occurrence de la déviance est temporellement prédictible (voir Chang, Bosnyak, & Trainor, 2018 pour des résultats similaires). Ces résultats suggèrent que les régularités temporelles peuvent réduire la réponse neurale à une stimulation déviante alors même que notre système ne prête pas attention à cette stimulation. Il semble cependant nécessaire que le moment d'apparition ainsi que le contenu de l'événement soient prévisibles.

La présence de régularités temporelles auditives semble influencer le traitement perceptif et cognitif à un niveau précoce (Escoffier, Herrmann, & Schirmer, 2015). Dans l'étude de Escoffier et collaborateurs (2015), une séquence auditive régulière était présentée et l'image à traiter (i.e., indiquer si elle est présentée à l'endroit ou à l'envers) pouvait apparaître soit au moment attendu (i.e., au moment où le son suivant aurait dû être présenté, en synchronie avec le rythme auditif) ou non (voir Escoffier *et al.*, 2010, présenté dans la section i. Bénéfices perceptifs, pour une procédure expérimentale similaire). La composante N1 évoquée par la présentation du stimulus visuel, considérée comme index des processus attentionnels et de discrimination visuelle (Luck, Heinze, Mangun, & Hillyard, 1990 ; Mangun & Hillyard, 1991 ; Vogel & Luck, 2000), était plus ample lors de la présentation au moment attendu plutôt qu'à un autre moment, suggérant une meilleure allocation de l'attention pour le traitement des stimuli présentés au moment attendu.

En résumé, le traitement perceptif et cognitif bénéficie de la présence d'une structure temporelle régulière, et ce bénéfice est reflété par une modulation de l'activité cérébrale lors du traitement d'informations présentées au sein d'une telle structure. D'après la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999), ces bénéfices résulteraient d'une synchronisation entre les oscillations attentionnelles et les régularités temporelles extérieures qui, en permettant de prédire le moment d'occurrence d'un prochain événement, permettrait une meilleure allocation des ressources attentionnelles à ce moment précis. De nombreux travaux soutiennent cette hypothèse en mettant en évidence une synchronisation des oscillations neurales en présence d'une structure temporelle régulière et une meilleure allocation des ressources au moment attendu.

2. Synchronisation des oscillations attentionnelles et attentes temporelles

D'après la théorie de l'attention dynamique, les ressources attentionnelles ne seraient pas distribuées de façon continue à travers le temps mais se développeraient par cycles, d'où la terminologie d'« oscillations attentionnelles » (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999). En présence d'une structure temporelle externe et régulière, les oscillations attentionnelles peuvent se synchroniser avec le rythme de cette structure. Tout comme les oscillations attentionnelles décrites dans le cadre de la théorie de l'attention dynamique, les oscillations neurales ont un rythme autonome et peuvent se synchroniser à une structure externe et régulière, ce qui semble permettre une meilleure perception sensorielle (Arnal, Doelling, & Poeppel, 2014). Pour identifier le substrat neural des oscillations attentionnelles, il semble particulièrement pertinent de se tourner vers les oscillations neurales (Henry & Herrmann, 2014 ; Large, 2008). Les oscillations à basse fréquence (i.e., delta, 0,5 – 3 Hz) semblent se synchroniser au flux d'informations pertinent à la tâche à réaliser lorsque le rythme de présentation de ce flux est régulier (Cravo *et al.*, 2013 ; Lakatos, Karmos, Mehta, Ulbert, & Schroeder, 2008). L'apparition d'un nouvel événement en phase avec les oscillations delta permettrait un traitement de cet événement de meilleure qualité (Cravo *et al.*, 2013), suggérant que les oscillations delta sont le corrélat neural des oscillations attentionnelles (Henry & Herrmann, 2014). Les oscillations à haute fréquence (bêta, 15-25 Hz, et gamma, 25-60 Hz) se synchronisent elles aussi en présence d'une structure temporelle régulière et semblent anticiper le moment de la présentation des événements attendus (Snyder & Large,

2005). Plus précisément, les oscillations dans les bandes de fréquence bêta seraient impliquées dans les mécanismes de prédiction temporelle (Chang *et al.*, 2018 ; Fujioka, Trainor, Large, & Ross, 2012). Les données expérimentales appuyant ces propositions seront présentées dans la section suivante. Au préalable, il semble important de relever qu'elles ne sont pas nécessairement issues de la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999) mais sont pourtant concordantes avec les propositions qui découlent de cette théorie.

i. Les oscillations basses fréquence, corrélats des oscillations attentionnelles

Les oscillations basse fréquence, spécifiquement dans les bandes de fréquence delta, semblent se synchroniser en présence d'un rythme régulier. S'intéressant aux mécanismes physiologiques de traitement de l'information auditive, les travaux de Lakatos et collaborateurs chez le primate non-humain ont mis en évidence que les oscillations delta se synchronisent au flux sensoriel auquel les singes devaient être attentifs (Lakatos *et al.*, 2005 ; Lakatos, Chen, O'Connell, Mills, & Schroeder, 2007 ; Lakatos *et al.*, 2008). Deux flux d'informations (un flux visuel et un flux auditif) étaient présentés simultanément de telle façon qu'un stimulus visuel ne soit jamais présenté en même temps qu'un stimulus auditif. Les singes étaient entraînés pour porter leur attention sur l'un ou l'autre des flux et, lorsqu'un stimulus spécifique apparaissait, ils devaient produire une réponse motrice. Les enregistrements intra-corticaux dans les régions visuelles et auditives mettent en évidence que les oscillations delta se synchronisent au rythme du flux pertinent (i.e., visuel ou auditif). En se focalisant sur la réponse corticale dans les régions visuelles, Lakatos et collaborateurs (2008) mettent en évidence que l'amplitude de la réponse visuelle (i.e. activité gamma dans les régions occipitales) dépend du moment de présentation de la stimulation visuelle dans l'oscillation delta. Si la stimulation est présentée durant une phase de haute excitabilité alors la réponse visuelle est plus ample comparée à la présentation durant une phase de faible excitabilité. Des effets comportementaux similaires sont observés : les temps de réaction dépendent de la phase delta durant laquelle est présenté le stimulus à traiter, avec un traitement plus rapide lorsque le stimulus est présenté dans une phase de haute excitabilité. Ces résultats suggèrent que, lors de la détection d'un rythme externe régulier, les oscillations delta peuvent se synchroniser au flux d'informations pertinentes, résultant en un meilleur traitement des informations arrivant en phase avec le rythme oscillatoire.

Partant du constat de Lakatos et collaborateurs (Lakatos *et al.*, 2005, 2007, 2008) d'une synchronisation des oscillations delta sur le flux d'informations sensorielles auditives chez le primate, Stefanics et collaborateurs (2010) se sont intéressés à ce phénomène chez l'humain. Les participants devaient réaliser une tâche de détection de cible (i.e., détecter la présentation d'une note à une hauteur donnée). Un rythme auditif isochrone était présenté, et la hauteur des notes constituant la séquence était manipulée, chaque hauteur de note étant associée à une probabilité différente que la note suivante soit la cible. Les oscillations delta étaient entraînées par le rythme externe et régulier. De plus, les événements attendus avec une haute probabilité avaient plus de chance de coïncider avec une phase delta de haute excitabilité et étaient détectés plus rapidement, suggérant (1) que les oscillations delta se synchronisent sur le rythme de présentation des stimuli, et (2) que cette synchronisation dépend de la probabilité d'apparition d'un événement pertinent (*quoi*) à un moment précis (*quand*).

Cravo et collaborateurs (2013) proposent de faire le lien entre (1) les propositions issues de la théorie de l'attention dynamique suggérant que la synchronisation des oscillations attentionnelles à une structure temporelle régulière sous-tendrait le bénéfice des régularités temporelles externes sur la perception (Jones & Boltz, 1989), et (2) les observations physiologiques de Lakatos et collaborateurs (Lakatos *et al.*, 2008) d'une synchronisation des oscillations delta à un flux d'information régulier. Ils proposent alors de tester si la synchronisation des oscillations delta à un rythme externe régulier peut moduler le bénéfice des régularités temporelles sur le traitement perceptif. Les participants devaient juger de l'orientation de patchs Gabor présentés visuellement. Les patchs Gabor apparaissaient au cours d'une séquence de patchs de bruit visuel présentés régulièrement ou non. Lorsque le rythme de la séquence était régulier, les oscillations delta dans les aires occipitales (i.e., liées au traitement des informations visuelles) se synchronisaient à ce rythme et la phase des oscillations delta coïncidant avec la présentation du patch Gabor était prédictive de la qualité (exactitude et rapidité) de la réponse donnée.

L'ensemble de ces résultats suggère que les oscillations delta se synchronisent à un flux d'informations externe et régulier. Cette synchronisation permettrait d'améliorer le traitement sensoriel des stimuli. Sur la base de ces observations, les oscillations neurales delta pourraient constituer le substrat neural des oscillations attentionnelles (Henry & Herrmann, 2014). Le pic d'excitabilité neurale des oscillations basse fréquence correspondrait au pic de

la pulsation attentionnelle, c'est-à-dire le moment de l'oscillation où est concentrée l'énergie attentionnelle et où la sensibilité perceptive est élevée. La synchronisation des oscillations attentionnelles en présence d'une structure temporelle régulière semble permettre de développer des attentes temporelles et de prédire le moment d'occurrence du prochain stimulus.

- ii. Les oscillations de plus haute fréquence et les mécanismes de prédiction temporelle

Pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents aux attentes temporelles proposées dans le cadre de la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999), Large et collaborateurs (Snyder & Large, 2005 ; Zanto, Large, Fuchs, & Kelso, 2005 ; Zanto, Snyder, & Large, 2006) ont étudié la dynamique de la synchronisation des oscillations neurales en présence d'une structure temporelle externe et régulière. Ces études se sont centrées sur les oscillations à haute fréquence (incluant à la fois les bandes de fréquence bêta, 15-25 Hz, et gamma, 25-60 Hz, mais ne les distinguant pas systématiquement) présentes durant l'écoute de séquences auditives isochrones. L'activité évoquée par la présentation des stimuli (i.e., dont l'amplitude et la phase dépendent de la présentation du stimulus, entretenant un lien temporel étroit avec la présentation du stimulus) était séparée de l'activité induite (i.e., dont l'amplitude, mais pas la phase, est liée à la présentation du stimulus, entretenant un lien temporel moins strict avec le stimulus)³. L'activité évoquée à haute fréquence évoquée semble dépendante de la structure physique des sons, avec une amplitude plus large pour les sons à intensité élevée (vs. basse intensité) et une diminution de puissance lorsqu'un des sons de la séquence isochrone était omis (Snyder & Large, 2005). Les pics de puissance d'activité induite à haute fréquence anticipaient le moment d'apparition d'un son ainsi que son intensité (basse ou élevée), et étaient présents également lorsqu'un son était omis (Snyder & Large, 2005 ; Zanto *et al.*, 2005). Les oscillations induites à haute fréquence semblent sensibles à la représentation métrique d'une séquence auditive (i.e., temps forts ou faibles, marqués par des sons à intensité élevée ou faible). La modulation de leur activité semble anticipatoire puisque (1) elle est synchrone à la

³ Pour davantage de détails sur la distinction entre oscillations évoquées et induites, se référer à la section introductive *Le rôle des oscillations neurales dans le maintien en mémoire de travail*.

présentation des sons et (2) elle persiste même en cas d'omission de la stimulation externe. Chez certains participants, l'activité induite à haute fréquence était plus rapide et subdivisait l'intervalle temporel inter-stimuli en deux (Snyder & Large, 2005), suggérant que la synchronisation des oscillations neurales sur le tempo d'un rythme ne se fait pas uniquement au moment d'apparition des sons mais aussi aux subdivisions du rythme. En accord avec cette observation, Jones (2011) propose que plusieurs oscillateurs interagissent de façon hiérarchique pour permettre la perception de la métrique. Ces oscillateurs sont en phase les uns avec les autres, de telle façon que la période d'un oscillateur va correspondre à n fois la période de l'oscillateur de niveau directement supérieur. Lorsqu'au moins deux oscillateurs sont simultanément actifs, leur synchronisation permet de les lier et de former une structure métrique. La synchronisation des oscillateurs internes (ou lien métrique, (ou lien métrique, Jones, 2011) sur les subdivisions temporelles pourrait renforcer la précision temporelle dans l'anticipation de la présence du prochain stimulus (Repp, 2003).

Zanto et collaborateurs (2005) se sont intéressés à l'influence de perturbations des attentes temporelles sur la dynamique des oscillations à haute fréquence. La perturbation des attentes temporelles pouvait consister en la présentation d'une note plus précocement ou plus tardivement qu'attendu par rapport au rythme de la séquence des notes. En l'absence de perturbation, l'activité induite à haute fréquence atteint son maximum au moment de la présentation du son, répliquant les résultats de Snyder et Large (2005). La perturbation des attentes temporelles modifiait le moment d'apparition du maximum d'amplitude de l'activité à haute fréquence. Lorsque le son était présenté plus tôt ou plus tard qu'attendu, le maximum d'amplitude suivait ou précédait la présentation du son, respectivement. De plus, un pic d'activité à haute fréquence était présent entre les deux sons suivant la perturbation lorsque le son arrivait plus tard qu'attendu, ce qui pourrait refléter une réinitialisation de la phase faisant suite à la perturbation. Conformément aux propositions de Jones (2011) sur les perturbations ponctuelles des attentes temporelles, l'activité induite à haute fréquence semble retourner à son état de synchronie (i.e., maximum d'amplitude au moment de la présentation des sons) après les perturbations temporelles. Ces résultats confortent l'hypothèse selon laquelle les oscillations induites à haute fréquence anticipent la présentation des sons (Snyder & Large, 2005) et pourraient refléter le corrélât neural des attentes temporelles (Zanto *et al.*, 2006).

Davantage de précisions sur le rôle des oscillations induites à haute fréquence dans les mécanismes d'attentes temporelles a été apportée par Fujioka et collaborateurs (Fujioka, Trainor, Large, & Ross, 2009 ; Fujioka *et al.*, 2012) en analysant séparément les oscillations bêta (15-30 Hz) et gamma (plus de 30 Hz) dans les cortex auditifs et moteurs. Ces études avaient pour objectif de tester l'hypothèse d'un rôle des oscillations bêta dans la communication auditivo-motrice lors de la perception d'un rythme même lorsqu'aucun mouvement n'est produit. Dans un paradigme identique à celui de Snyder et Large (2005), un pic d'activité gamma avait lieu immédiatement après la présentation d'un son. Ce pic était présent même en cas d'omission du son, suggérant que cette activité ne dépende pas de la présence perceptive des stimuli mais reflète des processus endogènes impliqués dans l'encodage du rythme musical et l'anticipation de la pulsation suivante. L'activité bêta était modulée de façon périodique : la puissance des oscillations diminuait immédiatement après la présentation d'un stimulus et retournait à son niveau de base *avant* la présentation du stimulus suivant. En cas d'omission d'un stimulus, la puissance bêta continuait d'augmenter jusqu'à la présentation du stimulus suivant. Puisque les modulations bêta dépendaient de la présence perceptive des stimuli, les auteurs proposent que l'activité bêta reflète un processus exogène communiquant des informations temporelles sur le moment d'apparition des stimuli et étant, par conséquent, impliqué dans les mécanismes de prédiction temporelle (Fujioka *et al.*, 2009).

Les mécanismes de prédiction temporelles liés aux oscillations bêta (Fujioka *et al.*, 2009) pourrait permettre de construire une représentation temporelle de la séquence d'événements et ainsi d'anticiper et prédire l'occurrence d'événements futurs. Pour tester cette hypothèse, Fujioka et collaborateurs (2012) ont étudié les modulations dans les bandes de fréquence bêta lors de la présentation de rythmes à différents tempi. Dans trois conditions dites « périodiques », les rythmes étaient isochrones et chaque condition était associée à un intervalle temporel inter-stimulus spécifique (i.e., 390, 585 et 780 millisecondes). Dans une quatrième condition, les intervalles temporels inter-stimuli étaient aléatoires et uniformément distribués entre 390 et 780 millisecondes. L'activité bêta mesurée dans les cortex auditifs était modulée périodiquement avec une diminution rapide de la puissance immédiatement après la présentation du stimulus suivie d'une augmentation de puissance (rebond bêta). Dans les conditions périodiques, les oscillations bêta étaient dépendantes du

tempo du rythme : plus le tempo était rapide, plus la pente du rebond bêta était abrupte. Dans la condition aléatoire, le rebond bêta était plus précoce que dans toutes les conditions périodiques (et donc plus précoce que la moyenne des périodes utilisées dans la construction du rythme aléatoire). Lorsque le moment d'apparition du prochain stimulus est incertain, le système semble se préparer à une apparition précoce plutôt qu'attendre que le prochain son apparaisse à un intervalle de temps moyen par rapport aux événements précédents. La périodicité du rythme externe, rendant prédictible l'apparition du prochain événement, est critique dans la dynamique des oscillations bêta. De plus, les modulations bêta étaient dépendantes du tempo du rythme, suggérant une synchronisation avec les régularités temporelles externes et par conséquent un rôle de l'activité bêta comme mécanisme neural de prédiction temporelle.

Les oscillations bêta sont impliquées dans la prédiction du moment d'occurrence d'un prochain événement. Des travaux plus récents suggèrent qu'elles pourraient aussi être impliquées dans la prédiction du contenu de l'événement suivant (Chang *et al.*, 2018). Lors de l'écoute passive d'une séquence auditive contenant des sons standards (i.e., toujours la même note) parmi lesquels pouvaient être présentés des sons déviants (i.e., une note différente), le moment de présentation du son déviant pouvait être prédictible (apparaissant toutes les cinq notes) ou non (apparaissant de manière aléatoire, voir aussi Lecaigard *et al.*, 2015 pour une manipulation expérimentale similaire). Lorsque les changements de note étaient prédictibles, la puissance bêta précédant la présentation du son déviant diminuait davantage que lorsque les changements n'étaient pas prédictibles. La diminution de puissance bêta a également été mise en relation avec un autre indice électrophysiologique, la composante évoquée P3a, dont une augmentation d'amplitude marque la capture attentionnelle par un stimulus inattendu (Polich, 2007). Lorsque les déviations de hauteur des notes sont temporellement prédictibles, l'amplitude de la composante P3a est réduite (voir Lecaigard *et al.*, 2015 pour des résultats similaires). Parmi les essais prédictibles, la diminution de puissance bêta était d'autant plus forte que l'amplitude de la réponse P3a évoquée par la présentation du son déviant était faible. Par conséquent, une plus forte diminution de la puissance bêta serait un marqueur d'une meilleure prédiction du changement de note.

Les données présentées dans cette section suggèrent que les oscillations à haute et basse fréquences se synchronisent aux régularités temporelles externes. Les oscillations delta constitueraient le substrat neural des oscillations attentionnelles tandis que les oscillations bêta seraient impliquées dans les mécanismes sous-jacents aux prédictions temporelles. Arnal et collaborateurs (Arnal *et al.*, 2014) font l'hypothèse que les mécanismes de prédiction temporelle seraient plus particulièrement sous-tendus par le couplage entre la phase delta et la puissance bêta. Dans une tâche de détection de cible retardée, les participants écoutaient une séquence isochrone de notes et devaient indiquer si le dernier son de la séquence était retardé par rapport à la régularité isochrone de la séquence. L'activité neurale précédant le dernier son contrastée entre les essais correctement répondus ou non est proposé comme un outil d'analyse de l'efficacité du déploiement des mécanismes de prédiction. Ce contraste met en évidence que la puissance des oscillations delta et bêta précédant la présentation du dernier stimulus covarie avec l'exactitude des réponses. Si le stimulus est présenté durant une phase de haute excitabilité delta, les jugements étaient plus exacts que si le stimulus apparaissait dans la phase opposée. Ces résultats suggèrent que les oscillations delta ont à la fois besoin d'être entraînées par le rythme et d'être dans une phase spécifique au moment de l'apparition du stimulus pour que celui-ci soit perçu avec davantage de précision. Les réponses exactes étaient associées à une puissance bêta plus forte, suggérant un lien entre la puissance bêta et la qualité du traitement du stimulus. L'exactitude de la réponse est liée au couplage entre la phase delta et la puissance bêta précédant la dernière note, avec un couplage plus fort associé aux réponses correctes. Le couplage delta-bêta semble impliqué dans l'optimisation de la perception sensorielle en se synchronisant aux événements externes attendus pour permettre d'allouer les ressources attentionnelles nécessaires au moment pertinent.

Pour résumer, de nombreux éléments empiriques vont dans le sens des propositions de la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999). Le traitement perceptif et cognitif est plus efficace (i.e., plus rapide et plus exact) en présence de régularités temporelles externes (e.g., Jones *et al.*, 2006 ; Rohenkohl *et al.*, 2012). En plus des bénéfices comportementaux, la présence d'une structure temporelle régulière et l'occurrence d'un événement au moment attendu module l'activité cérébrale liée au traitement de cet événement (e.g., Geiser *et al.*, 2012 ; Schwartze *et al.*, 2011). La proposition

d'une synchronisation des oscillations attentionnelles en présence d'un rythme externe et régulier (Jones & Boltz, 1989) est étayée par l'observation d'une synchronisation des oscillations neurales en présence d'une structure temporelle régulière, qui semble résulter en une allocation des ressources attentionnelles plus efficace au moment attendu (Cravo *et al.*, 2013 ; Henry & Herrmann, 2014 ; Snyder & Large, 2005).

Il est important de noter que le bénéfice des régularités temporelles auditives n'est pas restreint au traitement d'informations auditives ou musicales, mais est également observé sur le traitement d'informations visuelles. La présence d'une structure temporelle régulière semble, entre autres, améliorer les performances mnésiques (Tillmann & Dowling, 2007). Partant de ce constat, et à la lumière des modèles de la mémoire de travail proposant un rôle central de l'attention (e.g., Baddeley, 2000 ; Barrouillet *et al.*, 2011 ; Cowan *et al.*, 2005 ; Oberauer, 2002), nous proposons que la présence d'une structure temporelle externe et régulière devrait bénéficier aux performances de mémoire de travail. Plus particulièrement, puisque (1) l'attention est impliquée dans le maintien d'informations *via* le mécanisme de rafraîchissement attentionnel et (2) les régularités temporelles permettent de guider l'attention et d'en améliorer l'allocation, nous faisons l'hypothèse qu'une structure temporelle régulière devrait guider le rafraîchissement attentionnel et bénéficier au maintien en mémoire de travail.

CHAPITRE 4

Le rôle des oscillations neurales dans le maintien en mémoire de travail

Les oscillations neurales constitueraient un mécanisme fondamental permettant la synchronisation de l'activité neurale à l'intérieur d'une région cérébrale ou entre deux régions distinctes et, par conséquent, la coordination des processus neuronaux sous-jacents au fonctionnement des processus cognitifs (Neustadter, Mathiak, & Turetsky, 2016). Les oscillations neurales reflètent la somme des activités oscillatoires, rythmiques, des neurones. Pour une analyse plus fine des oscillations neurales, le signal oscillatoire peut être découpé en fonction de la fréquence des oscillations et en les regroupant par bandes de fréquences : les fréquences delta (0,5 – 3 Hz), thêta (4 – 7 Hz), alpha (8 – 12 Hz), bêta (13-30 Hz) et gamma (plus de 30 Hz). Les oscillations de chacune de ces bandes de fréquence sont typiquement associées à différents états cognitifs (voir Başar, Başar-Eroglu, Karakaş, & Schürmann, 2001 pour une revue de littérature sur le rôle des oscillations alpha, gamma, delta et thêta dans les processus cognitifs). Une forte synchronisation entre les neurones déchargeant à une fréquence particulière aura pour conséquence une augmentation de la puissance du signal dans cette bande de fréquence. À l'inverse, si la réponse des neurones est moins synchronisée, la puissance du signal dans cette bande de fréquence diminue. Au cours de ce chapitre, la terminologie de synchronisation (ou de désynchronisation) réfère à une augmentation (ou une diminution) de la synchronisation neuronale dans l'intervalle d'intérêt en comparaison avec un intervalle de référence.

Les oscillations neurales peuvent être utilisées pour étudier différents états d'éveil, tels que les états de veille (Niedermeyer, 2005) ou de sommeil (Hobson & Pace-Schott, 2002), ou différents processus cognitifs, comme par exemple la perception (Tallon-Baudry & Bertrand,

1999) ou l'attention (Womelsdorf & Fries, 2007). Le rôle des oscillations neurales dans la mémoire a également reçu un certain intérêt (voir Başar, Başar-Eroğlu, Karakaş, & Schürmann, 2000 ; Klimesch, 1999 pour des revues de la littérature), notamment lors de l'encodage (Sederberg, Kahana, Howard, Donner, & Madsen, 2003) et lors de la récupération (Jacobs, Hwang, Curran, & Kahana, 2006). Ce chapitre se focalisera sur les différentes hypothèses existantes quant au rôle des oscillations neurales dans le maintien en mémoire de travail. Deux techniques non invasives, l'électroencéphalographie de scalp et la magnétoencéphalographie, permettent l'étude des oscillations cérébrales. Des données issues de l'enregistrement encéphalographique intracrânien, généralement effectuée lors de l'implantation d'électrodes chez des patients épileptiques, seront également présentées. Les données expérimentales présentées dans ce chapitre ne seront pas différenciées en fonction de la technique d'acquisition utilisée. Lors de l'étude des oscillations neurales, il est nécessaire de distinguer deux types d'activités oscillatoires : les oscillations évoquées et induites (Bastiaansen & Hagoort, 2003 ; Tallon-Baudry & Bertrand, 1999). Les oscillations évoquées sont verrouillées temporellement à la présentation du stimulus. À chaque fois qu'un stimulus apparaît, une activité électrophysiologique similaire est produite, apparaissant toujours avec le même délai post-stimulus. Les oscillations induites peuvent être modulées (plutôt que produites) par des événements internes ou externes. Leur moment d'apparition n'est pas temporellement verrouillé à la présentation du stimulus. Peu d'études reportées dans ce chapitre distinguent les oscillations évoquées et induites. Pour plus de concision, le type d'oscillations étudiées ne sera précisé que lorsque les auteurs distinguent oscillations induites et oscillations évoquées.

Nous nous intéresserons d'abord aux hypothèses concernant le rôle des oscillations alpha en montrant d'une part leur implication dans le maintien en mémoire de travail et, d'autre part, dans la prévention de l'interférence. Ensuite, nous discuterons de l'hypothèse du rôle de la composante thêta fronto-médiane dans le contrôle cognitif, ainsi que de la théorie dite du *code neural thêta-gamma*, proposé comme une explication du rôle de thêta dans le maintien en mémoire de travail. Enfin, nous présenterons les études s'intéressant au rôle des oscillations bêta en mémoire de travail qui, bien que peu nombreuses, tendent à montrer une implication de ces oscillations dans les mécanismes de maintien.

1. Les oscillations alpha, implication dans le maintien actif ou la prévention de l'interférence ?

La première observation des oscillations alpha durant un enregistrement électrophysiologique est également la première observation d'oscillations neurales chez l'humain et remonte aux prémices de l'électroencéphalographie. Berger (1929) reporte l'apparition d'un rythme cérébral lors de la fermeture des yeux, qui disparaît lors de leur réouverture. Les oscillations alpha, initialement proposées comme reflétant un état d'inactivité du cerveau (Adrian & Matthews, 1934), sont plus généralement associées à un état de repos : la puissance de ces oscillations est plus importante les yeux fermés que les yeux ouverts, mais également plus importante les yeux ouverts et au repos que lors de la réalisation d'une tâche cognitive (e.g., tâche de calcul, Glass & Kwiatkowski, 1970). La proposition des oscillations alpha comme reflétant un état d'inactivité ou de repos du cerveau est ensuite remise en question au profit de l'hypothèse d'un rôle de ces oscillations dans l'inhibition d'informations sensorielles (Ray & Cole, 1985) ou, plus généralement, une inhibition des régions cérébrales non-pertinentes à la tâche en cours (Cooper, Croft, Dominey, Burgess, & Gruzelier, 2003 ; Klimesch, Doppelmayr, Schwaiger, Auinger, & Winkler, 1999).

Les études centrées sur les oscillations alpha au cours de tâches de mémoire de travail suggèrent qu'elles seraient reliées aux processus impliqués dans le maintien en mémoire de travail. La modulation de la désynchronisation alpha semble liée à la charge mnésique de la tâche et pourrait refléter le maintien actif d'information en mémoire. La synchronisation alpha serait, quant à elle, associée aux processus d'inhibition. Dans le cadre de paradigmes de mémoire de travail, de telles modulations pourraient refléter un mécanisme de lutte contre l'interférence provenant des flux sensoriels entrants afin de préserver les informations à maintenir.

i. Alpha et le maintien actif d'informations

(1) *Diminution de la puissance alpha avec la charge mnésique*

La première étude s'intéressant aux modulations dans les bandes de fréquences alpha lors du maintien en mémoire de travail utilisait un paradigme de *n*-back visuel (Gevins, Smith, McEvoy, & Yu, 1997). Les participants devaient indiquer pour chaque nouvelle lettre si elle était identique ou non à la lettre présentée *n* positions précédentes. Le jugement pouvait être

fait soit sur la dimension spatiale (i.e., les deux lettres sont-elles positionnées au même endroit ?), soit sur l'identité de l'item (i.e., les deux lettres sont-elles identiques ?). Afin de manipuler la difficulté de la tâche, la comparaison devait soit être faite avec une lettre présentée au début de l'essai (condition facile), qui restait toujours la même durant l'essai, soit avec la lettre présentée trois items avant (condition difficile), nécessitant la mise à jour du contenu de la mémoire de travail. La puissance des oscillations alpha dans les régions occipitales et dans les régions pariéto-centrales était dépendante de la difficulté de la tâche, avec une désynchronisation plus forte dans la tâche difficile en comparaison avec la tâche facile. De plus, la désynchronisation alpha dans les régions postérieures était plus importante lorsque la tâche impliquait le maintien d'informations visuelles (position de la lettre) plutôt que le maintien d'informations verbales (identité de la lettre). La désynchronisation dans les régions pariéto-centrales ne dépendait pas de la nature des informations à mémoriser.

Sauseng et collaborateurs (Sauseng, Klimesch, Schabus, & Doppelmayr, 2005) ont mis en évidence une désynchronisation (i.e., une diminution de la puissance) alpha dans les bandes de fréquence alpha supérieures (9.8 – 12.7 Hz) lors de la manipulation mentale d'informations comparé à leur simple récupération en mémoire. La manipulation mentale implique à la fois de (1) récupérer l'information en mémoire, (2) appliquer une rotation mentale et (3) maintenir en mémoire le résultat de la rotation mentale. La désynchronisation alpha observée dans l'étude de Sauseng et collaborateurs pourrait être due à une augmentation de la charge mnésique (i.e., mémoriser deux informations, la figure perçue et le résultat de la rotation mentale) ou à une augmentation des ressources exécutives requises pour effectuer la rotation mentale (Sauseng *et al.*, 2005).

De récentes preuves expérimentales mettent en évidence un rôle de la désynchronisation alpha dans le maintien en mémoire de travail. Lors d'une tâche de mémorisation visuo-spatiale manipulant le nombre d'items à mémoriser, la puissance alpha diminue à mesure que la charge mnésique augmente (Fukuda & Woodman, 2017). De plus, la désynchronisation (i.e., la diminution de puissance) alpha semble atteindre son asymptote lorsque la charge mnésique de la tâche atteint la capacité maximale d'empan des participants mesurée par les performances de rappel. La désynchronisation alpha durant le maintien d'informations visuo-spatiales en mémoire de travail semblerait liée au nombre d'items maintenus en mémoire de travail. De façon intéressante, la présentation latéralisée des

informations à mémoriser (e.g., présentation dans l'hémichamp visuel droit ou gauche) induirait une latéralisation contralatérale de la désynchronisation alpha durant le maintien (de Vries, van Driel, & Olivers, 2017 ; Fukuda & Woodman, 2017). Dans une tâche de recherche visuelle, l'information à rechercher (i.e., la cible) était présentée environ deux secondes avant la présentation de l'ensemble des items parmi lesquels la cible devait être retrouvée (de Vries *et al.*, 2017). L'item à rechercher pouvait être présenté à gauche ou à droite de l'écran. Durant l'intervalle de temps séparant la présentation de la cible et l'ensemble des items, la désynchronisation alpha était ainsi plus importante dans l'hémisphère contralatéral à la présentation de la cible. Les informations présentées dans un hémichamp visuel seraient traitées par les régions corticales postérieures contralatérales (Gratton, 1998). La désynchronisation contralatérale dans les régions postérieures observée par de Vries et collaborateurs (2017) pourrait refléter le recours à des processus de maintien spécifiques à la modalité visuelle. En accord avec cette proposition, lors de la présentation d'un indice apparaissant après la présentation des items à mémoriser et indiquant la position spatiale de l'item qui va être testé, une désynchronisation alpha contralatérale à la localisation spatiale de l'indice est observée dans les aires postérieures (Myers, Walther, Wallis, Stokes, & Nobre, 2015). La localisation spatiale de la désynchronisation alpha est également dépendante de la position verticale (i.e., haut ou bas) indiquée. D'après les auteurs, ces résultats suggèrent une activité dans le cortex visuel correspondant à la position spatiale des informations à mémoriser. La désynchronisation alpha pourrait être un marqueur de l'accès à la partie du cortex sensoriel impliquée dans le traitement spécifique de la position spatiale indiquée par le rétro-indice (Myers *et al.*, 2015).

En résumé, la désynchronisation occipito-pariétale observée dans les bandes de fréquence alpha semble directement liée au maintien d'informations en mémoire de travail et son amplitude semble également dépendre du nombre d'informations maintenues. La désynchronisation alpha dans les régions occipito-pariétales est davantage présente lors du maintien d'informations visuo-spatiales, comparée au maintien d'informations verbales. De façon cohérente avec le rôle fonctionnel des aires cérébrales postérieures dans les mécanismes de traitement visuel, la désynchronisation alpha est contralatérale à la présentation des items à mémoriser, suggérant une modulation de l'activité alpha dans les aires impliquées dans le traitement des informations.

(2) *Augmentation de la puissance alpha avec la charge mnésique*

De façon inattendue, Klimesch et collaborateurs (1999) ont mis en évidence une augmentation de la puissance alpha (i.e., une synchronisation) lors du maintien d'informations. Dans un objectif de distinguer les activités cérébrales liées au maintien à court terme et à la récupération sémantique, Klimesch et collaborateurs (1999) ont utilisé un paradigme de recherche en mémoire (Schneider & Shiffrin, 1977). Des séquences de lettres étaient présentées visuellement puis, après un délai de rétention, une lettre apparaissait et les participants devaient indiquer si elle appartenait à la séquence de lettres ou non. La séquence pouvait contenir cinq ou dix lettres, variant ainsi la charge mnésique de la tâche. Dans la condition expérimentale nécessitant le maintien actif des séquences de lettres durant l'intervalle de rétention, la synchronisation alpha dans les régions occipito-pariétales était plus forte avec une charge mnésique plus importante. Étant donné le rôle fonctionnel d'alpha dans les processus inhibiteurs (voir Mathewson *et al.*, 2011 pour une revue), Klimesch et collaborateurs (1999) proposent que l'augmentation de la puissance alpha reflète l'inhibition des aires cérébrales non nécessaires à la tâche en cours par les autres aires actives. Lorsque la difficulté de la tâche (i.e., le nombre d'informations à mémoriser) augmente, les ressources de traitement doivent être concentrées dans les régions impliquées dans le maintien d'informations. Par conséquent, les régions non nécessaires à la tâche et potentiellement interférentes sont inhibées, et cette inhibition serait marquée par une augmentation de la puissance alpha.

Pour adresser directement les questions soulevées par l'étude de Klimesch et collaborateurs (1999), Jensen et son équipe (Jensen, Gelfand, Kounios, & Lisman, 2002) ont manipulé la charge mnésique dans un paradigme de Sternberg, plus classique pour l'étude du maintien. Une séquence de lettres était présentée et suivie d'un intervalle de rétention de près de trois secondes (voir aussi Tuladhar *et al.*, 2007 pour des résultats similaires pour la mémorisation de visages). Après l'intervalle de rétention, une lettre était présentée, et les participants devaient indiquer si elle faisait partie de la séquence précédente ou non. De façon cruciale, la charge mnésique était manipulée en variant le nombre de lettres de la séquence (i.e., deux, quatre ou six). La puissance alpha dans les aires postérieures et centrales bilatérales augmentait en fonction de la charge mnésique durant la quasi-totalité de l'intervalle de

réretention. De façon concordante avec les résultats de Klimesch *et al.* (1999), la synchronisation alpha est plus importante lorsque le nombre d'items à maintenir en mémoire augmente.

Plusieurs études impliquant la mémorisation d'informations visuelles ont mis en évidence une augmentation de la puissance alpha avec l'augmentation de la charge mnésique (Jensen *et al.*, 2002 ; Klimesch *et al.*, 1999 ; Tuladhar *et al.*, 2007). L'étude de Obleser et collaborateurs (Obleser, Wostmann, Hellbernd, Wilsch, & Maess, 2012) a également répliqué une synchronisation alpha avec l'augmentation de la charge mnésique lors du maintien d'informations auditives. Lors du maintien d'informations verbalisables (i.e., des chiffres) présentés auditivement, la puissance dans les bandes de fréquences alpha dans les aires pariéto-centrales droites était plus importante avec un plus grand nombre d'informations à mémoriser. Orthogonalement à la manipulation de la charge mnésique, la dégradation perceptive des stimuli était aussi manipulée et causait une augmentation de la puissance alpha avec l'augmentation du niveau de dégradation, et ce de façon additive avec l'augmentation de la charge mnésique. La perception d'un stimulus dégradé nécessitant davantage de ressources cognitives par ailleurs nécessaires au maintien (Rabbitt, 1968 ; Wingfield, Tun, & McCoy, 2005), ces résultats suggèrent que l'augmentation de puissance alpha reflète une mesure de l'« effort cognitif » (Obleser *et al.*, 2012). La terminologie d'effort cognitif, bien que floue, est sous-tendue par l'hypothèse d'une ressource cognitive partagée dont la plus ou moins grande taxation serait reflétée dans les modulations de synchronisation alpha.

À la lumière de ces études, la désynchronisation alpha semble impliquée dans le maintien en mémoire de travail, avec notamment une augmentation de la désynchronisation dans les régions liées au traitement de la tâche lors du maintien (e.g., Fukuda & Woodman, 2017). La synchronisation alpha dans les régions non pertinentes à la tâche en cours semble elle aussi liée aux performances mnésiques. Deux hypothèses peuvent être faites quant à la nature de ce lien : la plus forte synchronisation avec l'augmentation de la charge mnésique pourrait (1) constituer une mesure de l'effort cognitif (Obleser *et al.*, 2012) et (2) refléter l'inhibition des aires cérébrales non nécessaires à la tâche en cours (Klimesch *et al.*, 1999).

ii. Alpha et la prévention de l'interférence

Deux rôles distincts sont proposés pour la synchronisation et la désynchronisation dans les bandes de fréquence alpha : l'inhibition et le maintien d'informations visuo-spatiales (Freunberger, Werkle-Bergner, Griesmayr, Lindenberger, & Klimesch, 2011 ; Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007). La désynchronisation alpha serait liée à un traitement cognitif actif tandis que la synchronisation alpha a été proposée comme étant le marqueur d'une absence (ou d'une réduction) du traitement cognitif (Adrian & Matthews, 1934 ; Pfurtscheller, 2001). Toutefois, la synchronisation alpha durant le maintien en mémoire dans les aires cérébrales qui ne sont pas pertinentes à la tâche en cours est dépendante de la charge mnésique de la tâche, et pourrait par conséquent être impliquée dans les processus liés au maintien d'informations. Plus précisément, il est proposé que l'augmentation de la puissance alpha reflète des processus d'inhibition (Freunberger *et al.*, 2011 ; Klimesch *et al.*, 2007), jouant un rôle indirect dans le maintien d'informations.

Bastiaansen et collaborateurs (Bastiaansen, Posthuma, Groot, & De Geus, 2002) ont testé l'hypothèse d'un rôle de la synchronisation alpha dans l'inhibition des informations perceptives qui pourraient interférer avec le maintien plutôt que dans les processus de maintien *per se*. Dans une tâche de réponse retardée (*Delayed Response Task*), souvent utilisée chez les primates non-humains (e.g., Fuster, 1991 ; Jacobsen, 1935), une cible apparaît à l'écran pendant que les participants fixent un point au centre de l'écran. Lorsque le point central disparaît, les participants doivent rappeler la position de la cible en touchant l'écran. Entre le début de la présentation de la cible et le rappel de sa position spatiale, la cible peut soit disparaître de l'écran pendant une ou quatre secondes (condition mémorisation), soit rester à l'écran pendant les mêmes durées (condition perception). La puissance alpha dans les régions postérieures est plus élevée à la fois lors du maintien et de la perception en comparaison à une ligne de base (i.e., ne nécessitant ni perception ni maintien d'information). La synchronisation alpha au maximum d'amplitude occipito-pariétal ne semble cependant pas être modulée par la présence ou l'absence perceptive de la cible pendant le délai. En accord avec d'autres travaux (Bastiaansen, Böcker, Brunia, De Munck, & Spekreijse, 2001 ; Klimesch, Doppelmayr, & Hanslmayr, 2006), la réactivité alpha serait dépendante de la modalité sensorielle, avec une puissance alpha plus forte dans les régions cérébrales sensorielles pour lesquelles la présentation d'informations n'est pas attendue. La synchronisation alpha plus

importante lors de la perception ou du maintien d'informations visuelles (i.e., localiser la position spatiale de la cible) reflèterait l'inhibition du traitement des autres stimuli visuels qui pourraient interférer avec la tâche en cours (Bastiaansen *et al.*, 2002).

En accord avec les propositions de Bastiaansen et collaborateurs (2002) d'un rôle des oscillations alpha dans l'inhibition des informations perceptives non pertinentes, les oscillations alpha au cours d'une tâche de mémorisation de mélodie seraient modulées par la charge mnésique de la tâche uniquement dans les aires fronto-temporales gauches et visuelles bilatérales, non liées au traitement des informations à mémoriser (Albouy, Bouet, Sanchez, Caclin, & Tillmann, 2012). Dans une tâche de reconnaissance de mélodie, la charge mnésique était manipulée par le nombre de notes différenciant entre les deux mélodies (une seule note ou toutes les notes) au sein de deux tâches distinctes. La charge mnésique était considérée comme faible lorsque toutes les notes différaient (il n'est pas nécessaire de mémoriser l'ensemble des notes, la reconnaissance peut se baser seulement sur une partie de la mélodie) et comme élevée lorsqu'une seule note différait entre les deux mélodies (la totalité de la mélodie doit être mémorisée puisqu'une seule note différencie une mélodie identique d'une mélodie différente de la première). La puissance alpha durant le délai séparant la présentation de la première mélodie à mémoriser et de la deuxième à reconnaître était plus importante si une seule note (vs. toutes les notes) différait entre les deux mélodies. L'augmentation de la puissance alpha avec la charge mnésique était présente dans les aires cérébrales spécialisées dans des traitements non liés à la tâche (i.e., régions fronto-temporales gauches et aires visuelles bilatérales) mais pas dans les régions corticales supposément recrutées par la tâche (i.e., cortex auditif droit). Lorsque la charge mnésique est plus élevée, les régions cérébrales impliquées dans le traitement d'informations perceptives non pertinentes seraient davantage inhibées.

Pour tester l'hypothèse de l'inhibition reflétée par la synchronisation alpha, Bonnefond et Jensen (2012) ont mesuré l'activité cérébrale en réponse à des stimuli à inhiber au cours d'une tâche de Sternberg impliquant la mémorisation de séquences de lettres suivies d'une reconnaissance. Entre la présentation des lettres et celle de la cible à reconnaître, un distracteur était présenté. Le distracteur pouvait être soit une lettre (distracteur fort) soit un symbole (distracteur faible), avec pour hypothèse qu'une lettre interfère davantage avec les informations à mémoriser qui sont elles-mêmes des lettres. Le type de distracteurs et le

moment de sa présentation était prédictible par les participants. Les résultats comportementaux mettaient en évidence des temps de réponses plus longs lorsque la cible était une lettre plutôt qu'un symbole. L'augmentation des temps de réponse observée par Bonnefond et Jensen (2012) lorsque le distracteur est une lettre plutôt qu'un symbole suggère une intégration des distracteurs-lettre à la séquence à mémoriser, interférant par conséquent avec le contenu mnésique. Les oscillations alpha précédant la présentation du distracteur étaient plus importantes pour les distracteurs forts (i.e., les lettres) que les distracteurs faibles. La puissance alpha précédant un distracteur fort était également plus importante pour les essais aux temps de réponses plus courts, suggérant qu'une synchronisation alpha précédant un distracteur fort permet une meilleure inhibition du distracteur. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse d'un rôle fonctionnel de la synchronisation alpha dans les processus d'inhibition (Klimesch *et al.*, 2007) qui permettrait de réguler l'entrée des informations sensorielles (Jensen & Mazaheri, 2010).

En accord avec l'hypothèse de l'inhibition, Freunberger et collaborateurs (Freunberger, Fellingner, Sauseng, Gruber, & Klimesch, 2009) mettent en évidence que les oscillations dans les bandes de fréquence alpha sont modulées par la consigne de mémoriser ou non les informations. Dans une tâche de reconnaissance d'images, un indice préalable à chaque information présentée durant l'encodage indiquait si l'item qui allait suivre devait être mémorisé ou non. La synchronisation alpha, et plus précisément l'activité temporellement verrouillée à l'apparition de l'indice, était plus forte si l'indice précisait de ne pas mémoriser plutôt que de mémoriser l'information suivante. L'augmentation de la synchronisation alpha lorsque les informations ne devaient pas être mémorisées pourrait refléter un filtrage de l'accès à la mémoire de travail, empêchant les informations non pertinentes d'y entrer.

L'hypothèse d'une synchronisation alpha plus forte lors de l'inhibition permet aussi d'apporter une explication à l'absence de modulation d'amplitude alpha observée par Deiber et collaborateurs (2007). Cette étude utilisait un paradigme de *n*-back : des lettres étaient présentées séquentiellement à l'écran, et les participants avaient pour consigne d'indiquer si la lettre actuelle est identique à celle présentée *n* items précédemment. La charge mnésique de la tâche, manipulée par la valeur de *n* (un ou deux), ne semble pas influencer la puissance alpha suivant la présentation de chaque lettre. La puissance alpha totale (i.e., incluant à la fois

les oscillations évoquées et induites) et la puissance alpha induite (i.e., incluant uniquement les oscillations qui ne sont pas temporellement verrouillées au stimulus) ne diffèrent pas significativement en fonction de la charge mnésique de la tâche. Puisque la désynchronisation dans les aires cérébrales occipito-pariétales serait impliquée dans le maintien d'informations visuo-spatiales (e.g., Fukuda & Woodman, 2017), il n'est pas surprenant que l'étude de Deiber et collaborateurs (2007), utilisant un matériel à mémoriser visuel verbalisable, ne mette pas en évidence de différences de désynchronisation en fonction de la charge mnésique. Il semble intéressant de relever que l'étude de Gevins et collaborateurs (1997) avait mis en évidence une augmentation de la désynchronisation alpha pariéto-centrale au cours d'une tâche de *n*-back impliquant la mémorisation d'informations visuelles et d'informations spatiales augmente avec la charge mnésique de la tâche. Cependant, la manipulation expérimentale de Gevins et collaborateurs (1997) n'impliquait pas uniquement une différence dans la quantité d'informations à maintenir (une vs. trois) entre les deux conditions expérimentales, mais aussi une différence d'engagement des mécanismes d'encodage et de mise à jour, nécessaires dans la condition « charge mnésique élevée » mais pas dans la condition « charge mnésique faible ». Les différences de résultats entre des deux études (Deiber *et al.*, 2007 ; Gevins *et al.*, 1997) pourrait donc refléter l'implication de la désynchronisation alpha pariéto-centrale dans les mécanismes d'encodage et/ou de mise à jour (voir Klimesch *et al.*, 1996 pour des résultats en accord avec cette proposition).

L'absence de modulation de la synchronisation alpha avec la manipulation de la charge mnésique dans l'étude de Deiber et collaborateurs (2007) pourrait quant à elle être expliquée par la non-pertinence d'inhiber ou de réguler l'entrée des informations sensorielles visuelles. En effet, dans un paradigme de type *n*-back, chaque nouvel item doit être ajouté à l'ensemble des informations maintenues en mémoire de travail. De fait, il est nécessaire de les « laisser entrer » en mémoire de travail, et leur inhibition ne serait pas pertinente à la réalisation de la tâche.

L'ensemble de ces travaux conforte l'hypothèse d'un rôle des oscillations alpha dans les processus impliqués dans le maintien en mémoire de travail. D'une part, la désynchronisation alpha marquerait le maintien d'informations visuo-spatiales dans les aires cérébrales liées au traitement de l'information visuelle (i.e., aires postérieures, occipitales). D'autre part, l'augmentation de la puissance de l'activité alpha, en particulier de l'activité non

temporellement verrouillée, permettrait de filtrer et inhiber les informations sensorielles qui peuvent entrer en mémoire de travail. En ce sens, la synchronisation alpha n'aurait pas un rôle direct dans le maintien d'informations, mais plutôt un rôle de protection contre l'interférence.

Il semble cependant important de noter qu'il est empiriquement difficile voire impossible de distinguer les processus d'inhibition d'une information non pertinente de ceux de focalisation attentionnelle sur une information pertinente (voir toutefois Loaiza & Souza, 2018 pour un paradigme expérimental apportant des éléments pour la résolution de ce problème méthodologique). Tandis que la manipulation du nombre d'information à mémoriser dans un paradigme de reconnaissance pourrait être considéré comme une manipulation « pure » de la charge mnésique, de tels résultats sont tout de même interprétés comme le reflet d'une inhibition plus importante lorsque la charge mnésique de la tâche augmente (e.g., Albouy *et al.*, 2012 ; Jensen *et al.*, 2002). De la même manière, il est possible de réinterpréter les résultats d'études manipulant uniquement la quantité d'inhibition. L'étude de Bonnefond et Jensen (2012) est proposée comme une démonstration du rôle de la synchronisation alpha dans l'inhibition. Dans cette étude, une séquence de lettres est présentée et doit être mémorisée. À la suite de la présentation de la séquence et avant le rappel, un distracteur fort (une lettre) ou faible (un symbole) est présenté. La plus forte synchronisation alpha précédant la présentation d'un distracteur fort (vs. faible) est proposée comme reflétant la mise en place des mécanismes d'inhibition qui permettrait de réguler l'entrée des informations sensorielles en mémoire de travail. Il paraît cependant tout aussi possible que l'augmentation de la synchronisation alpha reflète les processus de maintien en mémoire de travail. Puisque les participants sont informés du type de distracteur qui va être présenté (lettre ou symbole), il semble possible qu'ils adaptent leur stratégie de mémorisation en effectuant un maintien plus intense sur la séquence de lettres à mémoriser de façon que la trace mnésique de ces informations soit plus solide et ne soit pas perturbée par l'information distractive. D'autres études suggèrent que l'augmentation de la synchronisation alpha avec l'augmentation de la charge mnésique qui a lieu dans des régions cérébrales non liées au traitement des informations à mémoriser reflèterait l'inhibition de ces régions. Il est intéressant de noter cependant que les régions cérébrales mobilisées pendant le maintien ne sont pas systématiquement liées au traitement sensoriel de ces informations.

Par exemple, Johnson et collaborateurs (2015) mettent en évidence une activité électrophysiologique frontale lors du rafraîchissement attentionnel (voir aussi, par exemple, Majerus *et al.*, 2010 pour des travaux en imagerie à résonance magnétique mettant en évidence l'implication de régions cérébrales non liées au traitement perceptif lors du maintien). La synchronisation alpha semble bien liée aux processus impliqués dans le maintien en mémoire de travail mais leur rôle direct ou indirect *via* les processus d'inhibition semble encore à éclaircir.

2. Les oscillations thêta

Les oscillations thêta sont impliquées dans diverses fonctions cognitives (Kahana, Seelig, & Madsen, 2001). Issus des travaux chez le rongeur, les études s'intéressant aux oscillations thêta chez l'Homme mettent en évidence une augmentation de la puissance thêta lors de la navigation spatiale dans un labyrinthe (Kahana, Sekuler, Caplan, Kirschen, & Madsen, 1999). Les auteurs suggèrent un rôle des oscillations thêta dans le traitement des informations spatiales. Cependant, la composante mnésique dans les tâches de navigation spatiale n'est pas négligeable, et il semble possible que les oscillations thêta jouent un rôle dans les processus de mémoire (Kahana, 2006).

Au cours d'une tâche de mémoire de travail, l'amplitude thêta dans les électrodes fronto-médianes augmente lors de l'encodage d'une nouvelle information (Klimesch, 1999 ; Onton, Delorme, & Makeig, 2005). Lors du rappel, l'amplitude thêta fronto-médiane semble dépendante de la charge mnésique (Tesche & Karhu, 2000). En comparaison à l'activité enregistrée au repos, l'activité thêta reste élevée durant la totalité de l'essai (présentation des lettres à mémoriser, intervalle de rétention et reconnaissance), décroissant uniquement à la fin (Raghavachari *et al.*, 2001). La puissance thêta est également plus forte lors de la mémorisation d'informations comparé à leur perception (Sarnthein, Petsche, Rappelsberger, Shaw, & von Stein, 1998).

Cette section discutera les hypothèses concernant le rôle des oscillations thêta dans le maintien en mémoire de travail. Dans un premier temps, nous présenterons l'hypothèse d'une composante spécifique, la composante thêta fronto-médiane, reflétant un mécanisme de contrôle cognitif. Dans un second temps, nous présenterons la théorie du *code neural thêta-gamma* qui propose un cadre de compréhension de l'implication du mécanisme de contrôle

cognitif reflété par les oscillations thêta dans le maintien d'informations en mémoire de travail.

i. Thêta fronto-médian, un mécanisme de contrôle cognitif

Les oscillations dans les bandes de fréquence thêta, et plus précisément l'activité enregistrée par les électrodes fronto-médianes, semblent liées aux processus mnésiques (voir Hsieh & Ranganath, 2014 pour une revue de la littérature incluant les travaux dans le champ de la mémoire de travail et de la mémoire épisodique). La composante thêta fronto-médiane a pour la première fois été mise en évidence dans un paradigme de *n*-back impliquant la mémorisation d'informations verbales ou spatiales. Pour varier la difficulté de la tâche, la nouvelle lettre devait être soit systématiquement comparée à la lettre présentée au début de l'essai, soit comparée à la lettre présentée trois items avant, impliquant de mettre à jour continuellement le contenu de la mémoire de travail. En comparaison avec une ligne de base où aucun traitement cognitif n'était requis, la puissance thêta était plus forte durant la tâche cognitive, et ce d'autant plus que la difficulté de la tâche était importante. L'augmentation de la puissance thêta avec la difficulté de la tâche était observée à la fois lors de la tâche de mémorisation verbale et de la tâche de mémorisation spatiale. Ces résultats suggèrent que l'augmentation de la puissance thêta est liée au maintien d'informations quelle que soit la nature de ces informations plutôt qu'impliqué spécifiquement dans le maintien verbal ou spatial.

En accord avec ces premiers travaux, la composante thêta fronto-médiane semble présente lors du maintien d'informations en mémoire de travail. Que les informations à mémoriser soient verbalisables (i.e., des chaînes de caractères) ou non (i.e., des dessins abstraits, Sarnthein, Petsche, Rappelsberger, Shaw, & von Stein, 1998), la cohérence thêta entre les régions préfrontales et postérieures du scalp augmente lors des intervalles de maintien par rapport à un intervalle contrôle, sans maintien. Cette augmentation de cohérence est plus importante que lors de la perception d'informations en comparaison à un intervalle contrôle. La cohérence, c'est-à-dire la synchronisation des activités cérébrales entre deux régions neurales, permettrait la communication entre les groupes de neurones de ces régions. D'après le modèle de communication par cohérence (Fries, 2005), les oscillations d'un groupe neural permettraient de régler la communication entre les structures le composant. Pour que la transmission du message soit efficace, les pics d'activité de chaque neurone du

groupe doivent être synchronisés à ceux des autres neurones, résultant en une cohérence des oscillations. Une telle cohérence entre deux groupes de neurones permettrait que leurs fenêtres de communication soient ouvertes au même moment, la coordination rendant possible un échange d'informations. Ainsi, une augmentation de la cohérence dans les bandes de fréquence thêta entre les régions postérieures et préfrontales (Sarnthein *et al.*, 1998) reflèterait la communication neurale entre les régions sensorielles (i.e., occipitales) et d'autres régions (i.e., préfrontales) impliquées dans la rétention d'informations (Goldman-Rakic, 1997).

L'étude de Sarnthein (Sarnthein *et al.*, 1998) ne permet cependant pas de rejeter l'hypothèse d'une modulation thêta fronto-médiane due à l'implication d'un traitement spatial. En effet, bien que les séquences de caractères à mémoriser soient verbalisables, elles étaient constituées de lettres, de chiffres et de symboles et leur rappel était effectué par une reproduction écrite. La reproduction écrite pourrait inciter les participants à utiliser une stratégie spatiale pour mémoriser les séquences de caractères. Les travaux de Jensen et Tesche (2002) confortent toutefois l'implication de la composante thêta fronto-médiane dans le maintien en mémoire de travail en mettant en évidence une augmentation de la puissance thêta fronto-médiane avec l'augmentation du nombre d'items verbaux (des chiffres) à mémoriser au cours d'une tâche de Sternberg¹ (1966).

Une étude enregistrant l'activité électrophysiologique intracrânienne s'est intéressée aux modulations de l'activité thêta dans l'apprentissage d'un labyrinthe virtuel (Caplan, Madsen, Raghavachari, & Kahana, 2001). Pendant une phase d'apprentissage, les participants parcouraient le labyrinthe en présence d'indications sur le chemin à emprunter (tourner à gauche ou à droite à chaque intersection). Durant la phase de test, les indications n'étaient plus présentes et le temps de décision était mesuré à chaque intersection. En lien avec les travaux de Sternberg (1966) mettant en évidence que les temps de reconnaissance d'un item sont modulés par le nombre d'items à mémoriser, le temps de décision était proposé comme reflétant une mesure de la charge mnésique de la tâche. La longueur du labyrinthe (i.e., le nombre d'intersection) permettait de manipuler la difficulté de la tâche : plus le labyrinthe était long, plus la tâche était considérée comme difficile. L'analyse des oscillations thêta durant la phase de test mettait en évidence une augmentation de l'amplitude thêta avec la

¹ Dans un paradigme de Sternberg, une séquence d'informations à mémoriser est apparue puis, après un délai de rétention, un item-cible est présenté et doit être identifié comme appartenant ou non à la séquence.

difficulté de la tâche. Cependant, l'amplitude thêta ne semblait pas liée aux temps de décision. Les modulations d'amplitude dans les bandes de fréquence thêta reflétaient la difficulté générale plutôt que la charge mnésique de la tâche (Caplan *et al.*, 2001). Cette proposition est corroborée par d'autres travaux s'intéressant à la modulation de l'amplitude de la composante thêta fronto-médiane au cours de trois tâches différentes (tâche de *Go/No-Go*², tâche de Simon³, tâche des *flankers*⁴) dans lesquelles le niveau d'interférence varie d'un essai à l'autre, nécessitant une inhibition plus ou moins importante des réponses dominantes. L'augmentation de l'amplitude thêta fronto-médiane lorsque le niveau d'interférence est élevé (vs. faible) est proposée comme reflétant les mécanismes impliqués dans la résolution de conflit cognitif (Nigbur, Ivanova, & Stürmer, 2011).

Au regard de son implication dans les différents processus de la mémoire de travail et de son augmentation avec la difficulté de la tâche de mémoire, mais également dans d'autres tâches nécessitant la résolution d'un conflit cognitif, une fonction possible de la composante thêta fronto-médiane serait de refléter un système attentionnel d'allocation des ressources cognitives nécessaire à la réalisation d'une tâche de mémoire de travail (Sauseng, Hoppe, Klimesch, Gerloff, & Hummel, 2007). Pour mieux comprendre comment les oscillations thêta peuvent assurer cette fonction lors du maintien spécifiquement, un cadre théorique, celui du *code neural thêta-gamma*, a été proposé (Lisman & Idiart, 1995 ; Lisman & Jensen, 2013).

² Dans cette variante du paradigme de *Go/No-Go*, deux stimuli différents pouvaient apparaître à l'écran (e.g., deux formes géométriques distinctes, un cercle et un carré). Lorsque l'un des stimuli apparaissait, les participants devaient appuyer sur une touche (essai *Go*). Lorsque l'autre stimulus apparaissait, ils ne devaient pas appuyer sur la touche (essai *No-Go*). Environ deux fois plus d'essais *Go* que *No-Go* étaient présentés, nécessitant d'inhiber la réponse motrice prépondérante lors des essais *No-Go*.

³ Adapté du paradigme de Simon (1969), les participants voyaient une barre verticale ou horizontale et indiquaient l'orientation de la barre en appuyant sur la flèche du haut ou la flèche du bas. L'association barre-flèche était contrebalancée entre les participants. La barre à juger pouvait être présentée en haut ou en bas de la croix de fixation, et ce de façon congruente ou non avec la touche de réponse. Les essais incongruents nécessitaient davantage d'inhibition.

⁴ Dans cette variante du paradigme des *flankers*, un item-cible était présenté au centre de l'écran, et les participants devaient appuyer sur une touche particulière (la flèche du haut ou du bas) associée à cet item. Autour de la cible, quatre autres items étaient présentés (deux à gauche et deux à droite) et la réponse associée qui leur était associée pouvait être congruente ou non avec celle associée à l'item-cible. Une association incongruente nécessitait davantage d'inhibition.

ii. La théorie du code neural thêta-gamma

De façon inattendue, et alors qu'ils s'intéressaient aux modulations dans les bandes de fréquence thêta, Sarnthein et collaborateurs (1998) ont mis en évidence une augmentation de la synchronisation des oscillations gamma durant la tâche de perception et l'intervalle de rétention d'informations visuelles de façon concomitante aux modulations thêta attendues. Comme mis en évidence par de précédents travaux, les oscillations gamma seraient impliquées non seulement dans la perception (Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Pernier, 1996) et dans le *binding*⁵ des caractéristiques de la représentation d'un objet (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999), mais également dans les processus de mémorisation, et ce particulièrement lors du maintien en mémoire de travail (Tallon-Baudry *et al.*, 2001, 1998).

La théorie dite du *code neural thêta-gamma* (Lisman & Idiart, 1995 ; Lisman & Jensen, 2013) propose de mettre en relation les oscillations thêta et les oscillations gamma pour mieux comprendre le rôle des oscillations thêta dans le maintien des informations en mémoire de travail. Durant le maintien en mémoire de travail, l'amplitude des oscillations gamma semble liée à la phase des oscillations thêta, un phénomène appelé *couplage thêta-gamma*. En accord avec cette proposition, les analyses du couplage des oscillations dans différentes bandes de fréquence suggèrent que, au cours d'une tâche de Sternberg nécessitant la mémorisation de mots, le couplage le plus fort se situe entre les oscillations entre les bandes de fréquences 3-7 Hz, correspondant à la définition des bandes de fréquences thêta, enregistrées dans les électrodes fronto-médianes et les bandes de fréquence 24-29 Hz, correspondant aux oscillations gamma, enregistrées dans les électrodes frontales gauches (Schack, Vath, Petsche, Geissler, & Möller, 2002). Il convient cependant de noter que les résultats sont moins clairs lorsque la tâche implique la mémorisation de figures géométriques, où le couplage entre les haute et les basses fréquences semble plutôt avoir lieu entre les oscillations delta (1 – 5 Hz) et bêta (18 – 30 Hz).

A la recherche d'un marqueur électrophysiologique de la charge mnésique, Howard (2003) s'est intéressé aux modulations des oscillations neurales en posant trois hypothèses pour décrire les propriétés de la charge mnésique : (1) la charge mnésique augmente à mesure

⁵ Le terme *binding* réfère à l'intégration des différentes caractéristiques d'un objet en une unique représentation complexe.

de la présentation séquentielle des items, (2) lorsque le rappel est effectué, la charge mnésique retourne à son niveau de base, et (3) la charge mnésique est constante durant le maintien et dépend du nombre d'items présentés. Les modulations des oscillations dans les bandes de fréquences gamma au cours d'une tâche de Sternberg (1966) se comportent comme attendu au regard de ces trois hypothèses : la puissance gamma augmente au fur et à mesure de la présentation des items, reste constante durant l'intervalle de rétention à un niveau reflétant le nombre d'informations à mémoriser et, finalement, décroît pour retourner à un niveau de base dès que la reconnaissance est effectuée. Les oscillations gamma semblent spécifiquement impliquées dans le maintien des items en mémoire de travail (Howard, 2003) et la synchronisation gamma dans une tâche mnésique serait dépendante de la difficulté de la tâche. Par exemple, dans une tâche de reconnaissance de mélodie, la synchronisation gamma est plus importante lorsqu'une seule note de la mélodie différait entre l'encodage et la reconnaissance plutôt que lorsque la mélodie à reconnaître était transposée, impliquant que toutes les notes de la mélodie à reconnaître sont différentes de celles présentées à l'encodage (Albouy *et al.*, 2013).

Roux et collaborateurs (Roux, Wibrat, Mohr, Singer, & Uhlhaas, 2012) ont eux aussi mis en évidence que l'amplitude des oscillations gamma dépendaient du nombre d'informations à mémoriser. Un nombre variable de points était présenté dans une matrice à l'écran et la couleur des points (*i.e.*, rouge ou bleue) indiquait aux participants s'ils devaient mémoriser cette information (item-cible, point rouge) ou non (distracteur, point bleu). Dans une première condition, seulement trois points rouges étaient présentés. Dans une seconde condition, six points rouges étaient présentés. Dans les deux cas, tous les points devaient être mémorisés. Dans une troisième condition, trois points rouges et trois points bleus étaient présentés. La stimulation sensorielle était similaire à celle de la condition « six points rouges », mais la charge mnésique de la tâche était équivalente à celle de la condition « trois points rouges ». Dans cette troisième condition, l'amplitude des oscillations gamma dépendait bien de la charge mnésique et non de la stimulation sensorielle, suggérant, par conséquent, un lien entre l'amplitude des oscillations gamma et le nombre d'informations à mémoriser.

D'après la théorie du code neural thêta-gamma (Lisman & Idiart, 1995 ; Lisman & Jensen, 2013), les représentations en mémoire de travail seraient maintenues par une activation séquentielle des items individuels, représentés par les cycles gamma successifs.

L'ensemble de neurones déchargeant pendant une oscillation gamma donnée constituerait un pattern spécifique représentant un item particulier. Lors de l'encodage de lettres présentées séquentiellement au cours d'une tâche de Sternberg, le pattern de distribution spatiale de la puissance gamma au sein du cortex occipital différait en fonction de la nature de chacune des lettres présentées (Jacobs & Kahana, 2009). Les oscillations gamma étaient de plus couplées aux oscillations dans les bandes de fréquence thêta. Pour étudier ce phénomène durant le maintien en mémoire de travail, Fuentemilla et collaborateurs (2010) ont utilisé un algorithme permettant de classer les patterns d'activations cérébrales (*Multi-Voxel Pattern Analysis*) enregistrés lors du maintien de photographies en mémoire de travail au cours d'un paradigme de Sternberg. Ils ont mis en évidence que la distribution de l'activité gamma à travers le scalp permettait de prédire si les participants avaient maintenu en mémoire la photographie d'un environnement extérieur (e.g., un jardin) ou intérieur (e.g., un salon). De plus, l'activité gamma dans ces « zones prédictives » était couplée avec l'activité thêta enregistrée dans les clusters d'électrodes fronto-pariétales et occipitales. Les oscillations gamma seraient donc impliquées dans le maintien d'items individuels en mémoire de travail.

Les oscillations gamma représentant chaque item à maintenir seraient imbriqués dans une oscillation thêta (Figure 4) qui constituerait quant à elle un cadre temporel permettant de délimiter le message multi-items (Lisman & Jensen, 2013 ; Raghavachari *et al.*, 2001 ; Roux & Uhlhaas, 2014). En d'autres termes, la séquence d'oscillations gamma, ordonnée au sein d'une oscillation thêta, correspondrait à la séquence d'items à mémoriser. Le cadre temporel fourni par l'oscillation thêta permettrait d'indiquer le début et la fin de cette séquence. En lien avec cette proposition, Lisman et Idiart (1995) mettent en relation le nombre d'oscillations gamma pouvant être contenues dans une oscillations thêta (i.e., entre quatre et huit items car un cycle thêta dure entre 125 et 250 millisecondes, un cycle gamma dure environ 30 millisecondes) et le nombre maximal pouvant être maintenu en mémoire de travail, soit 7 ± 2 (Miller, 1956). Le ratio gamma/thêta semble corrélé à l'empan mnésique de chaque individu, suggérant que plus le nombre de cycles gamma imbriqué dans un cycle thêta est important, plus l'empan mnésique des participants est élevé. Il semble intéressant de noter ici que les mesures comportementales de la récupération en mémoire à court terme et du rafraîchissement attentionnel (Vergauwe *et al.*, 2014 ; Vergauwe & Cowan, 2014) suggèrent que 30 à 40 millisecondes seraient nécessaires pour récupérer ou rafraîchir un item, ce qui correspond

approximativement à la durée d'une oscillation gamma (Lisman & Jensen, 2013 ; Vergauwe & Cowan, 2014).

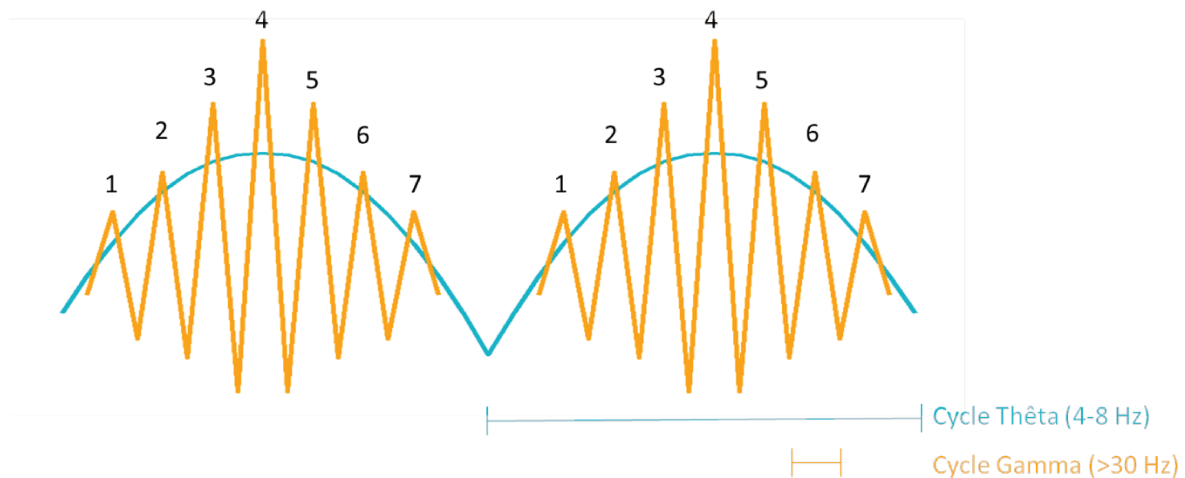


Figure 4. Illustration du couplage thêta-gamma. Les sept items à mémoriser, représentés par les chiffres 1 à 7, sont chacun représenté par une oscillation gamma. Les oscillations gamma sont imbriquées dans une oscillation thêta permettant de délimiter le début et la fin de la séquence d'items.

Les études électrophysiologiques intracrâniennes mettent en évidence l'implication du couplage thêta-gamma également lors du maintien en mémoire de travail. Dans une étude mesurant l'activité oscillatoire hippocampique *via* des électrodes profondes bilatérales placées dans l'hippocampe lors du maintien d'informations visuelles (i.e., des visages inconnus), Axmacher et collaborateurs (2010) ont mis en évidence un couplage plus fort entre la phase thêta et l'amplitude gamma en comparaison à la ligne de base. La force du couplage permettait également de prédire les performances mnésiques individuelles, confortant l'hypothèse de Lisman et Jensen (2013) selon laquelle le couplage thêta-gamma reflèterait l'empan mnésique maximal.

Pour résumer, les oscillations thêta semblent refléter un mécanisme de contrôle cognitif. Lors du maintien en mémoire de travail, ce mécanisme de contrôle cognitif pourrait permettre de (1) délimiter le début et la fin du message multi-items et (2) la communication entre les différentes aires cérébrales impliquées dans le maintien de chaque item. Une étude menée chez des adultes âgés présentant un trouble cognitif léger a montré une association entre le déclin mnésique et la force du couplage thêta-gamma (Moretti *et al.*, 2009). Les enregistrements de l'activité électrophysiologique des patients au repos ont été classés en trois groupes en fonction de la force du couplage thêta-gamma. Les performances cognitives,

particulièrement dans les évaluations neuropsychologiques de la mémoire, mettent en évidence un lien entre le couplage thêta-gamma au repos et un déficit mnésique, avec une force de couplage au repos plus faible associée à de moins bonnes performances cognitives. Les auteurs proposent la mesure du ratio thêta-gamma comme un outil clinique utile pour détecter, parmi les patients présentant un trouble cognitif léger, ceux qui sont le plus à risque de développer une démence.

3. Les oscillations bêta, impliquées dans le maintien d'informations visuelles et verbales

Le rôle des oscillations bêta dans le maintien en mémoire de travail a reçu beaucoup moins d'attention que les oscillations dans les bandes de fréquence alpha et thêta. Dans une série d'études s'intéressant aux oscillations neurales lors du maintien d'une forme visuelle abstraite en mémoire, Tallon-Baudry et collaborateurs (Tallon-Baudry *et al.*, 2001, 1998, 1999) ont observé une modulation de l'activité bêta lors du maintien en plus de modulations dans les bandes de fréquence gamma. Dans ces études, un seul stimulus était présenté à l'écran et devait être mémorisé ou non. Si l'essai requérait la mémorisation du stimulus, une croix de fixation était présentée à l'écran durant un intervalle de rétention puis suivie d'un second stimulus qui devait être reconnu comme identique ou différent du premier. Si aucune mémorisation n'était demandée, le premier stimulus était seulement suivi d'une croix de fixation jusqu'à l'essai suivant. L'amplitude des oscillations induites dans les bandes de fréquence bêta était plus importante durant l'intervalle de rétention par rapport à la situation contrôle n'impliquant pas de mémorisation (Tallon-Baudry *et al.*, 1998). La puissance des oscillations bêta induites était soutenue dans les aires frontales durant la totalité de l'intervalle de rétention, et ce même si la durée de l'intervalle de rétention était manipulée (Tallon-Baudry *et al.*, 1999). Des enregistrements intracrâniens ont mis en évidence une augmentation de l'amplitude bêta dans les aires visuelles extrastriées lors du maintien, et une absence de cette activité dans la condition contrôle ne nécessitant pas de maintien (Tallon-Baudry *et al.*, 2001).

Les travaux de Onton et collaborateurs (2005) se sont quant à eux intéressés aux oscillations neurales suivant la présentation de lettres à mémoriser ou à ignorer. Une série de huit lettres était présentée séquentiellement et, parmi celles-ci, trois, cinq ou sept lettres était

affichées en noir, indiquant aux participants qu'ils devaient les mémoriser. Les autres lettres étaient de couleur verte, indiquant aux participants qu'ils devaient les ignorer. La puissance bêta était plus importante après les lettres à mémoriser plutôt qu'après les lettres à ignorer. D'après les auteurs, quel que soit le statut (à mémoriser ou non) de la lettre actuelle, il est nécessaire de maintenir en mémoire la série de lettres noires présentées précédemment. La différence entre les conditions expérimentales (lettre à mémoriser ou non) résidait en la nécessaire intégration de la lettre à mémoriser (mais pas de celle à ignorer) à l'ensemble des lettres déjà maintenues. Par conséquent, l'augmentation de la puissance bêta lors de la présentation d'une lettre à mémoriser plutôt qu'une lettre à ignorer pourrait refléter l'opération d'encodage d'un nouvel item en mémoire de travail plutôt qu'un processus de maintien.

Deiber et collaborateurs (2007) se sont également intéressés aux oscillations neurales lors d'une tâche de mémoire de travail verbale. À la différence de Onton et collaborateurs (2005), ils ont distingué les oscillations évoquées des oscillations induites dans une tâche de *n*-back. Tandis qu'aucune différence d'amplitude dans les oscillations bêta évoquées ne semblait apparaître en fonction de la charge mnésique, l'amplitude des oscillations bêta induites augmentait dans les régions pariétales droites lorsque la charge mnésique de la tâche augmentait. Ces résultats suggèrent, d'après les auteurs, une implication des oscillations bêta induites dans le maintien en mémoire de travail. Comme évoqué plus haut, l'utilisation d'une tâche de *n*-back pour étudier le maintien d'informations en mémoire de travail n'est pas idéale car elle ne permet pas de distinguer les processus de maintien de l'information d'autres processus en jeu tels que l'encodage d'une nouvelle information, de la récupération en mémoire nécessaire pour indiquer si l'item a déjà été vu *n* items précédemment, ou encore de la suppression des items qui ne sont plus nécessaires à la tâche en cours. Cependant, la localisation pariétale des modulations bêta en fonction de la charge mnésique est en accord avec les études en imagerie à résonance magnétique fonctionnelle suggérant une implication des régions pariétales dans le maintien en mémoire de travail, et ce indépendamment de la nature des informations à mémoriser.

Bien que ne s'intéressant pas à la mémoire de travail spécifiquement, la revue de littérature de Engel et Fries (2010) sur le rôle des oscillations bêta dans le fonctionnement cognitif permet d'appuyer l'hypothèse d'un rôle des oscillations bêta dans le maintien en

mémoire de travail. D'après leur hypothèse du *statu quo*, l'activité oscillatoire dans les bandes de fréquence bêta est suggérée comme reflétant le maintien d'un état moteur ou cognitif donné. Concernant les activités motrices, la synchronisation bêta serait atténuée lors de mouvements volontaires mais plus forte pendant les périodes de préparation motrice et les périodes d'attente suivant les mouvements. Concernant les activités cognitives, Engel et Fries (2010) émettent l'hypothèse d'une augmentation de la synchronisation bêta si le système doit maintenir activement l'état cognitif actuel et une diminution de la synchronisation si l'état actuel est perturbé par un nouvel événement. Cela semble être le cas chez des primates (Buschman & Miller, 2007) entraînés à retrouver une cible visuelle parmi des distracteurs. Si la cible à trouver est saillante, l'attention est orientée vers la cible de façon exogène grâce à la saillance. Si la cible n'est pas saillante, une recherche sérielle impliquant des processus attentionnels endogènes pour maintenir en mémoire la cible à chercher est nécessaire. Lorsque les singes doivent maintenir en mémoire la cible (vs. lorsque la cible est saillante), la puissance bêta dans les aires frontales et pariétales augmente. D'après Engel et Fries (2010), une puissance bêta plus importante pourrait refléter le maintien volontaire, endogène, de l'état cognitif actuel, et ce en accord avec l'observation d'une puissance induite bêta plus importante durant des tâches cognitives nécessitant le maintien d'informations en mémoire de travail (Deiber *et al.*, 2007 ; Tallon-Baudry *et al.*, 2001, 1998, 1999).

Les travaux sur le rôle des oscillations bêta dans les mécanismes de prédiction temporelle (Fujioka *et al.*, 2012) pourraient soutenir l'hypothèse d'un rôle des oscillations bêta dans le maintien en mémoire (davantage de détails sur les études du rôle des oscillations bêta dans les mécanismes de prédiction temporelles, voir le Chapitre 3, section 2.ii. *Les oscillations de plus haute fréquence et les mécanismes de prédiction temporelle*, page 105 et suivantes). Pour être en mesure de prédire le moment d'occurrence d'un nouveau stimulus, le maintien des informations temporelles (i.e., le délai séparant chaque stimulus, la régularité d'apparition des stimuli) en mémoire de travail semble nécessaire. Lors de la présentation d'une séquence auditive isochrone (vs. non isochrone), la puissance des oscillations bêta augmente juste avant la présentation d'un nouveau stimulus. L'augmentation de la puissance bêta avant la présentation attendue d'un stimulus reflèterait les mécanismes de prédiction temporelle (Chang *et al.*, 2018 ; Fujioka *et al.*, 2012) et pourraient être liée au maintien en

mémoire de travail des informations permettant la prédiction de l'occurrence d'un nouveau stimulus.

Pour résumer, les oscillations dans les bandes de fréquences alpha, thêta et bêta semblent impliquées dans les mécanismes de maintien en mémoire de travail. La désynchronisation alpha dans les régions occipitales reflèterait le maintien d'informations visuo-spatiales. La synchronisation alpha est elle aussi impliquée dans le maintien en mémoire de travail, mais son rôle direct dans les processus de maintien ou plutôt indirect *via* la prévention de l'interférence pour protéger les traces mnésiques, reste encore à éclaircir. Les oscillations thêta reflèteraient un mécanisme de contrôle cognitif permettant d'organiser le message multi-item (i.e., la séquence d'oscillations gammas imbriquée dans le cycle thêta) pour le communiquer aux différentes régions cérébrales spécifiques au traitement des items. Les oscillations bêta semblent elles aussi jouer un rôle dans le maintien en mémoire de travail, mais ce rôle reste encore à préciser. Les oscillations bêta évoquées, verrouillées temporellement à la présentation des stimuli à mémoriser, permettraient l'incorporation d'un nouveau stimulus à l'ensemble des traces mnésiques déjà présentes en mémoire de travail. Les oscillations bêta induites, apparaissant de manière non verrouillée temporellement par rapport à la présentation du stimulus, reflèteraient quant à elles un processus endogène qui pourrait être un mécanisme de maintien en mémoire de travail.

Très peu d'études ont systématiquement distingué le rôle des oscillations évoquées et des oscillations induites dans les mécanismes de maintien en mémoire de travail. Les oscillations évoquées, apparaissant toujours avec la même latence post-stimulus, seraient impliquées dans les processus de traitement de l'information ascendante (*bottom-up*). Les oscillations induites, non-verrouillées temporellement à la présentation du stimulus, reflèteraient quant à elles des processus de traitement descendant (*top-down*) et seraient liée à l'activité de mécanismes auto-initiés (Bastiaansen & Hagoort, 2003 ; Tallon-Baudry *et al.*, 1998). Puisque le rafraîchissement attentionnel est un mécanisme de maintien auto-initié (Johnson, 1992), il semble primordial de s'intéresser spécifiquement aux modulations de l'activité induite pour tenter d'identifier les corrélats électrophysiologiques de ce mécanisme en s'affranchissant alors de l'activité évoquée par la présentation des stimuli à mémoriser ou à traiter.

HYPOTHÈSES DE LA THÈSE

L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre le fonctionnement du rafraîchissement attentionnel chez les adultes jeunes et âgés en développant trois axes d'investigation.

Premièrement, nous nous sommes intéressées à **l'altération du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement**. Les recherches précédentes ont montré que le rafraîchissement attentionnel serait plus lent chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes (Hoareau *et al.*, 2016 ; Johnson *et al.*, 2002 ; Plancher *et al.*, 2017). Les investigations centrées sur la mémoire de travail ont utilisé des mesures indirectes du rafraîchissement : modélisations computationnelles (Hoareau *et al.*, 2016 ; Plancher *et al.*, 2017) ou manipulation du coût cognitif de la tâche concurrente au maintien (Jarjat *et al.*, 2018). L'étude présentée dans la Partie II de ce manuscrit avait pour objectif d'adresser de façon plus directe l'hypothèse d'un ralentissement du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement. Pour cela, nous avons utilisé un paradigme de type Brown-Peterson (Brown, 1958 ; Peterson & Peterson, 1959), dans lequel des informations à mémoriser sont suivies d'une tâche de traitement précédant le rappel. Le nombre d'informations à mémoriser varie d'un essai à l'autre, permettant de manipuler la charge mnésique. L'effet de cette manipulation est mesuré sur les temps de réponse à la tâche de traitement concurrente au maintien. De cette manière, il est possible de mesurer le coût temporel d'une information supplémentaire à mémoriser (Vergauwe *et al.*, 2014). Ce coût temporel est proposé comme une mesure du temps nécessaire au rafraîchissement attentionnel d'un item. Dans l'Étude 1, nous avons utilisé ce paradigme expérimental en comparant les performances des adultes jeunes et des adultes âgés. Selon l'hypothèse d'un ralentissement du mécanisme de rafraîchissement attentionnel avec l'avancée en âge, les adultes âgés devraient avoir besoin de davantage de temps que les adultes jeunes pour rafraichir une information supplémentaire. Nous faisons

donc l'hypothèse que le coût temporel associé à l'augmentation de la charge mnésique devrait être plus important chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes. Cependant, sur la base des travaux suggérant que les adultes âgés peuvent bénéficier du rafraîchissement d'informations en mémoire de travail en présence de rétro-indices guidant le rafraîchissement (Loaiza & Souza, 2018 ; Souza, 2016), il semblerait que l'initiation du rafraîchissement puisse être altéré dans le vieillissement. Si les adultes âgés ne sont pas capables d'initier le rafraîchissement, alors leurs temps des réponses ne devraient pas dépendre du nombre d'informations à mémoriser. Il serait dans ce cas impossible de mesurer le temps nécessaire au rafraîchissement.

Deuxièmement, nous avons étudié les **bénéfices d'une structure temporelle régulière sur le maintien en mémoire de travail chez des adultes jeunes et âgés**. Sur la base des propositions de la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999), nous avons fait l'hypothèse que la présence d'un rythme auditif régulier pendant l'intervalle de rétention devrait guider le rafraîchissement attentionnel et, par conséquent, améliorer le maintien en mémoire de travail. Les études présentées dans la Partie III avaient pour objectif de tester cette hypothèse. Si la présence d'une structure temporelle régulière bénéficie au maintien en mémoire de travail, alors les performances de rappel devraient être améliorées en présence d'un rythme auditif isochrone durant l'intervalle de rétention en comparaison avec un intervalle de rétention silencieux (Étude 2, expérience 1a). En revanche, les performances de rappel ne devraient pas bénéficier de la présence d'un rythme auditif irrégulier (Étude 2, expérience 1b). Pour tester l'hypothèse d'un bénéfice des régularités temporelles sur le rafraîchissement attentionnel, nous avons, d'une part, empêché l'utilisation de la récapitulation subvocale pour le maintien des lettres (Étude 2, expérience 2) et, d'autre part, manipulé le coût cognitif de la tâche de traitement concurrente au maintien (Étude 3). La présence d'un rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention était contrastée à une condition silence. Si la présence de régularités temporelles auditives bénéficie effectivement au rafraîchissement attentionnel, alors nous devrions observer (1) une amélioration des performances de rappel même lorsque la récapitulation subvocale est occupée par une tâche de suppression articulatoire et (2) un effet bénéfique des régularités temporelles auditives plus important lorsque davantage de temps est disponible pour le

rafraîchissement attentionnel (i.e., lorsque le coût cognitif de la tâche concurrente est faible plutôt qu'élevé).

Les résultats des Études 2 et 3 mettant en évidence que la présence d'un rythme auditif régulier bénéficie au rafraîchissement attentionnel, nous nous sommes questionnées sur le potentiel bénéfique des régularités temporelles chez une population âgée, présentant une altération du rafraîchissement attentionnel. Nous avons donc étudié l'effet des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail chez des adultes âgés (Étude 4). Pour cela, nous avons comparé la présence d'un rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention à un intervalle de rétention silencieux. Si une structure temporelle régulière permet une amélioration du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés, alors la présence d'un rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention devrait améliorer leurs performances de rappel.

Troisièmement, nous avons cherché à mettre en évidence une mesure du rafraîchissement attentionnel plus directe que celles proposées actuellement dans la littérature. Pour cela, nous avons utilisé l'électroencéphalographie. Dans le but d'identifier les **corrélats électrophysiologiques du rafraîchissement attentionnel**, nous avons étudié le rôle des oscillations neurales induites durant le maintien en mémoire de travail (Étude 5). Partant de l'hypothèse qu'une plus grande quantité d'informations à maintenir devrait nécessiter davantage de rafraîchissement attentionnel, nous avons enregistré l'activité électrophysiologique au cours du maintien en mémoire de travail en manipulant le nombre d'informations à mémoriser. Les oscillations neurales dans trois bandes de fréquence distinctes (alpha, thêta et bêta) ont été étudiées avec pour hypothèses que (1) la désynchronisation des oscillations alpha dans les régions liées au traitement visuel (i.e., occipitales) devrait refléter le maintien d'informations visuo-spatiales et augmenter avec le nombre d'informations à mémoriser, (2) la synchronisation des oscillations thêta fronto-médianes devrait refléter l'allocation des ressources cognitives nécessaires au maintien en mémoire de travail et augmenter avec le nombre d'informations à mémoriser, et, finalement (3) la synchronisation des oscillations bêta dans les régions pariétales pourrait refléter le rafraîchissement attentionnel et être plus forte lorsque le nombre d'informations à mémoriser augmente.

PARTIE II.

UN DÉFICIT DU RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL DANS LE VIEILLISSEMENT

ÉTUDE 1

Temporal dynamics of maintenance in young and old adults

Fanuel, Plancher, Monsaingeon, Tillmann, & Portrat (2018)

Article publié dans *Annals of New York Academy of Science* à l'occasion de l'édition spéciale
The crossroads of attention in working memory: consolidation, refreshing, and removal.

Article retranscrit en version publiée



ANNALS OF THE NEW YORK ACADEMY OF SCIENCES

Special Issue: *Attention in Working Memory*
ORIGINAL ARTICLE

Temporal dynamics of maintenance in young and old adults

Lison Fanuel,^{1,2,3} Gaëlle Plancher,¹ Noé Monsaingeon,⁴ Barbara Tillmann,^{2,3}
and Sophie Portrat⁴

¹Cognitive Mechanisms Research Laboratory, Lyon 2 University, Bron, France. ²CNRS, UMR5292; INSERM, U1028; Lyon Neuroscience Research Center, Auditory Cognition and Psychoacoustics Team, Lyon, France. ³University Lyon 1, Lyon, France. ⁴Université Grenoble Alpes, CNRS, LPNC, Grenoble, France

Address for correspondence: Lison Fanuel, Laboratoire d'études des mécanismes cognitifs, Université Lumière Lyon 2, 5 Avenue Pierre Mendès-France, 69676 Bron Cedex, France. lison.fanuel@univ-lyon2.fr; Sophie Portrat, Département Carrières Sociales, IUT2 de Grenoble – Université Grenoble Alpes, 2 Place Doyen GOSSE, 38000 Grenoble, France. sophie.portrat@univ-grenoble-alpes.fr

The present study investigated the time course of refreshing in young and old adults by analyzing the influence of memory load on response times for the processing of concurrent information. One to five squares sequentially displayed in random locations had to be memorized. Before the serial recall of the squares' locations, participants performed self-paced parity judgments on sequentially presented numbers. Trials without squares—not requiring memorization, but only parity judgments—constituted the control condition. Response times of parity judgments were separated for responses to the first digit and for responses to subsequent digits. In young adults, the results provided evidence for consolidation and refreshing, namely, the linear increase of first and subsequent response times with memory load. For old adults, a different pattern emerged: (1) the mean response time for the first digit processing was longer with memorization than without, probably reflecting task-switching rather than consolidation; and (2) in contrast to young adults, memory load did not affect subsequent response times, suggesting a deficit in the initiation of refreshing. Overall, findings support the hypothesis of impaired refreshing in aging.

Keywords: aging; working memory; refreshing; maintenance

Introduction

Age-related decline of working memory (WM) capacities has been extensively studied,^{1,2} but the underlying processes remain unclear. Among several hypotheses that have been proposed over the last decades,³ the hypothesis of slowed-down refreshing has emerged recently from computational modeling based on current conceptions of WM.^{4,5} Using a new experimental paradigm aiming to directly estimating the time course of refreshing,⁶ the present study investigated how the temporal dynamics of refreshing can account for age-related deficits of WM.

Refreshing has been described as a reflective, self-initiated mechanism sustaining temporary activation of information that is no longer perceptually present, thus facilitating its use for ongoing cog-

nitive processing.⁷ In the first investigation of this mechanism, words were presented sequentially, and participants had to read them as fast as possible.^{8–10} These words could be either presented once, immediately repeated, or followed by a black dot that instructed participants to think about the preceding word (i.e., to refresh it). Using this paradigm, an age-related deficit of refreshing was highlighted, notably with old adults requiring more time than young adults to refresh a just-activated word.⁸

Intact refreshing in the old adults was, however, suggested by other empirical studies. In an operation span task manipulating the number of refreshing opportunities by varying the number of to-be-solved operations presented in alternation with to-be-remembered words, both young and old adults benefited from more opportunities

doi: 10.1111/nyas.13640

Ann. N.Y. Acad. Sci. 0 (2018) 1–12 © 2018 New York Academy of Sciences.

1

for refreshing, suggesting that this mechanism was similarly efficient in aging.¹¹ In a nonspeeded WM task, retro-cues providing an indication about which of the items will be tested at the end of the trial also benefited old and young adults to the same extent.¹² However, this finding cannot be considered as strict evidence for preserved refreshing in aging as (1) retro-cues can be used to either refresh relevant information or remove irrelevant information from WM^{13,14} and (2) refreshing is considered as a self-initiated mechanism, while cue-based refreshing might require less controlled abilities. As consciously controlled abilities are known to be more impaired in aging than automatic processes,^{15,16} providing cues for refreshing might overcome the deficit of refreshing and thus explain the absence of age-related deficit of refreshing.

All these studies explicitly asked participants to refresh the information at a specific moment, by either indicating when an item must be refreshed or providing time intervals when refreshing should be done.^{7,8,11,12} The spontaneous time course of refreshing was not investigated, even though it might be informative to detect and explain impaired refreshing in aging. Combining empirical and computational approaches to analyze WM performance in a complex span task (i.e., to-be-read words were interleaved between to-be-remembered images) highlighted that (1) recall performance was worse for old adults than young adults and (2) refreshing time was one of the key parameters that needs to be increased from 40 ms for young adults to 200 ms for old adults in order to fit behavioral data and its changed pattern with aging; a finding suggesting that refreshing is slowed down in aging and might explain age-related deficits in WM.^{4,5} Computational modeling is, however, an indirect approach that does not measure refreshing *per se*.

To directly investigate the temporal dynamic of refreshing, a Brown–Peterson-like paradigm has been proposed for testing young adults.⁶ To-be-memorized items were presented first, then participants performed a self-paced processing task, and finally, they recalled the items in serial order. The number of to-be-memorized items was manipulated, and with increased memory load, delayed processing (i.e., response times to the to-be-processed items were slower) was observed. Processing times increased at a rate of about 50 ms per additional item, which was interpreted as reflecting the refresh-

ing of items. This estimated refreshing time was consistent with a meta-analysis of response times for processing tasks used in WM paradigms; this analysis pointed out a slowing down of response speed depending on the number of to-be-memorized items.¹⁷

The present study aimed to investigate whether slowed-down refreshing in aging might explain age-related impairment in WM. For this aim, the same paradigm as Ref. 6 was used to investigate the temporal dynamic of refreshing in old and young adults. All participants had to memorize a varying amount of spatial localizations and then performed a parity judgment task before the serial recall of the spatial locations. The manipulated factor was the number of memoranda, which varied between one and five. Trials with no memoranda served as a control condition in which no refreshing was necessary. Response times to each digit were measured and separated for responses to the very first digit and the remaining digits (i.e., from the second digit to the last one)—referred to as first response times and subsequent response times, respectively—as they might reflect different cognitive processes, respectively, consolidation and maintenance of memory traces.^{16,18,19} If refreshing is effective in young and old adults, an increase of subsequent response times with increasing memory load is expected in both participant groups. Likewise, if consolidation of memory traces is effective, first response times would increase with increasing memory load. However, if refreshing is impaired with aging and actually takes more time in old than young adults,⁸ then the increase of subsequent processing times must be greater in old adults than in young adults. A lack of increase in subsequent response times with increasing memory load would suggest impaired refreshing. To our knowledge, no study has yet investigated the time course of consolidation in WM in aging, but consolidation rate is assumed to vary across individuals depending on factors such as age or pathology (e.g., Ref. 20 for evidence of slowed-down consolidation in WM with schizophrenia).²¹ This might predict slowing down of consolidation in aging that would lead to the observation that first response times increase more strongly with load in old adults than in young adults. Similarly, to subsequent response times, an absence of increase in the first response time with increased memory load would suggest absence of consolidation.

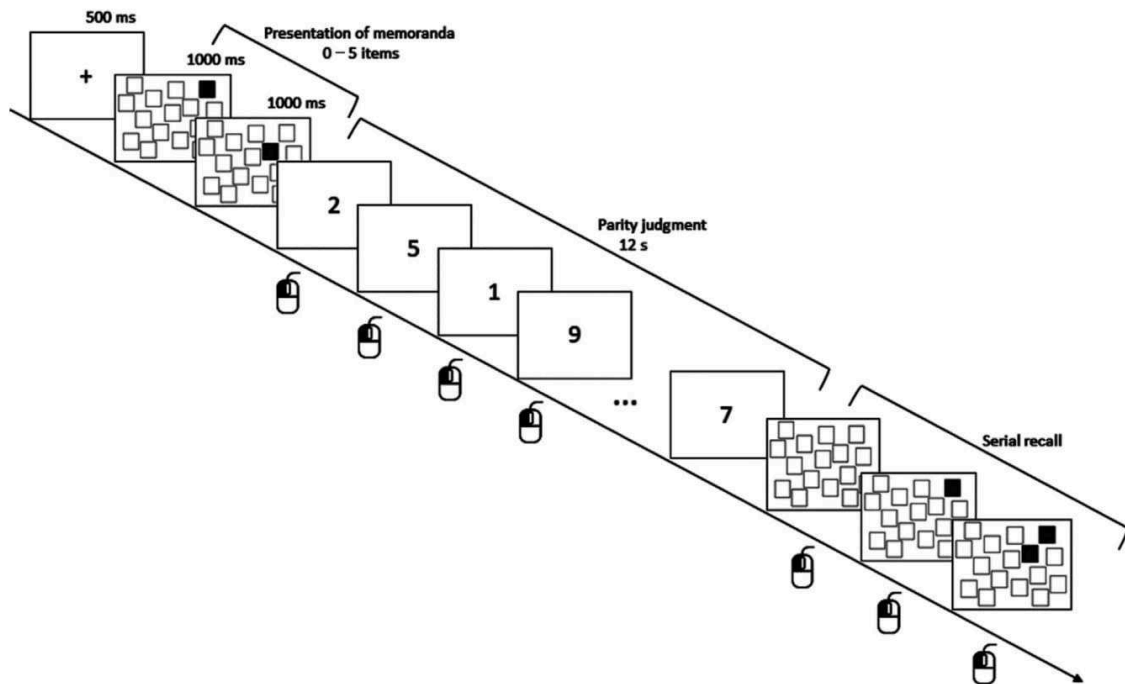


Figure 1. Illustration of the experimental paradigm with two memoranda (i.e., list length of two). Memoranda were presented and followed by a self-paced parity judgment task during 12 s before serial recall. All responses (parity judgment task and recall) were given by the participant via a mouse click.

Method

Participants

Thirty-one young adults (18 to 28 years old, mean age: 21.8, $SD = 3.1$, 21 women) and 32 old adults (65 to 90 years old, mean age: 75.1, $SD = 7.5$, 26 women) participated in this study. All participants were French native speakers and reported to have normal or corrected-to-normal vision. None of them reported having cognitive or psychiatric disorders.

Material

The experiment was modeled on experiment 2 of Ref. 6 and programmed with OpenSesame.²² One grid containing 16 square locations highlighted by a black outline randomly positioned on a white background was created. The to-be-remembered locations consisted of one square of this grid randomly colored in blue. Each location was presented approximately equally often (10–11 times) across the experiment. For the parity judgment task, digits from 1 to 10 in 35-px mono black font were displayed in the center of the white screen.

Procedure

At the beginning of a trial, the number of memoranda (i.e., spatial locations) presented during this trial (zero, one, two, three, four, or five) was indicated to participants on the screen until participants' mouse click. Then, a black fixation cross was presented in the center of the white screen for 500 ms and was followed by a sequence of locations at a pace of one location per second (Fig. 1). To-be-remembered locations were all different within a given trial.

After the memoranda presentation, participants performed a parity judgment task for 12 seconds. Participants were instructed to perform this task as fast and as accurately as possible without neglecting the memory task. Digits were randomly displayed in such a way that two successive digits were different. For each digit, participants indicated if it was odd or even using, respectively, right and left mouse buttons. As soon as a response was given, the next digit appeared. Consequently, the number of to-be-judged digits depended on the speed of response. Response times and accuracy were recorded.

After the 12 s, an empty grid was displayed and participants recalled the remembered locations in serial order by clicking on the locations of the grid one by one. A blue square appeared in the recalled location and stayed on the screen until the end of the recall. Participants had no possibility to correct themselves. For each recalled location, accuracy was recorded and one point was attributed if the location was correct.

Ten trials per memory load (zero to five memoranda) were presented, resulting in 60 trials distributed over three blocks. Blocks were interleaved with breaks in which participants were informed of the number of blocks they have already performed.

Before the experimental phase, participants performed a training session. First, they were trained on the memorization task with three series of to-be-remembered items (one example with one item, one with three items, and one with five items). Then, they were trained on the parity judgment task. Twenty digits had to be judged. During the training, mouse buttons corresponding to even and odd responses were indicated on the top of the screen, and accuracy feedback was given for each answer with green or red dots, respectively, for accurate and inaccurate responses, appearing in the center of the screen for each response. If less than 17 digits (out of 20 digits) were judged accurately, the training session was repeated and could be repeated twice. All participants achieved this training in one or two sessions. The last part of the training consisted of three trials combining memorization and parity judgments (one trial of two items, one of four items, and one with no item) with the exact same procedure as described for the experimental phase.

Results

Recall performance

A 5×2 ANOVA was performed on the percentage of locations accurately recalled with list length (1, 2, 3, 4, or 5) as within-subject factor and age (young versus old) as between-subjects factors. Not surprisingly, we observed an effect of age ($F(1,61) = 112.30, P < 0.001, \eta_p^2 = 0.65$) with more locations correctly recalled by young participants (mean = 72%, SD = 14%) than by old participants (mean = 38%, SD = 11%). As expected, recall performance decreased as list length increased ($F(4,244) = 188.04, P < 0.001, \eta_p^2 = 0.76$). The interaction between list length and age was also sig-

nificant ($F(4,244) = 7.38, P < 0.001, \eta_p^2 = 0.11$), reflecting the fact that the decrease in performance with increased list length was stronger for old (linear contrast: $F(1,61) = 346.51, P < 0.001$; 71%, 51%, 31%, 20%, and 16% for one, two, three, four, and five memoranda, respectively) than for young adults (linear contrast: $F(1,61) = 185.66, P < 0.001$; 94%, 81%, 74%, 58%, and 53%, respectively).

Correct response times of the parity judgment task were analyzed following the skimming procedure of Ref. 6. This procedure intended to ascertain that refreshing actually took place and thus focused only on correct recalls. Data of participants who did not perform the task well enough were discarded from subsequent analyses; the exclusion criterion was to recall less than 50% of the locations correctly. For young participants, this led us to discard the data of two participants. For old participants, this exclusion criterion would have led to keep only five participants out of 32. The criterion was thus adjusted for old participants. Because mean recall accuracy for series of three, four, and five locations was inferior to 50% (31%, 20%, and 16%, respectively) in the old participants, we focused on series containing up to two locations and on participants who recalled 50% or more locations for these series. This led to discard the data of nine old adults. With these criteria, 29 young and 23 old participants remained for subsequent analyses. The following analyses aimed at comparing response times among the same participants. Because only perfectly recalled trials were kept for analyses, more and more participants would have been discarded as the list length increase. Thus, as in Ref. 6, list lengths involved in the analyses were reduced: only list lengths for which a third of the participants recalled two trials perfectly were kept. This led us to analyze series up to four items for young participants and up to two items for old participants. Among the 29 remaining young adults, data of eight young adults who did not reach this criterion were discarded from the analyses. All old adults reached this criterion.

In addition to the criterion to focus on the list lengths for which one third of participants perfectly recalled two trials, only trials that were perfectly recalled were included in the analyses. This selection criterion allowed us to ascertain that refreshing actually took place during the analyzed trials. Moreover, analyses were performed on response times associated with correct parity judgments. As in previous

Table 1. First and subsequent correct response times in the parity judgment task of young and old adults

		Number of memoranda				
		0	1	2	3	4
Young adults	First responses	756 (40)	1036 (50)	1095 (60)	1133 (77)	1305 (127)
	Subsequent responses	621 (13)	630 (14)	635 (17)	637 (16)	658 (17)
Old adults	First responses	1829 (118)	2172 (181)	2135 (207)	NA	NA
	Subsequent responses	922 (47)	922 (40)	903 (35)	NA	NA

NOTE: Standard errors are indicated in brackets. NA stands for insufficient data to compute reliable statistics.

studies,^{6,18,19,23} response times for the very first digit were separated from response times for the remaining digits (i.e., from the second digit to the last one) because these response times might reflect different cognitive processes, notably, consolidation and maintenance of memory traces, respectively.^{6,18,19} Paired *t*-tests showed that correct response times for the first digits differed significantly from response times for the subsequent digits for the entire group of 29 young adults ($t(28) = 10.70, P < 0.001$) and 23 old adults ($t(22) = 7.09, P < 0.001$). Consequently, two dependent measures were used (see also Ref. 6): (1) correct response times to the first digit, referred to as *first response times* and (2) correct response times to the remaining digits, from the second to the last one, referred to as *subsequent response times*.

ANOVAs as well as Bayesian factors (BFs) were computed using JASP 0.8.1.2 with the default settings.²⁴ The BF is the resulting statistic of a model comparison and is considered as a relative measure of statistical evidence.²⁵ As suggested by Ref. 26, we considered that a BF gives anecdotal evidence of an effect when lower than 3, positive evidence when between 3 and 10, strong evidence between 10 and 30, very strong evidence between 30 and 100, and decisive evidence when higher than 100. Importantly, this evidence can also be in favor of a null effect.

As the considered list lengths differed between young and old adults (from zero to four memoranda and from zero to two memoranda, respectively), analyses were conducted separately for each population. More details about the number of analyzed trials as well as for the number of analyzed first and subsequent response times for each group are reported in the Supplementary Material (online only).

For young adults, ANOVAs with list length (from zero to four) as within-subject factor were

conducted on first response times and on subsequent response times, respectively. On first response times, the list length effect was significant ($F(4,104) = 14.79, P < 0.001, \eta^2 = 0.36$), with an increase of response times as a function of the number of memoranda (see Table 1 and Fig. 2). The linear trend was significant ($F(1,20) = 24.99, P < 0.001$) as well as the cubic contrast ($F(1,20) = 6.95, P < 0.05$), but the former explained 92% of variance whereas the latter accounted for only 7%, highlighting the linear nature of this increase ($F < 1$ for quartic and quadratic effects), with a slope of 134 ms per additional item. The BF associated with the effect of list length was well over 11 million, suggesting decisive evidence in favor of this effect.

For subsequent response times, the effect of list length was also significant ($F(4,104) = 7.45, P < 0.001, \eta^2 = 0.22$), with a linear increase of 6 ms per additional item (see Table 1 and Fig. 2), as testified by the significant linear trend ($F(1,20) = 7.71, P < 0.05$) accounting for 80% of variance. Quartic, cubic, and quadratic effects did not reach significance ($F < 1; F(1,20) = 3.23, P = 0.09; F(1,20) = 1.50, P = 0.24$, respectively). The associated BF was 780, giving decisive evidence in favor of the effect of list length.

For old adults, ANOVAs were conducted on first response times and on subsequent response times, respectively, with the list length (from 0 to 2) as within-subject factor.^a For details about response

^aNote that analyses of both first and subsequent response times with trials up to list length 3 were also performed. To avoid reducing the number of included participants, those who had perfectly recalled at least one series (versus up to two series in the main skimming procedure) for each list length were included. The pattern of results was similar to the here-reported ones, thus not providing more

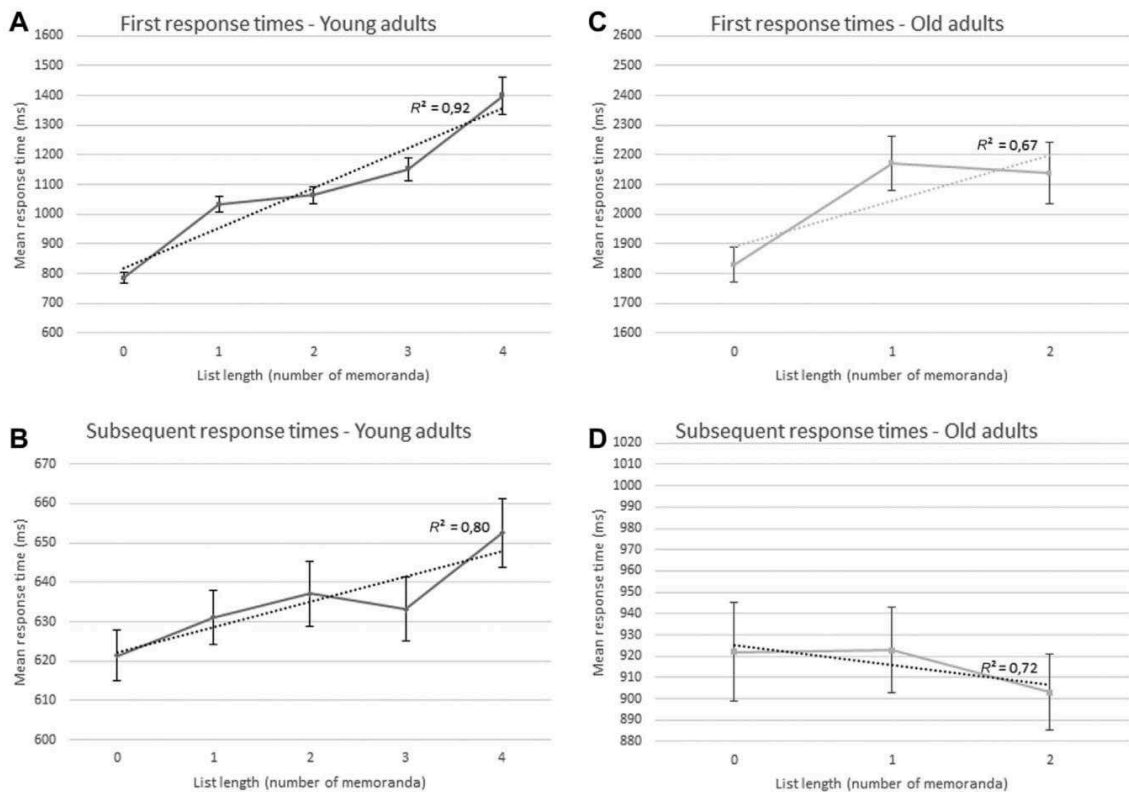


Figure 2. First and subsequent correct response times in the parity judgment task of young and old adults. Mean response times in milliseconds are reported as a function of the list length for the first and subsequent responses (panels A and B for young adults and panels C and D for old adults). Dotted lines represent linear trends. Error bars represent standard errors.

times depending on list length, see Table 1 and Figure 2. On first response times, a significant effect of list length was observed ($F(2,44) = 4.35, P < 0.05, \eta^2 = 0.17$). The associated BF was of 2.7, indicating an anecdotal evidence in favor of the effect of list length. As for young participants, the linear contrast was computed, but did not reach significance ($F(1,22) = 4.22, P = 0.052$). The quadratic effect was significant ($F(1,22) = 4.62, P < 0.05$), accounting for 33% of variance. However, the Helmert contrast comparison—that is, a contrast analysis in which each level of a factor is tested against the average of the remaining ones—confirmed that first response times were longer with memorization than without memorization ($t(44) = -2.94, P < 0.01$ for zero

versus one and two memoranda), whereas they did not significantly differ between one and two memoranda ($P = 0.79$). Bayesian t -tests comparing data like Helmert contrasts were also computed. A BF of 5 was observed for the contrast between first response times with no memoranda and the mean response times of one and two memoranda, constituting positive evidence in favor of an effect of the list length. The comparison between list length of 1 and 2 memoranda led to a BF of 6 in favor of null hypothesis, giving positive evidence in favor of no effect of list length between these two conditions.

For subsequent response times, the variance analysis did not reach significance ($F < 1$) suggesting no difference of subsequent response times as a function of list length (from 0 to 2). This absence of difference was confirmed by the BF factor of 5 in favor of the null hypothesis, giving positive evidence in favor of no effect. The absence of list length effect in old adults could be due to the failure to detect the small 6 ms difference observed for young adults

information. Only very few trials per old participants were included for list length 3 (in average, less than 2) resulting in less reliability. These analyses were thus not reported in the present article.

for their slower response times. If so, one might argue that this effect would not be observed in the slower young adults. The slope of increase of subsequent response times depending on the list length was thus examined wondering whether the slope of the slower young adults differed from the slope of the faster young adults.

Using a median split based on the median of averaged subsequent response times, young adults were divided into two subgroups regarding their response speed—the faster ($M = 586$ ms; $SD = 41$) and the slower ($M = 689$ ms; $SD = 61$) young adults (note that for old adults, $M = 1183$ ms; $SD = 308$). For each participant, the slope of the function relating the subsequent response times and the list length was calculated. A t -test was performed to compare the slopes of subsequent response times between the faster and the slower young adults, and revealed that the slope of slower participants ($M = 10$ ms, $SD = 11.34$) was significantly greater than the slope of faster participants ($M = 1$ ms, $SD = 3.26$; $t(18) = 2.58$, $P = 0.019$). A BF of 3 was associated with the contrast between faster and slower young adults, suggesting positive evidence in favor of an effect of response speed. In young adults, the slope of increase of subsequent response times depending on the list length was greater for the slower participants than for the faster participants. This result suggests that the missing list length effect in old adults might not be due to their slower response times.

Supplementary analyses were conducted to investigate with more details the interindividual variability observed among both age groups regarding the subsequent response times. Performing a median split based on mean memory performance across the entire experiment, each age group was divided into two subgroups: the good memory performers ($M = 87\%$, $SD = 4\%$ for young adults; $M = 50\%$, $SD = 9\%$ for old adults) and the bad memory performers ($M = 66\%$, $SD = 8\%$ for young adults; $M = 35\%$, $SD = 3\%$ for old adults). Participants whose scores were on the median were excluded from the analyses ($N = 1$ for both young and old). Independent unilateral t -tests were computed on mean slopes of subsequent response times with the prior hypothesis that good memory performers should show evidence of refreshing, whereas bad memory performers should not. For young adults, the difference between the slope for good memory

performers (4 ms, $SD = 11$) was not significantly different from the slope of bad memory performers (6 ms; $SD = 8$), ($t(18) = -0.47$, $P = 0.678$). The associated BF was 3 in favor of the null hypothesis, thus suggesting anecdotal evidence in favor of no effect of the profile. For old adults, the slope of good memory performers ($M = 10$ ms, $SD = 29$) was significantly higher than the slope of bad memory performers ($M = -23$ ms, $SD = 52$; $t(20) = 1.85$, $P = 0.040$) as expected. The BF associated with this effect was 2.3, suggesting anecdotal evidence in favor of the effect. To see whether the slopes observed in “good” and “bad” old participants significantly differ from zero, one sample t -tests were performed on mean slopes of subsequent response times of old adults that were good memory performers and bad memory performers, respectively. Neither of the t -tests were significant ($t(10) = 1.17$, $P = 0.271$ for good memory performers, BF = 2 in favor of null hypothesis; $t(10) = -1.46$, $P = 0.174$ for “bad” old participants, BF = 1.4 in favor of null hypothesis), while slopes of the young adults significantly differ from zero ($t(20) = 2.61$, $P = 0.017$, BF = 3 in favor of the effect). For subsequent response times of young adults, no difference of slopes of increase depending on their memory performance was observed. For old adults, the slopes of bad memory performers were lower than the slopes of the good memory performers, suggesting individual differences in the effect of memory load on subsequent response time. However, none of the subgroups showed a significant slope effect, suggesting the absence of linear increase of response times with memory load.

Cross-age analyses were also performed to provide a direct comparison between young and old adults. Indeed, one could argue that the linear effect of list length might have been more difficult to observe in the old adults than the young adults because fewer list lengths were included in the analyses (i.e., list length up to 2 versus list length up to 4). Recall accuracy of old adults for list lengths 3 and 4 was not high enough to allow us to extend the analyses further than list length 2, thus response times of both age groups were compared across list lengths 0–2. ANOVAs were performed on both first and subsequent response times, respectively, with list length as within-participant factor (0, 1, 2) and age (young versus old) as between-participants factor. For first response times, main effects of list length and age were both significant ($F(2,84) = 11.01$, $P < 0.001$

and $F(1,42) = 41.75$, $P < 0.001$, respectively). The interaction between list length and age was not significant ($F < 1$). For subsequent response times, the main effect of age was significant ($F(1,42) = 44.16$, $P < 0.001$), but neither the main effect of list length nor the interaction between list length and age was ($F < 1$ and $F(2,84) = 1.30$, $P = 0.278$, respectively). These analyses highlighted that first and subsequent response times of old adults were slower than the response times of old adults.

In sum, first and subsequent response times increased with increasing list length for young adults. For old adults, first response times were longer with memorization than without memorization, but list length did not influence subsequent response times. This absence of list length effect was not due to the difficulty to detect a small slope effect in slower response times as the effect was observed in the slower young adults. Cross-age comparison suggested that old adults differ from young adults by general slowing-down of processing for list lengths up to two memoranda. Supplementary analyses highlighted that (1) slopes of subsequent response times of old adults depended on their memory performance and (2) the mean slope of the old good memory performers is close to the one observed in young adults (10 ms in old adults and 6 ms in young adults).

Discussion

The present study aimed to compare the temporal dynamic of refreshing in old and young adults. The experiment consisted of a Brown-Peterson-like paradigm with the presentation of to-be-memorized spatial locations followed by a self-paced parity judgment task before serial recall. Memory load was manipulated by increasing the number of the to-be-memorized locations from zero to five, and correct response times to digits were measured for the parity judgments. As indirect evidence from computational studies suggested that refreshing an item requires more time for old than young adults,^{4,5,8} we hypothesized that the increase of processing times with increasing list length would have been stronger for old adults than for young adults.

For young adults, we replicated the effect of memory load on both first and subsequent processing times.⁶ The postponement of first processing times

as a function of the number of memoranda might reflect consolidation of memory traces.⁶ Consolidation in WM can be described as attention focusing on an item occurring right after its encoding.²⁷ This process is assumed to help memory traces to resist time-based forgetting.^{28,29} Our present study thus provided evidence for occurrence of consolidation in young adults, even if slopes of increase in first response times observed in the present study differed from the one reported in Ref. 6, that is, 131 and 294 ms, respectively. Despite this difference, Bayesian analyses confirmed the effect of list length, thus confirming the linear increase of first response times with increasing memory load and supporting the occurrence of consolidation in young adults. Moreover, it is worth noting that the time course of consolidation is not clearly established in the literature. While the consolidation process has been assumed to be very rapid, lasting about 50 ms per item,²⁰ consolidation times across experiments of Ref. 6 were more about 250 ms per item. Further studies are needed to delineate the precise time course of this specific process.

Concerning the refreshing of items, the postponement of subsequent processing times with increased memory load was also replicated. Slopes of increase were, however, also less steep than the slopes observed in Ref. 6, that is, 6 and 55 ms, respectively—but the effect of list length was strong enough to confirm the occurrence of refreshing in young adults. Although some studies also suggested a refreshing taking about 40 ms using different paradigms,^{17,19} at least one other study, using the same paradigm, observed slope values inferior to 40 ms (e.g., 12 ms in Ref. 30). The 40 ms-slope estimates rely on the assumption that refreshing operates in a cumulative manner. This potential cumulative functioning is, however, a matter of debate and recent evidence questioned this assumption. Computational modeling studies of refreshing suggest that the items are not refreshed one by one in a focus of attention limited to one item, but rather in an adaptive focus of attention able to grasp up to four items at a time.^{31–33} In that case, an increase in the number of items placed into the focus of attention from three to four items does not necessarily imply a large increase in the amount of time required for refreshing, even though one might still observe a slightly longer time necessary to refresh the entire set of items.

For old adults, an effect of list length was observed for first response times, notably with longer response times when participants had to memorize items than for no-memorization trials (i.e., zero memoranda). This might suggest the consolidation of items, but the difference of response times between list length of one item and two items did not reach significance, highlighting that response times yet did not get longer when memory load increased. The observed increase in response times thus seems to rather reflect the compelled switching from encoding to processing that distinguishes trials with memorization from trials without memorization. Trials without memorization did not require switching as participants were informed that no memoranda will be presented and the fixation cross announced the beginning of the parity judgment task allowing participants to prepare themselves to respond to the digits. Switching is known to have a temporal cost^{34,35} as it requires disengaging from a former task and actively engaging in a subsequent relevant task.³⁶ This temporal cost is estimated at about 200 ms for young adults,³⁷ but estimated higher (about 300 ms, see Ref. 38) for old adults as switching is described as slower in aging.³⁹ In our present study, the observed increase in first processing times for old adults of about 324 ms in memorization trials compared to no memorization trials is consistent with the temporal cost of switching estimated for old adults,³⁸ and are thus likely to reflect the switching between encoding and processing activities. Conversely to old adults, memory load influenced first response times of young adults. Computing this temporal cost for young adults would thus not make sense as first response times depended on list length, whereas switching cost is not affected by the number of to-be-memorized items.³⁴

For old participants' subsequent processing times, the data contrasted with the young participants. As suggested by the cross-age analysis, subsequent response times of old adults are slower than that of young adults. Moreover, the main analyses did not reveal any difference between list length conditions in subsequent response times for old adults. One might wonder whether the absence of list length effect in old adults was due to an issue in experimental manipulation. Analyses in old adults relied on fewer trials than for the young ones (see Supplementary Material, online only), sensitivity to detect

effects might thus be lower for old adults than young adults. However, and especially for the subsequent response times, we assume that there are enough data in each group to be confident in our results because about 10 data points per trial were recorded (about the same amount as in Ref. 6). Despite being lower than for young adults, this number of analyzed response times is not so low regarding other studies using the same experimental paradigm (e.g., between 3 and 15 observations were included for each participant and for each memory load condition to compute the mean viewing time depending on memory load reported in Ref. 18). Thus, even if the sensitivity to detect effects might be lower in old versus young adults, this potential lack of sensitivity is unlikely to be damaging, particularly for the analyses of subsequent response times. The missing list length effect in old adults could also be due to the failure to detect a 6 ms difference among the slow response times. As the slopes of the slower young adults were larger than the slopes of the faster ones, the difficulty to detect a small effect in slower response times is unlikely to explain the absence of slope effect in the old adults.

The absence of difference in subsequence response times between the different list length conditions suggests a deficit in the initiation of refreshing in the old adults. Based on the observation of a greater slope for the good memory performers than for the bad ones, the slope effect of old adults seemed to be related to their memory performance. Interestingly, the slope effect of the old good memory performers is descriptively close to the one of the young adults (10 ms for the good old adults and 6 ms for the young old adults), suggesting that old adults who have quite good memory capacities are able to refresh in the same way as do young adults. As memory performance of the old good memory performers is still lower than memory performance of the young adults, one might argue that even if some old adults are still able to initiate refreshing, they are not able to have the same memory level as young adults. Previous research suggests that aging spares automatic memory processes, such as recognition based on familiarity, but impairs consciously controlled memory processes, such as recollection in memory.^{15,16} As refreshing is a controlled self-initiated mechanism that can be divided into two cognitive processes, initiation and refreshing per se,^{7,31,40} one might argue that

some old adults are unable to initiate the refreshing of items. This might be the reason why previous studies that provided cues to refresh have failed to observe a deficit of refreshing in aging.^{11,12} Giving indications about the moment when refreshing must take place might constitute sufficient guidance for old adults to initiate refreshing. In Loaiza and McCabe operation span task, no external cues were given. The number of refreshing opportunities was manipulated by varying the number of to-be-solved operations presented in alternation with to-be-remembered words, providing time intervals for refreshing.¹¹ These two previous studies only investigated memory performance to access the efficiency of the refreshing and did not provide time measurements of refreshing.^{11,12} In the present study, no indication was given about when to refresh, and, under these circumstances, old adults might have not been able to initiate this process.

The hypothesis of a deficit in the initiation of refreshing is consistent with electrophysiological evidence for a two-phase model of refreshing comprising the initiation and the refreshing *per se*.⁴⁰ While the refreshing component relies on perceptual posterior cortical areas, the initiating component relies on frontal lobes, which are known to be impaired even in healthy aging.⁴¹ In agreement with previously reported deficits in consciously controlled processes in aging and with the role of frontal lobes in cognitive control,^{15,16,42} old adults do not seem to initiate refreshing. As old adults are supposed to have fewer attentional resources available than do young adults,^{43,44} one might assume that old adults prefer to save attentional resources for the execution of the processing task and encoding instead of using them for maintenance. Because refreshing *per se* did not take place—due to either a deficit in its initiation or some strategy to save attentional resources, its time course could not be measured. Consequently, the present study did not provide evidence of slowed-down refreshing in aging and yet this hypothesis cannot be ruled out. Further studies thus need to investigate the precise conditions under which refreshing is facilitated or conversely impeded in aging. Combining the methods used in different paradigms separately—explicit instructions and time measurement of refreshing—will allow for stronger evidence to disentangle how refreshing in WM is impaired in aging.

Other hypotheses can be considered to explain the absence of differences in subsequent response times between the list lengths conditions in older adults but our present dataset and experimental design allowed to rule them out. The absence of a list length effect can be interpreted as reflecting an age-related difference in the ability to chunk distinct locations in one single representation. This argument might have also been put against the interpretation of Vergauwe *et al.*,⁶ which proposed that the 40 ms slope effect reflected refreshing. If the measured process is the refreshing of one larger visual representation made from the chunking of the separate locations, then one might expect to observe an increase in subsequent response times in the memorization condition (list lengths 1–4) in contrast to no memorization condition (list length 0), but no difference would be expected among the different memorization conditions, that is, no linear increase with list length. This result would reflect the refreshing of one (big) item. However, this pattern was not observed in either of the age groups. In young adults, we observed a significant increase of subsequent response times with increasing memory load, that is, an increase in subsequent response times between the memorization and the no-memorization conditions, but also among the different memorization conditions. In old adults, no effect of list length was observed in subsequent response times and no difference among the memorization conditions (i.e., between list lengths 1 and 2) might be an argument in favor of the chunking hypothesis. However, no increase of subsequent response times was observed for the memorization conditions compared with the no-memorization condition, thus ruling out the chunking hypothesis as a maintenance strategy of old adults. In addition, one might argue that even if there is a chunking process resulting in the maintenance of one visual representation of all the presented locations, order information still needs to be maintained to accurately perform the task. As refreshing can be used to maintain order information,⁴⁵ we might hypothesize that the increase of subsequent response times with increasing list length should still be observed in that situation.

An age-related difference in the strategy used to maintain information, such as maintenance based on long-term memory, can also be proposed to account for the results. Indeed, old adults seem

to rely more on long-term memory to perform a WM task than young adults do.⁴⁶ In the study by Loaiza *et al.*,⁴⁶ this memory advantage was, however, observed for old adults compared with young adults with items belonging to their prior knowledge, and there was no age-related difference in recall performance if the memoranda were unknown. In our present study, the spatial locations used as memoranda cannot be considered as prior knowledge. Young and old adults should thus not differ regarding the reliance on semantic long-term memory to maintain this kind of information in WM. In addition, episodic long-term memory had been highlighted to be implicated in the retrieval from WM when the focus of attention is disrupted by a highly demanding concurrent task.⁴⁷ In the present study, old adults did not seem to be able to use refreshing and might thus have relied, during encoding and recall, on episodic long-term memory to perform the memory task. Although this hypothesis would need further investigation, it might explain how old adults were able to perform the WM task, at least until list length 2, and despite an impairment of the initiation of refreshing.

To conclude, the present study was a first attempt to measure the rate of refreshing in aging. The results instead tend to show that some old adults do not necessarily rely on refreshing, probably because of a deficit in the initiation of this attentional mechanism. This supports the hypothesis of impaired refreshing with aging. These results are informative regarding the potential WM-related differences in young and old adults and may encourage future studies to pursue the investigation of the causes of WM decline in aging.

Acknowledgments

This work was supported by a grant from la Région Rhône-Alpes. It was conducted within the framework of the LabEx CeLyA (“Centre Lyonnais d’Acoustique”, ANR-10-LABX-0060) and the LabEx Cortex (“Construction, Function and Cognitive Function and Rehabilitation of the Cortex”, ANR-11-LABX-0042) of Université de Lyon, within the program “Investissements d’avenir” (ANR-11-IDEX-0007) operated by the French National Research Agency (ANR). L.F., G.P., B.T., and S.P. participated in drafting the manuscript and revising its intellectual content. Conception and design were managed by L.F., G.P., N.M., B.T., and S.P. Data

were acquired by L.F. and N.M., and L.F., G.P., N.M., and S.P. accept responsibility for the integrity of the data analyzed.

Supporting Information

Additional supporting information may be found in the online version of this article.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

References

1. Bopp, K.L. & P. Verhaeghen. 2005. Aging and verbal memory span: a meta-analysis. *J. Gerontol. B Psychol. Sci. Soc. Sci.* **60**: 223–233.
2. Logie, R.H. & R.G. Morris, Eds. 2014. *Working Memory and Ageing*. Psychology Press.
3. Luo, L. & F.I. Craik. 2008. Aging and memory: a cognitive approach. *Can. J. Psychiatry* **53**: 346–353.
4. Hoareau, V., B. Lemaire, S. Portrat & G. Plancher. 2016. Reconciling two computational models of working memory in aging. *Top. Cogn. Sci.* **8**: 264–278.
5. Plancher, G., H. Boyer, B. Lemaire & S. Portrat. 2017. Under which conditions can older participants maintain information in working memory? *Exp. Aging Res.* **43**: 409–429.
6. Vergauwe, E., V. Camos & P. Barrouillet. 2014. The impact of storage on processing: how is information maintained in working memory? *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **40**: 1072–1095.
7. Johnson, M.K. 1992. MEM: mechanisms of recollection. *J. Cogn. Neurosci.* **4**: 268–280.
8. Johnson, M.K., J.A. Reeder, C.L. Raye & K.J. Mitchell. 2002. Second thoughts versus second looks: an age-related deficit in reflectively refreshing just-activated information. *Psychol. Sci.* **13**: 64–67.
9. Johnson, M.K., K.J. Mitchell, C.L. Raye & E.J. Greene. 2004. An age-related deficit in prefrontal cortical function associated with refreshing information. *Psychol. Sci.* **15**: 127–132.
10. Johnson, M.K., C.L. Raye, K.J. Mitchell, *et al.* 2005. Using fMRI to investigate a component process of reflection: prefrontal correlates of refreshing a just-activated representation. *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* **5**: 339–361.
11. Loaiza, V.M. & D.P. McCabe. 2013. The influence of aging on attentional refreshing and articulatory rehearsal during working memory on later episodic memory performance. *Neuropsychol. Dev. Cogn. B Aging Neuropsychol. Cogn.* **20**: 471–493.
12. Souza, A.S. 2016. No age deficits in the ability to use attention to improve visual working memory. *Psychol. Aging* **31**: 456–470.
13. Souza, A.S., L. Rerko & K. Oberauer. 2016. Getting more from visual working memory: retro-cues enhance retrieval and protect from visual interference. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* **42**: 890–910.
14. Williams, M., S.W. Hong, M.-S. Kang, *et al.* 2013. The benefit of forgetting. *Psychon. Bull. Rev.* **20**: 348–355.

15. Jacoby, L.L. 1991. A process dissociation framework: separating automatic from intentional uses of memory. *J. Mem. Lang.* **30**: 513–541.
16. Jennings, J.M. & L.L. Jacoby. 1993. Automatic versus intentional uses of memory: aging, attention, and control. *Psychol. Aging* **8**: 283–293.
17. Vergauwe, E. & N. Cowan. 2014. A common short-term memory retrieval rate may describe many cognitive procedures. *Front. Hum. Neurosci.* **8**: 126.
18. Engle, R.W., J. Cantor & J.J. Carullo. 1992. Individual differences in working memory and comprehension: a test of four hypotheses. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **18**: 972–992.
19. Jarrold, C., H. Tam, A.D. Baddeley & C.E. Harvey. 2011. How does processing affect storage in working memory tasks? Evidence for both domain-general and domain-specific effects. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **37**: 688–705.
20. Fuller, R.L., S.J. Luck, R.P. McMahan & J.M. Gold. 2005. Working memory consolidation is abnormally slow in schizophrenia. *J. Abnorm. Psychol.* **114**: 279–290.
21. Vogel, E.K., G.F. Woodman & S.J. Luck. 2006. The time course of consolidation in visual working memory. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* **32**: 1436–1451.
22. Mathôt, S., D. Schreij & J. Theeuwes. 2012. OpenSesame: an open-source, graphical experiment builder for the social sciences. *Behav. Res. Methods* **44**: 314–324.
23. Friedman, N.P. & A. Miyake. 2004. The relations among inhibition and interference control functions: a latent-variable analysis. *J. Exp. Psychol. Gen.* **133**: 101–135.
24. JASP Team. 2017. JASP (Version 0.8. 1.2) [Computer software].
25. Morey, R.D. & J.N. Rouder. 2011. Bayes factor approaches for testing interval null hypotheses. *Psychol. Methods* **16**: 406–419.
26. Lee, M.D. & E.-J. Wagenmakers. 2014. *Bayesian Cognitive Modeling: A Practical Course*. Cambridge University Press.
27. Cowan, N. 1988. Evolving conceptions of memory storage, selective attention, and their mutual constraints within the human information-processing system. *Psychol. Bull.* **104**: 163–191.
28. Jolicoeur, P. & R. Dell’Acqua. 1998. The demonstration of short-term consolidation. *Cogn. Psychol.* **36**: 138–202.
29. Ricker, T.J. & N. Cowan. 2013. Differences between presentation methods in working memory procedures: a matter of working memory consolidation. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **40**: 417–428.
30. Thalmann, M., K. Oberauer & A.S. Souza. 2016. The Free Lunch is cancelled: revisiting the attentional costs of rehearsal. In *8th European Working Memory Symposium*, Liege, Belgium.
31. Lemaire, B., A. Pageot, G. Plancher & S. Portrat. 2017. What is the time course of working memory attentional refreshing? *Psychon. Bull. Rev.* <https://doi.org/10.3758/s13423-017-1282-z>.
32. Portrat, S. & B. Lemaire. 2015. Is attentional refreshing in working memory sequential? A computational modeling approach. *Cogn. Comput.* **7**: 333–345.
33. Cowan, N., E.M. Elliott, J. Scott Saults, *et al.* 2005. On the capacity of attention: its estimation and its role in working memory and cognitive aptitudes. *Cogn. Psychol.* **51**: 42–100.
34. Liefvooghe, B., P. Barrouillet, A. Vandierendonck & V. Camos. 2008. Working memory costs of task switching. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **34**: 478–494.
35. Rogers, R.D. & S. Monsell. 1995. Costs of a predictable switch between simple cognitive tasks. *J. Exp. Psychol. Gen.* **124**: 207–231.
36. Miyake, A., N.P. Friedman, M.J. Emerson, *et al.* 2000. The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex ‘frontal lobe’ tasks: a latent variable analysis. *Cogn. Psychol.* **41**: 49–100.
37. Monsell, S. 2003. Task switching. *Trends Cogn. Sci.* **7**: 134–140.
38. Gold, B.T., D.K. Powell, L. Xuan, *et al.* 2010. Age-related slowing of task switching is associated with decreased integrity of frontoparietal white matter. *Neurobiol. Aging* **31**: 512–522.
39. Verhaeghen, P. & J. Cerella. 2002. Aging, executive control, and attention: a review of meta-analyses. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **26**: 849–857.
40. Johnson, M.R., G. McCarthy, K.A. Muller, *et al.* 2015. Electrophysiological correlates of refreshing: event-related potentials associated with directing reflective attention to face, scene, or word representations. *J. Cogn. Neurosci.* **27**: 1823–1839.
41. Moscovitch, M. & G. Winocur. 1995. Frontal lobes, memory, and aging. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **769**: 119–150.
42. Miyake, A. *et al.* 2000. The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex ‘frontal lobe’ tasks: a latent variable analysis. *Cogn. Psychol.* **41**: 49–100.
43. Naveh-Benjamin, M. 2000. Adult age differences in memory performance: tests of an associative deficit hypothesis. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **26**: 1170–1187.
44. Rabinowitz, J.C., F.I.M. Craik & B.P. Ackerman. 1982. A processing resource account of age differences in recall. *Can. J. Psychol.* **36**: 325–344.
45. Camos, V., P. Lagner & V.M. Loaiza. 2017. Maintenance of item and order information in verbal working memory. *Memory* **25**: 953–968.
46. Loaiza, V.M., M.G. Rhodes & J. Anglin. 2015. The influence of age-related differences in prior knowledge and attentional refreshing opportunities on episodic memory. *J. Gerontol. B Psychol. Sci. Soc. Sci.* **70**: 729–736.
47. Rose, N.S., B.R. Buchsbaum & F.I. Craik. 2014. Short-term retention of a single word relies on retrieval from long-term memory when both rehearsal and refreshing are disrupted. *Mem. Cognit.* **42**: 689–700.

Discussion intermédiaire

L'Étude 1 s'est intéressée au déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement. Sur la base de précédentes études (Hoareau *et al.*, 2016 ; Jarjat *et al.*, 2018 ; Johnson *et al.*, 2002 ; Plancher *et al.*, 2017), nous avons fait l'hypothèse d'un ralentissement du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés. Pour tester cette hypothèse, nous avons utilisé un paradigme expérimental, de type Brown-Peterson (Brown, 1958 ; Peterson & Peterson, 1959), qui a déjà permis de mesurer le temps nécessaire au rafraîchissement attentionnel chez des adultes jeunes (Vergauwe *et al.*, 2014). Les participants devaient mémoriser la position de carrés présentés séquentiellement à l'écran. Le nombre d'informations à mémoriser variait d'un essai à l'autre (entre une et cinq), permettant de manipuler la charge mnésique de la tâche. Après la présentation des informations à mémoriser, les participants effectuaient une tâche de jugement de parité durant 12 secondes puis procédaient au rappel sériel de la position de carrés. Dans une condition contrôle, aucune information à mémoriser n'était présentée. Les temps de réponse à la tâche de jugement de parité étaient mesurés et distingués entre les temps de réponse au premier item (i.e., celui suivant immédiatement la présentation des memoranda) et les items suivants, reflétant respectivement la consolidation et le rafraîchissement des traces mnésiques (Vergauwe *et al.*, 2014).

Chez les adultes jeunes, les temps de réponse au premier item et aux items suivants étaient plus lents à mesure que le nombre d'informations à mémoriser augmentait, répliquant (partiellement¹) les précédents résultats chez les adultes jeunes (Vergauwe *et al.*, 2014). Un pattern de résultat différent a émergé chez les adultes âgés. Premièrement, les temps de réponse au premier item étaient plus lents dans les conditions expérimentales impliquant la mémorisation en comparaison à la condition contrôle (sans mémorisation) mais ne différaient pas en fonction du nombre d'items à mémoriser. Ce pattern de résultats refléterait plutôt le temps nécessaire au changement de tâche que le temps utilisé pour la consolidation des

¹ Bien que le ralentissement des temps de réponses avec l'augmentation du nombre de memoranda observé chez les adultes jeunes aille dans le même sens que les résultats reportés par Vergauwe et collaborateurs (2014), il semble important de relever que la pente d'augmentation, et donc l'estimation du temps nécessaire au rafraîchissement, chez les adultes jeunes diffère entre les deux études.

traces mnésiques. Deuxièmement, les temps de réponse aux items suivants n'étaient pas affectés par le nombre d'informations à mémoriser. L'ajout d'un item supplémentaire à mémoriser ne résultait pas en une augmentation des temps de réponse, suggérant que les adultes âgés n'ont pas rafraîchis les items.

Cette étude est la première à tenter de mesurer la vitesse du rafraîchissement attentionnel en mémoire de travail chez les adultes âgés. Les résultats mettent plutôt en évidence que les adultes âgés ne se reposent spontanément pas sur le rafraîchissement attentionnel pour le maintien en mémoire de travail. Bien que n'apportant pas d'éléments en faveur du ralentissement du rafraîchissement attentionnel (Hoareau *et al.*, 2016 ; Johnson *et al.*, 2002 ; Plancher *et al.*, 2017), cette étude conforte l'hypothèse d'une altération du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement (e.g., Jarjat *et al.*, 2018 ; Loaiza *et al.*, 2015) en suggérant un déficit de l'initiation du rafraîchissement attentionnel.

Pour identifier un moyen d'améliorer le rafraîchissement attentionnel, nous nous sommes tournés vers les travaux issus de la cognition musicale, et plus particulièrement vers la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999). D'après cette théorie, la présence d'une structure temporelle régulière permet une allocation des ressources attentionnelles plus efficace. Le mécanisme de rafraîchissement attentionnel reposant sur l'attention, la présence de régularités temporelles devrait guider le rafraîchissement attentionnel et bénéficier au maintien en mémoire de travail. Pour tester cette hypothèse, nous avons étudié le bénéfice potentiel d'un rythme auditif régulier sur le maintien en mémoire de travail, et plus particulièrement sur le rafraîchissement attentionnel, chez des adultes jeunes puis chez des adultes âgés. Ces études sont présentées dans la Partie III.

PARTIE III.

LE RAFRAÎCHISSEMENT ATTENTIONNEL PLUS EFFICACE EN PRÉSENCE DE RÉGULARITÉS TEMPORELLES

ÉTUDE 2

Boosting maintenance in working memory with temporal regularities

Plancher, Lévêque, Fanuel, Piquandet, & Tillmann (2018)

Article publié dans *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*

Article retranscrit en version publiée

Note : Cet article constitue le point de départ du projet de thèse. Mon rôle dans cette étude a consisté à compléter le recueil de données, les analyser et participer à l'écriture du manuscrit.

Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition

Boosting Maintenance in Working Memory With Temporal Regularities

Gaën Plancher, Yohana Lévêque, Lison Fanuel, Gaëlle Piquandet, and Barbara Tillmann
Online First Publication, November 2, 2017. <http://dx.doi.org/10.1037/xlm0000481>

CITATION

Plancher, G., Lévêque, Y., Fanuel, L., Piquandet, G., & Tillmann, B. (2017, November 2). Boosting Maintenance in Working Memory With Temporal Regularities. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. Advance online publication. <http://dx.doi.org/10.1037/xlm0000481>

RESEARCH REPORT

Boosting Maintenance in Working Memory With Temporal Regularities

Gaëlen Plancher
Lumière University Lyon 2

Yohana Lévêque
Lyon Neuroscience Research Center, Lyon, France, and Claude
Bernard University Lyon 1

Lison Fanuel
Lumière University Lyon 2; Lyon Neuroscience Research
Center, Lyon, France; and Claude Bernard University Lyon 1

Gaëlle Piquandet
Lumière University Lyon 2; Lyon Neuroscience Research
Center, Lyon, France; and Claude Bernard University Lyon 1

Barbara Tillmann
Lyon Neuroscience Research Center, Lyon, France, and Claude Bernard University Lyon 1

Music cognition research has provided evidence for the benefit of temporally regular structures guiding attention over time. The present study investigated whether maintenance in working memory can benefit from an isochronous rhythm. Participants were asked to remember series of 6 letters for serial recall. In the rhythm condition of Experiment 1A, a wood block sound was presented 6 times with a regular stimulus-onset-asynchrony during the delay between encoding and recall. In the silent condition, no sound was presented. The presence of the regular rhythm resulted in improved memory performance (Experiment 1A), an effect also observed under articulatory suppression (Experiment 2), suggesting that temporal regularities can enhance maintenance in working memory including attentional refreshing. Experiment 1B confirmed this interpretation by showing that the presentation of a nonisochronous rhythm did not result in improved memory performance in comparison to a silent condition. The findings are discussed in relation to current working memory models and the theoretical framework of dynamic attending.

Keywords: working memory, rhythm, temporal expectations, temporal attention, attentional refreshing

Everyday-life activities require maintaining information active in working memory (WM) to avoid forgetting (e.g., repeating a phone number until dialing). While repeating the information, we may intuitively feel that this rehearsal involves some temporal regularity, such as a rhythmic pattern. Over the last decades, an increasing number of studies has provided evidence for the influence of temporal structures and regularities on cognition, but their potential influence on memory during the delay period (i.e., maintenance) has not been investigated yet. Our study examined the potential benefit of a regular rhythm on the maintenance of serial order information in WM.

The role of temporally regular structures for guiding attention over time has been developed in the dynamic attending theory (DAT) (Jones & Boltz, 1989; Large & Jones, 1999). The DAT proposes that attention is not equally and continuously distributed over time, but

develops via attentional cycles. External stimulus regularities can entrain internal oscillators that guide attention over time and induce temporal expectations about future events, thus facilitating sequencing and event processing. Supporting evidence has been provided by numerous studies showing processing benefits of temporally regular structures over irregular structures and for events respecting temporal expectations over events violating these expectations (i.e., events occurring too early or too late; e.g., Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002). Cutanda, Correa, and Sanabria (2015) observed a beneficial effect of regular rhythmic sequences on temporal preparation: participants detected faster an auditory target after a regular rather than an irregular auditory sequence, even while performing a concurrent and costly auditory working memory task. The benefit of temporal regularities has been also shown for speech processing

Gaëlen Plancher, Cognitive Mechanisms Research Laboratory, Lumière University Lyon 2. Yohana Lévêque, Auditory Cognition and Psychoacoustics Team, Lyon Neuroscience Research Center, Lyon, France, and Claude Bernard University Lyon 1. Lison Fanuel, Cognitive Mechanisms Research Laboratory, Lumière University Lyon 2; Auditory Cognition and Psychoacoustics Team, Lyon Neuroscience Research Center, Lyon, France; and Claude Bernard University Lyon 1. Gaëlle Piquandet; Cognitive Mechanisms Research Laboratory, Lumière University Lyon 2; Auditory Cognition and Psychoacoustics Team, Lyon Neuroscience Research Center, Lyon, France; and Claude Bernard University Lyon 1. Barbara Tillmann, Auditory Cognition and Psychoacoustics Team, Lyon Neuro-

science Research Center, Lyon, France; and Claude Bernard University Lyon 1.

This research was supported by the LABEX ANR-11-LABX-0042 of Université de Lyon, within the program "Investissements d'Avenir" (ANR-11-IDEX-0007) operated by the French National Research Agency (ANR) and was conducted in the framework of the LabEx CeLyA ("Centre Lyonnais d'Acoustique," ANR-10-LABX-0060). Funding for this project was also provided by a grant from la Région Rhône-Alpes.

Correspondence concerning this article should be addressed Gaëlen Plancher, Laboratoire d'études des mécanismes cognitifs, Université Lumière Lyon 2, 5 Avenue Pierre Mendès-France, 69676 Bron Cedex, France. E-mail: gaelen.plancher@univ-lyon2.fr

(Quené & Port, 2005; Schmidt-Kassow & Kotz, 2009), learning (Hoch, Tyler, & Tillmann, 2013; Selchenkova et al., 2014; Selchenkova, Jones, & Tillmann, 2014), and, to some extent, for memory. A memory advantage has been shown for regular rhythmic event sequences over irregular ones (e.g., Povel & Essens, 1985; Silverman, 2012) and for texts spoken with a rhythmic pattern over naturally spoken texts (Purnell-Webb & Speelman, 2008; Tillmann & Dowling, 2007).

In these memory studies, temporal regularities have been implemented into the to-be-learned material. However, temporal regularities do not need to be implemented into the material to benefit cognition. The regular temporal structure of a stimulus presented *before* the to-be-processed, task-relevant material can exert an indirect influence on task performance, such as intensity or pitch discrimination (Geiser, Notter, & Gabrieli, 2012; Jones et al., 2002), syllable detection and syntactic processing (Cason & Schön, 2012; Przybylski et al., 2013).

To our knowledge, no study has yet investigated whether temporal regularities presented during the retention interval (i.e., after the presentation of the to-be-memorized stimuli), can boost maintenance of the to-be-recalled items in WM. Studying the influence of regular structures and temporal attention in WM is relevant as recent models have underlined the central role of attention in WM (Cowan, 2005; Barrouillet, Portrat, & Camos, 2011). WM functions of storage and processing compete for attention, which is a limited resource. When attention is necessary for processing activities, memory traces decline (Barrouillet et al., 2011). To prevent memory decay, a mechanism of maintenance (referred to as attentional refreshing) aims to restore the activation level of the decayed memory traces by focusing attention on the to-be memorized items (Cowan, 2005; Raye, Johnson, Mitchell, Greene, & Johnson, 2007; Barrouillet et al., 2011). Importantly, this mechanism has been distinguished from verbal rehearsal. Even though both mechanisms can maintain verbal information in WM, they are considered to be independent, in particular because of some specific effects of each mechanism on recall and of distinct underlying brain networks (Camos, 2015). We hypothesize that if memory benefits from attentional refreshing, a factor like temporal regularity that enables to guide attention, should improve refreshing and boost memory performance.

Our aim was to study whether temporal regularity guiding attention can facilitate maintenance of verbal information in WM. Participants were presented with series of visual letters for subsequent recall. The to-be-remembered letter series were followed by either a sequence of sounds presented with an isochronous rhythm or a silent retention delay.¹ The DAT predicts a benefit of the regular sound sequence on memory performance (Boltz & Jones, 1986): in the presence of the temporal regularities, participants synchronize their attentional cycles on these regularities, and this might increase the benefit of attentional refreshing during maintenance.

Experiment 1A

Method

Participants. Twenty undergraduates (15 females, mean age = 24.55) from Lyon University gave their informed consent to participate in the experiment. They had received no ($N = 14$)

or short musical training ($N = 6$; average = 2.33 years ($\pm SD = 1.03$), range 1 to 3).

Materials

A simple verbal span task was created based on Plancher and Barrouillet (2013). Twenty-four series of 6 different letters had to be remembered (ex: LDKJSZ). Letters included only consonants, but excluded W (a trisyllabic word in French). Each series was created to avoid repetitions, acronyms and alphabetically ordered strings. Each letter was used approximately equally often (7 or 8 times) and appeared approximately equally often in each of the six positions. Two blocks of 12 different series of letters were presented, and each block was assigned to one experimental conditions (rhythm or silent). These assignments were counterbalanced across participants following a Latin square so that each series was studied in each experimental condition across participants. Letters were presented in the center of a white screen in black color using a 36-point Courier New font. For the rhythm condition, a sound played with a woodblock timbre and a duration of 58 ms (including resonance) was used.

Procedure

Trials began with a black asterisk in the center of the screen, displayed for 500 ms, followed by a 100 ms delay and then six letters were successively displayed with a stimulus-onset-asynchrony (SOA) of 1000 ms per item (i.e., letters remained on the screen for 800 ms; see Figure 1). Participants were instructed to read out loud and memorize the letters when they appeared on the screen. After the last letter, the white screen remained for 6000 ms. During this delay, in the rhythm condition, the wood block sound was presented six times with a SOA of 1000 ms. In the silent condition, no sound was presented. After the delay, a question mark appeared on the screen for 3000 ms, and participants had to recall the letters out loud in their order of appearance. When fewer than six letters were recalled, participants were asked to specify the serial position of the recalled letters.

Before the 12 experimental trials of each condition, participants performed two practice trials. The order of the two blocks (rhythm, silence) was counterbalanced across participants.

Data Analyses

For each condition, recall performance was scored by calculating the mean number of letters recalled in the correct position, which were analyzed with a one-way ANOVA with condition (rhythm, silent) as within-subject factor. In addition, we computed Bayes factors (BF), the resulting statistic of a model comparison and considered as a relative measure of statistical evidence (Morey & Rouder, 2011). Following recommendations of Lee and Wagenmakers (2013), BF is considered as anecdotal evidence when inferior to three, as positive evidence when comprised between three and 10, as strong evidence between 10 and 30, as very strong

¹ The task used here is an immediate serial recall task, which can be referred to as a measure of STM. However, as we investigated the maintenance mechanisms described in the framework of working memory models, we referred to it in terms of working memory.

evidence between 30 and 100 and as decisive evidence when superior to 100. To check for potential order effects, we performed a 2x2 ANOVA with condition as within-subject factor and order of conditions (Silent-Rhythm vs. Rhythm-Silent) as between-subjects factor.

Results and Discussion

The main ANOVA revealed that the effect of condition was significant, $F(1, 19) = 49.69, p < .0001; \eta_p^2 = .72$. Verbal recall performance was higher for the rhythm condition (4.96/6) than the silent condition (4.05/6). The BF was 15297 constituting decisive evidence in favor of this effect. The ANOVA including order confirmed the main effect of condition, $p < .0001$, but no effect of order nor interaction were observed, $F < 1$ (Figure 2A).²

Experiment 1a revealed improved memory performance in the presence of a regular rhythm during the delay (in comparison to a silent delay), suggesting that temporal regularities enhance maintenance in WM. To investigate whether the effect of condition was indeed due to the regularity of the rhythm and not due to the presence of a sound sequence, Experiment 1B compared an irregular sound condition to a silent condition. If regularity is key, then the benefit of sound against silence should not be observed with a sound presented in a nonisochronous way. If however, some other mechanisms, such as arousal, were in play, then performance should be better in the presence of an irregular rhythm than in silence.

Experiment 1B

Method

Participants. Twenty other undergraduates (19 females, mean age = 20.85) from Lyon university gave their informed consent to participate. Participants had received no ($N = 13$) or short musical training ($N = 7$; average = 2.57 years ($\pm SD = 1,13$), range 1 to 4).

Materials, Procedure, Data Analyses

Material and procedure were identical to Experiment 1A, except that in the nonisochronous rhythm condition the wood block sound

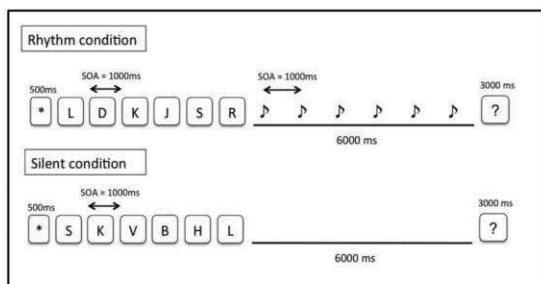


Figure 1. Schematic presentation of the experimental design. Participants were presented with the to-be-remembered letters, each letter being followed by a retention delay containing or not a rhythm. The figure illustrates the two experimental conditions. SOA = Stimulus-Onset-Asynchrony.

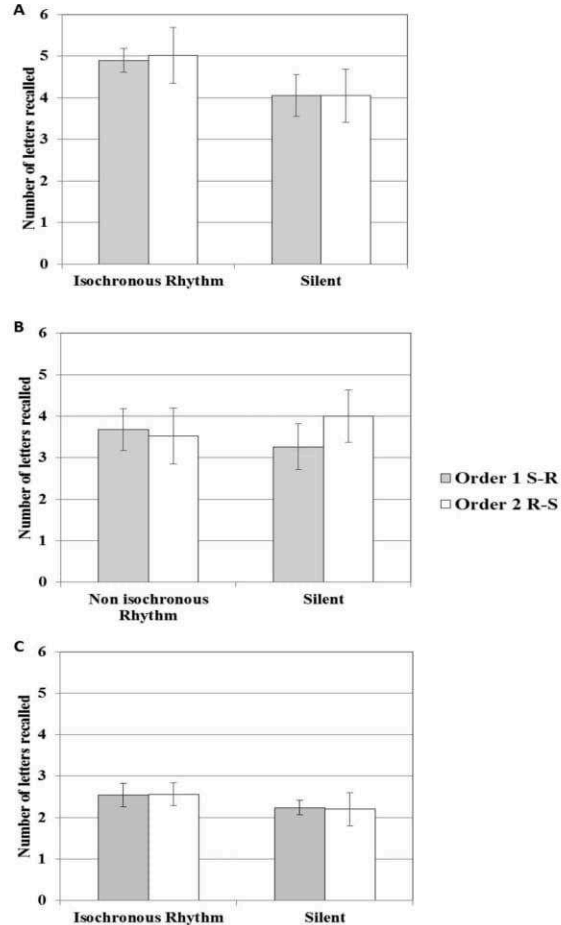


Figure 2. Recall performance (with a maximum of 6 letters) for Experiments 1A (A), 1B (B) and 2 (C) according to the experimental condition (rhythm, silent) and the order of the condition (means and standard errors). S-R = Silent-Rhythm; R-S = Rhythm-Silent.

was presented six times with different SOAs. Twelve different sequences of six sounds were created using random SOAs (see Table 1). The sequences were presented in random order for each participant. Data analyses were as in Experiment 1A except that the condition factor was defined by the levels “non-isochronous rhythm vs. silent”.

² We performed one-way ANOVAs (with condition as within-subject factor) on each potential error type: a significant effect of condition was observed on forgetting (omission of letters), $F(1, 19) = 7.07, p < .05$; Cohen’s $d = 0.34$, intrusion (recall of nonpresented letters), $F(1, 19) = 13.29, p < .01$; $d = 0.94$, and transposition (exchanged letter positions), $F(1, 19) = 19.64, p < .0001$; $d = 1.17$, which showed the strongest decrease in the rhythm condition. Even though transposition errors were also more frequent than forgetting or intrusion errors, this result suggests that temporal regularities are particularly useful for maintaining order information.

Table 1
Detailed Description of the SOAs (in Ms) Separating the Sounds of the 12 Sequences Used in Experiment 1B

Sequence	0-Sound 1	Sounds 1-2	Sounds 2-3	Sounds 3-4	Sounds 4-5	Sounds 5-6	Sound 6-6000	Sum	Standard deviation	Mean
1	324	434	1325	588	1604	1012	713	6000	475.60	857.14
2	60	943	558	1167	1480	1214	578	6000	486.75	857.14
3	89	1159	943	879	667	1611	652	6000	471.80	857.14
4	437	958	947	508	1055	645	1450	6000	354.09	857.14
5	103	492	1557	465	1362	1284	737	6000	547.29	857.14
6	245	370	657	1369	1337	167	1855	6000	660.35	857.14
7	141	496	908	1419	1030	239	1767	6000	605.72	857.14
8	327	337	204	1259	1247	1810	816	6000	605.71	857.14
9	189	334	1560	588	1479	1137	713	6000	543.50	857.14
10	94	606	1525	799	1170	1239	567	6000	486.95	857.14
11	51	1019	751	1487	520	1525	647	6000	530.39	857.14
12	299	263	1737	996	492	1484	729	6000	577.45	857.14

Results and Discussion

The main ANOVA revealed that the effect of condition was not significant, $F < 1$. Verbal recall performance did not differ between nonisochronous rhythm (3.60/6) and silent (3.63/6) conditions. The BF was only of 0.33 in favor of the effect, and of 3 in favor of a null effect, representing moderate evidence in favor of the null hypothesis. The ANOVA including order confirmed the nonsignificant condition effect, and revealed no effect of order, $F < 1$; but an interaction between condition and order, $F(1, 19) = 28.79, p < .001; \eta_p^2 = .62$. This interaction indicates a learning effect, with better performance in the block performed second; that is, Silent > Rhythm in Order 1 ($p < .01$) and Rhythm > Silent in Order 2 ($p < .001$; Figure 2B).

Comparison Between Experiment 1A and Experiment 1B

To investigate whether the isochronous rhythm (Experiment 1A.) led to better performance than a nonisochronous rhythm (Experiment 1B.), we performed a 2x2 ANOVA with condition (rhythm; silent) as within-subject factor and experiment (1; 2) as between-participants factor. The main effects of experiment and rhythm, $F(1, 38) = 8.92, p < .01; \eta_p^2 = .19$ and $F(1, 38) = 22.54, p < .0001; \eta_p^2 = .37$, respectively, as well as their interaction were significant, $F(1, 38) = 26.47, p < .0001; \eta_p^2 = .41$: performance was significantly better for isochronous (4.96/6) than nonisochronous rhythm (3.60/6; $p < .001$), while performance did not differ between the two silent conditions ($p = .22$). This analysis confirmed the hypothesis that memory performance was enhanced by the temporal regularities of the presented sounds and not by the simple presence of sounds. Because temporal regularities are hypothesized to modulate attention, Experiment 2 investigated whether temporal regularities were beneficial for attentional refreshing. To prevent maintenance through verbal rehearsal and allow for measuring the effect on attentional refreshing, participants were required to repeat out loud a syllable sequence during the delay (isochronous rhythm or silence, as in Experiment 1A).

Experiment 2

Method

Participants. Twenty other undergraduates (17 female, mean age = 21.95) from the Lyon University gave informed consent to participate. Participants had received no ($N = 15$) or short musical training ($N = 5$, average = 1.6) for one or two years.

Materials, Procedure, Data Analyses

Materials, procedure (including the implementations of rhythm and silent conditions) and data analyses were identical to Experiment 1A, except that immediately after the last letter, “babebibobu” appeared in blue on the screen for 500 ms, requiring participants to rapidly and continuously articulate out loud these syllables until the question mark.

Results and Discussion

The main ANOVA revealed that the effect of condition was significant, $F(1, 19) = 6.32, p < .05, \eta_p^2 = .25$. Recall performance was better in the rhythm (2.55/6) than the silent condition (2.22/6). The BF was of 3, thus representing moderate evidence in favor of this effect. The ANOVA including order confirmed the significant condition effect, $p < .05$, and revealed that the main effect of order and its interaction with condition were not significant, $F < 1$. These results confirmed that an isochronous rhythm can improve maintenance in WM and showed more specifically its effect on attentional refreshing (Figure 2C).³

Comparison Between Experiment 1A and Experiment 2

An ANOVA with condition (rhythm, silent) as within-subject and experiment (1A, 2) as between-subjects factors was per-

³ We performed one-way ANOVAs (with condition as within-subject factor) on each potential error type, but the effect of condition was not significant. This finding suggested that the effect of temporal regularities on the maintenance of order information was reduced by the articulatory suppression (in comparison to Experiment 1A.).

formed. The main effects of condition and experiment were significant, $F(1, 38) = 45.44, p < .0001, \eta_p^2 = .54$, and $F(1, 38) = 130.24, p < .0001, \eta_p^2 = .77$, respectively. Recall performance was better in the rhythm (3.76/6) than the silent condition (3.14/6) and better in Experiment 1A (4.51/6), when both mechanisms of maintenance were available, than in Experiment 2 (2.39/6) when verbal rehearsal was blocked. Moreover, the interaction was significant, $F(1, 38) = 10.00, p < .01, \eta_p^2 = .21$, revealing that the condition effect, albeit significant in both experiments, was larger in Experiment 1A ($p < .0001$) than in Experiment 2 ($p < .05$). This analysis suggests that both mechanisms of maintenance (rehearsal and attentional refreshing) can benefit from temporal regularities.

Discussion

Building on two research domains (WM and dynamic attending), our study investigated how WM can benefit from temporal regularities guiding attention over time. The aim was to investigate the impact of an isochronous rhythm on maintenance in WM. While previous research has provided evidence for a beneficial effect of temporal structures on various aspects of cognition, we have demonstrated for the first time the benefit of temporal structures on maintenance in WM. In particular, we observed better recall performance of letter series after a delay filled with a repeated, isochronously presented sound compared to a silent delay (Experiment 1A), and this effect was also observed under articulatory suppression (Experiment 2). Importantly, the sole presence of a sound cannot account for this result, as the benefit was not observed with nonisochronous sound sequence (Experiment 1B.). These results are in agreement with the DAT predicting a benefit of temporal regularities on cognitive processing (Jones & Boltz, 1989; Large & Jones, 1999). In the presence of external stimulus regularities, participants synchronize their attentional cycles to these beats, leading to more attentional resources available at certain time points, which then increase the efficiency of maintenance processes during the retention period.

In the research domain of WM, there is growing consensus that the maintenance of information relies on attention (e.g., Barrouillet et al., 2011; Cowan, 2005). Attentional refreshing refers to a process by which the level of activation of memory traces (decaying because of time) is restored by focusing attention on these memory traces (Barrouillet et al., 2011). Even though the nature of this mechanism is still poorly understood, it has been demonstrated that refreshing relies on domain-general attention (e.g., verbal, visual, spatial; Vergauwe, Barrouillet, & Camos, 2010). Beyond attentional refreshing, verbal rehearsal had been previously identified as a mechanism for maintaining verbal information (see Baddeley, 2012; Camos, 2015 for reviews; but see Lewandowsky & Oberauer, 2015 for a debate on verbal rehearsal). Because the effect of the isochronous rhythm was greater in Experiment 1 (where both mechanisms were available) than in Experiment 2 (where verbal rehearsal was blocked), our findings suggest that both maintenance types benefit from temporal regularities. The DAT can account for an increase of efficiency not only of attentional refreshing, but also of verbal rehearsal. First, the initiation of verbal rehearsal has been shown to require attention (e.g., Naveh-Benjamin & Jonides, 1984). Second, during verbal rehearsal, memory items are subvocally rehearsed through processes shared by language production (Baddeley, 2007) and it has been shown

that language production can benefit from temporal regularities (e.g., Cason, Hidalgo, Isoard, Roman, & Schön, 2015).

Combining WM accounts, which give a central role to attention (Barrouillet et al., 2011; Cowan, 2005), with the DAT, suggests that an external regular sound leads participants to time-lock maintenance with the beat, providing more attentional resources when maintenance is done, thus making refreshing more powerful and leading to better memory performance. The refreshing rate for verbal information has been estimated around 43 ms (Vergauwe, Camos, & Barrouillet, 2014). Under the hypothesis that participants refreshed the entire list (6 letters) when the sound was presented, refreshing should take around 258 ms. Interestingly, it has been demonstrated that attention is more efficient, not only when external regularities were presented, but also at subdivisions of these regularities (i.e., 500 or 250 ms; Jones, 2008; Large & Jones, 1999). Overall, this suggests that beyond available time (i.e., free time for refreshing or rehearsing of a memory trace), temporal regularities during that available time assure more efficient maintenance.

At first sight, the current beneficial effect of the isochronous sound sequence on memory contradicts the irrelevant sound effect (ISE), which showed that immediate serial recall is disrupted by an interfering sound, whether speech or music (e.g., Colle & Welsh, 1976; Neath, 2000). However, some studies did not observe the ISE for a single repeated item (e.g., Larsen & Baddeley, 2003; Jones, Madden, & Miles, 1992; Bell, Röer, Dentale, & Buchner, 2012). In addition, irrelevant speech decreased memory performance only when it involved multiple tokens or a single token presented in a syncopated time series, but not when it involved a single token presented isochronously with equal time intervals (Larsen & Baddeley, 2003). In contrast to these findings, we did not observe a performance *decrease* when the same tone was presented with an irregular rhythm (in comparison to silence, Experiment 1B), but we observed a performance *increase* when the same tone was presented in a regular (isochronous) sequence. For our Experiments 1A and 2, the beneficial effect of a regular sound during maintenance period was thus predicted neither by previous ISE results nor by current theories of WM, but is in agreement with the DAT predicting a benefit of temporal regularities on cognitive processing.

In the past decade, numerous computational or mathematical models of serial order in short-term memory (STM) have been proposed to account for memory performance. For example, the oscillator models (Brown, Preece, & Hulme, 2000; Henson & Burgess, 1997; Hartley, Hurlstone, & Hitch, 2016; Burgess & Hitch, 1999) assume that serial order information is encoded using time-based codes. Serial order would be retained via associations between the to-be-memorized items and a context signal that changes progressively during the presentation of a sequence. At recall, successive states of the temporal context signal are re-played, and the learned associations reactivate the items. The model of Hartley et al. (2016) proposes that serial order is encoded by a population of oscillators that are driven in a bottom-up way by the structure of auditory-verbal input and are sensitive to local variations in its temporal structure. This model can explain the recall benefit of a regular sequence over irregular or unpredictably grouped sequences (Ryan, 1969). Applying the oscillator models to our study requires extending the role of the oscillators and of the regularity from the to-be-encoded sequence to the maintenance

period. In Experiment 1A, when an isochronous rhythm was presented during the delay period, the oscillators models could hypothesize that the letters are reactivated/refreshed in parallel to the sounds, according to the similarity between the current state of the timing signal and the state to which each item was associated, that is, one letter or sound approximately every second. The recall performance is thus better with an isochronous rhythm presented during the delay period compared to a silent condition or a non-isochronous condition. However, the results of Experiment 2 are more difficult to accommodate with the oscillator models. According to these models, no performance enhancement would be expected when the background sequence has a temporal rhythm that is different from the to-be-recalled sequence, in particular because the background sequence entrains oscillators other than those used to represent the to-be-recalled sequence. In Experiment 2, participants were required to rapidly and continuously articulate the syllables “babebibobu” during the delay. Uttering this verbal sequence gives a different temporal context (several syllables per second) than the one presented at encoding (one letter per second), it should thus disrupt the reactivation of the temporal context and the letters associated with that context. However, even under articulatory suppression, in Experiment 2 we observed the benefit of the regular sound, thus favoring an explanation in terms of the DAT and attentional refreshing.

In conclusion, we demonstrated the benefit of temporal structures on WM, suggesting an increase of maintenance efficiency due to the presentation of an isochronous rhythm during retention. We expect the present results to generalize not only to stimuli other than tones played with a wood block timbre, but also to different to-be-remembered items, such as words and nonwords and to different modality presentations of the to-be-remembered items, such as an auditory presentation. Future studies should further test whether the observed effect is strong enough to build up on a single trial basis or whether there is a benefit to remain in the same temporal context (e.g., regular vs. irregular) during an experimental block. Our findings also motivate future research investigating, for example, its extension when encoding and maintenance differ in temporal structure (i.e., different SOAs for memoranda and sounds) or implement more complex rhythmic structures, enhancing metric binding. As WM is a cognitive construct connected with several higher-order cognitive functions (e.g., language comprehension, mathematics, reasoning, spatial model construction), it is sometimes considered as the heart of cognition. In a clinical approach, WM is known to be highly vulnerable to aging, disease, trauma or stroke, and developing measures to improve WM function could have a considerable impact on the well-being of these populations. The improvement of WM with temporal regularities strengthens the hypothesis to use music or music-like materials to boost cognitive functions, leading to new perspectives for rehabilitation and brain stimulation (see Bigand & Tillman, 2015 for a review in domains other than WM).

References

- Baddeley, A. D. (2007). *Working memory, thought and action*. Oxford, England: Oxford University Press. <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198528012.001.0001>
- Baddeley, A. (2012). Working memory: Theories, models, and controversies. *Annual Review of Psychology*, *63*, 1–29. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-psych-120710-100422>
- Barrouillet, P., Portrat, S., & Camos, V. (2011). On the law relating processing to storage in working memory. *Psychological Review*, *118*, 175–192. <http://dx.doi.org/10.1037/a0022324>
- Bell, R., Röer, J. P., Dentale, S., & Buchner, A. (2012). Habituation of the irrelevant sound effect: Evidence for an attentional theory of short-term memory disruption. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *38*, 1542–1557. <http://dx.doi.org/10.1037/a0028459>
- Bigand, E., & Tillmann, B. (2015). Introduction to the neurosciences and music V: Cognitive stimulation and rehabilitation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1337*, vii–ix. <http://dx.doi.org/10.1111/nyas.12732>
- Boltz, M., & Jones, M. R. (1986). Does rule recursion make melodies easier to reproduce? If not what Does? *Cognitive Psychology*, *18*, 389–431. [http://dx.doi.org/10.1016/0010-0285\(86\)90005-8](http://dx.doi.org/10.1016/0010-0285(86)90005-8)
- Brown, G. D., Preece, T., & Hulme, C. (2000). Oscillator-based memory for serial order. *Psychological Review*, *107*, 127–181. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-295X.107.1.127>
- Burgess, N., & Hitch, G. J. (1999). Memory for serial order: A network model of the phonological loop and its timing. *Psychological Review*, *106*, 551–581. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-295X.106.3.551>
- Camos, V. (2015). Storing Verbal Information in Working Memory. *Current Directions in Psychological Science*, *24*, 440–445. <http://dx.doi.org/10.1177/0963721415606630>
- Cason, N., Hidalgo, C., Isoard, F., Roman, S., & Schön, D. (2015). Rhythmic priming enhances speech production abilities: Evidence from prelingually deaf children. *Neuropsychology*, *29*, 102–107. <http://dx.doi.org/10.1037/neu0000115>
- Cason, N., & Schön, D. (2012). Rhythmic priming enhances the phonological processing of speech. *Neuropsychologia*, *50*, 2652–2658. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.07.018>
- Colle, H. A., & Welsh, A. (1976). Acoustic masking in primary memory. *Journal of Verbal Learning & Verbal Behavior*, *15*, 17–31. [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-5371\(76\)90003-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-5371(76)90003-7)
- Cowan, N. (2005). *Working memory capacity*. Hove, East Sussex, England: Psychology Press. <http://dx.doi.org/10.4324/9780203342398>
- Cutanda, D., Correa, Á., & Sanabria, D. (2015). Auditory temporal preparation induced by rhythmic cues during concurrent auditory working memory tasks. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *41*, 790–797. <http://dx.doi.org/10.1037/a0039167>
- Geiser, E., Nottter, M., & Gabrieli, J. D. (2012). A corticostriatal neural system enhances auditory perception through temporal context processing. *The Journal of Neuroscience*, *32*, 6177–6182. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5153-11.2012>
- Hartley, T., Hurlstone, M. J., & Hitch, G. J. (2016). Effects of rhythm on memory for spoken sequences: A model and tests of its stimulus-driven mechanism. *Cognitive Psychology*, *87*, 135–178. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cogpsych.2016.05.001>
- Henson, R. N. A., & Burgess, N. (1997). Representations of serial order. In J. A. Bullinaria, D. W. Glasspool, & G. Houghton (Eds.), *4th Neural Computation and Psychology Workshop* (pp. 283–300). London, England: Springer.
- Hoch, L., Tyler, M. D., & Tillmann, B. (2013). Regularity of unit length boosts statistical learning in verbal and nonverbal artificial languages. *Psychonomic Bulletin & Review*, *20*, 142–147. <http://dx.doi.org/10.3758/s13423-012-0309-8>
- Jones, D., Madden, C., & Miles, C. (1992). Privileged access by irrelevant speech to short-term memory: The role of changing state. *Quarterly Journal of Experimental Psychology: Human Experimental Psychology*, *44*, 645–669. <http://dx.doi.org/10.1080/14640749208401304>
- Jones, M. R. (2008). Musical time. In S. Hallam, I. Cross, & M. Thaut (Eds.), *The Oxford handbook of music psychology* (pp. 81–92). Oxford, England: Oxford Psychology Press.

- Jones, M. R., & Boltz, M. (1989). Dynamic attending and responses to time. *Psychological Review*, *96*, 459–491. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-295X.96.3.459>
- Jones, M. R., Moynihan, H., MacKenzie, N., & Puente, J. (2002). Temporal aspects of stimulus-driven attending in dynamic arrays. *Psychological Science*, *13*, 313–319. <http://dx.doi.org/10.1111/1467-9280.00458>
- Large, E. W., & Jones, M. R. (1999). The dynamics of attending: How people track time-varying events. *Psychological Review*, *106*, 119–159. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-295X.106.1.119>
- Larsen, J. D., & Baddeley, A. (2003). Disruption of verbal STM by irrelevant speech, articulatory suppression, and manual tapping: Do they have a common source? *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *56*, 1249–1268. <http://dx.doi.org/10.1080/02724980244000765>
- Lee, M. D., & Wagenmakers, E. J. (2013). *Bayesian cognitive modeling*. Cambridge, England: Cambridge University Press. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9781139087759>
- Lewandowsky, S., & Oberauer, K. (2015). Rehearsal in serial recall: An unworkable solution to the nonexistent problem of decay. *Psychological Review*, *122*, 674–699. <http://dx.doi.org/10.1037/a0039684>
- Morey, R. D., & Rouder, J. N. (2011). Bayes factor approaches for testing interval null hypotheses. *Psychological Methods*, *16*, 406–419. <http://dx.doi.org/10.1037/a0024377>
- Naveh-Benjamin, M., & Jonides, J. (1984). Maintenance rehearsal: A two-component analysis. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *10*, 369–385. <http://dx.doi.org/10.1037/0278-7393.10.3.369>
- Neath, I. (2000). Modeling the effects of irrelevant speech on memory. *Psychonomic Bulletin & Review*, *7*, 403–423. <http://dx.doi.org/10.3758/BF03214356>
- Plancher, G., & Barrouillet, P. (2013). Forgetting from working memory: Does novelty encoding matter? *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *39*, 110–125. <http://dx.doi.org/10.1037/a0028475>
- Povel, D. J., & Essens, P. (1985). Perception of temporal patterns. *Music Perception*, *2*, 411–440. <http://dx.doi.org/10.2307/40285311>
- Przybylski, L., Bedoin, N., Krifi-Papoz, S., Herbillon, V., Roch, D., Lécuyer, L., . . . Tillmann, B. (2013). Rhythmic auditory stimulation influences syntactic processing in children with developmental language disorders. *Neuropsychology*, *27*, 121–131. <http://dx.doi.org/10.1037/a0031277>
- Purnell-Webb, P., & Speelman, C. P. (2008). Effects of music on memory for text. *Perceptual and Motor Skills*, *106*, 927–957. <http://dx.doi.org/10.2466/pms.106.3.927-957>
- Quené, H., & Port, R. F. (2005). Effects of timing regularity and metrical expectancy on spoken-word perception. *Phonetica*, *62*, 1–13. <http://dx.doi.org/10.1159/000087222>
- Raye, C. L., Johnson, M. K., Mitchell, K. J., Greene, E. J., & Johnson, M. R. (2007). Refreshing: A minimal executive function. *Cortex*, *43*, 135–145. [http://dx.doi.org/10.1016/S0010-9452\(08\)70451-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0010-9452(08)70451-9)
- Ryan, J. (1969). Grouping and short-term memory: Different means and patterns of grouping. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *21*, 137–147. <http://dx.doi.org/10.1080/14640746908400206>
- Schmidt-Kassow, M., & Kotz, S. A. (2009). Event-related brain potentials suggest a late interaction of meter and syntax in the P600. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*, 1693–1708. <http://dx.doi.org/10.1162/jocn.2008.21153>
- Selchenkova, T., François, C., Schön, D., Corneillie, A., Perrin, F., & Tillmann, B. (2014). Metrical presentation boosts implicit learning of artificial grammar. *PLoS ONE*, *9*, e112233. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0112233>
- Selchenkova, T., Jones, M. R., & Tillmann, B. (2014). The influence of temporal regularities on the implicit learning of pitch structures. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *67*, 2360–2380. <http://dx.doi.org/10.1080/17470218.2014.929155>
- Silverman, M. J. (2012). Effects of melodic complexity and rhythm on working memory as measured by digit recall performance. *Music and Medicine*, *4*, 22–27. <http://dx.doi.org/10.1177/1943862111424415>
- Tillmann, B., & Dowling, W. J. (2007). Memory decreases for prose, but not for poetry. *Memory & Cognition*, *35*, 628–639. <http://dx.doi.org/10.3758/BF03193301>
- Vergauwe, E., Barrouillet, P., & Camos, V. (2010). Do mental processes share a domain-general resource? *Psychological Science*, *21*, 384–390. <http://dx.doi.org/10.1177/0956797610361340>
- Vergauwe, E., Camos, V., & Barrouillet, P. (2014). The impact of storage on processing: How is information maintained in working memory? *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *40*, 1072–1095. <http://dx.doi.org/10.1037/a0035779>

Received July 18, 2016

Revision received July 19, 2017

Accepted July 20, 2017 ■

Synthèse de l'Étude 2

L'Étude 2 s'est intéressée à l'effet des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail. Nous avons fait l'hypothèse que la présence d'une structure temporelle externe et régulière pendant l'intervalle de rétention devrait guider l'attention et, par conséquent, bénéficier au rafraîchissement attentionnel. Pour tester cette hypothèse, trois expériences ont été réalisées. Toutes trois consistaient à (1) mémoriser des séries de lettres présentées séquentiellement à l'écran, (2) les maintenir durant un intervalle de rétention de six secondes et (3) les rappeler dans l'ordre de leur présentation. Durant l'intervalle de rétention, un rythme auditif constitué de six sons était présenté et comparé à une condition contrôle silencieuse.

Dans la première expérience (expérience 1a), le rythme auditif présenté durant l'intervalle de rétention était isochrone avec une pulsation d'un battement par seconde. En comparaison avec la condition contrôle, les performances de rappel étaient meilleures en présence du rythme auditif. La présence d'un rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention semble donc bénéfique au maintien en mémoire de travail. Cependant, l'effet bénéfique du rythme pourrait être dû la simple présence d'un son, indépendamment de la régularité du rythme, par exemple en augmentant le niveau d'éveil.

Pour s'assurer que le bénéfice observé dans l'expérience 1a était effectivement dû à la régularité du rythme auditif, une deuxième expérience (expérience 1b) a contrasté la présence d'un rythme auditif irrégulier durant l'intervalle de rétention à la condition contrôle silencieuse. Les performances de rappel en présence du rythme irrégulier ne différaient pas de la condition contrôle silencieuse. Le bénéfice observé dans l'Étude 1a n'est donc pas dû à la seule présence des sons, mais bien à la présence d'une structure temporelle régulière.

Au moins deux mécanismes peuvent être impliqués dans le maintien en mémoire de travail dans les expériences 1a et 1b : la répétition subvocale et le rafraîchissement attentionnel (Camos & Barrouillet, 2014). Sur la base des propositions de la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999), nous faisons l'hypothèse que les régularités temporelles guident l'attention et devraient par conséquent bénéficier spécifiquement au mécanisme attentionnel de maintien en mémoire de travail : le

raffaîchissement attentionnel. Pour tester cette hypothèse, une troisième expérience a été réalisée (expérience 2). Cette expérience était identique à l'expérience 1a à une exception près : les participants devaient effectuer une tâche de suppression articulatoire (i.e., répéter rapidement et en continu la séquence de syllabes « ba-be-bi-bo-bu ») durant l'intervalle de rétention. De cette façon, la boucle phonologique était surchargée et les participants ne pouvaient pas utiliser la répétition subvocale pour maintenir les lettres en mémoire de travail ; seul le mécanisme de raffraîchissement attentionnel était disponible. Si les régularités temporelles bénéficient effectivement au raffraîchissement attentionnel, alors le bénéfice du rythme auditif régulier sur le maintien en mémoire de travail devrait persister lorsque seul ce mécanisme est disponible. En accord avec notre hypothèse, les résultats de la troisième étude mettent en évidence une amélioration des performances de rappel en présence du rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention en comparaison avec la condition contrôle silencieuse lorsque la boucle phonologique est occupée. La présence d'une structure temporelle régulière semble donc bénéficier au raffraîchissement attentionnel.

Toutefois, le bénéfice des régularités temporelles auditives est moindre lorsque la boucle phonologique est occupée (expérience 2) en comparaison à un intervalle de rétention sans tâche concurrente au maintien (expérience 1a). Plusieurs hypothèses peuvent permettre d'expliquer ce résultat. Premièrement, la tâche de suppression articulatoire peut avoir gêné la perception auditive du rythme, réduisant le bénéfice des régularités temporelles. Deuxièmement, les régularités temporelles peuvent bénéficier à la fois au raffraîchissement attentionnel et à la répétition subvocale. Troisièmement, la taxation des ressources attentionnelles par l'initiation de suppression articulatoire réduisant la quantité de ressources disponibles pour le maintien (Naveh-Benjamin & Jonides, 1984), moins de ressources pouvaient bénéficier de la présence du rythme dans l'expérience 2 en comparaison à une condition expérimentale ne requérant aucune tâche concurrente (expérience 1a). Quatrièmement, la présence du rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention pourrait bénéficier à l'initiation de la tâche de suppression articulatoire. Dans ce cas, davantage de temps serait disponible pour le raffraîchissement attentionnel, résultant en une amélioration des performances de rappel en présence du rythme plutôt que dans la condition silencieuse. Aucune de ces hypothèses ne remet en question le bénéfice des régularités temporelles sur le raffraîchissement attentionnel, elles suggèrent cependant que la présence

de régularités temporelles pourrait également améliorer d'autres processus cognitifs tels que la récapitulation subvocale ou l'initiation de la suppression articulatoire.

Classiquement, l'utilisation du rafraîchissement attentionnel pour le maintien en mémoire de travail est étudié *via* l'effet du coût cognitif (Barrouillet *et al.*, 2007). Plus le coût cognitif est faible, plus la proportion de temps de l'intervalle de rétention disponible pour le rafraîchissement attentionnel est importante. L'effet bénéfique des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail devrait dépendre de la quantité de rafraîchissement attentionnel pouvant prendre place durant l'intervalle de rétention : plus la quantité de temps disponible pour le rafraîchissement est importante, plus les régularités temporelles devraient être bénéfiques. Par conséquent, les régularités temporelles devraient davantage bénéficier au rafraîchissement attentionnel lorsque le coût cognitif est faible plutôt qu'élevé. Cette hypothèse est testée dans l'Étude 3.

ÉTUDE 3

Temporal regularities allow saving time for maintenance in working memory

Fanuel, Portrat, Tillmann, & Plancher (2018)

Article publié dans *Annals of New York Academy of Science* à l'occasion de l'édition spéciale
The crossroads of attention in working memory: consolidation, refreshing, and removal

Article retranscrit en version publiée

ANNALS OF THE NEW YORK ACADEMY OF SCIENCES

Special Issue: *Attention in Working Memory*
ORIGINAL ARTICLE

Temporal regularities allow saving time for maintenance in working memory

Lison Fanuel, ^{1,2,3} Sophie Portrat, ⁴ Barbara Tillmann,^{2,3} and Gaën Plancher¹

¹Cognitive Mechanisms Research Laboratory, Lyon 2 University, Bron, France. ²CNRS, UMR5292; INSERM, U1028; Lyon Neuroscience Research Center, Auditory Cognition and Psychoacoustics Team, Lyon, France. ³University Lyon 1, Lyon, France. ⁴University of Grenoble Alpes, CNRS, LPNC, Grenoble, France

Address for correspondence: Lison Fanuel and Gaën Plancher, Laboratoire d'études des mécanismes cognitifs, Université Lumière Lyon 2, 5 Avenue Pierre Mendès-France, 69676 Bron Cedex, France. lison.fanuel@univ-lyon2.fr; gaen.plancher@univ-lyon2.fr

Recent evidence suggests that working memory (WM) performance can be enhanced in the presence of an isochronous rhythm during the retention interval because it improves refreshing. Considering the cognitive load (CL) effect as an indicator of refreshing, the present study investigated whether an isochronous rhythm might benefit memory performance under varying cognitive load. For that goal, the presence of a regular rhythm and the cognitive load of the concurrent task (i.e., reading of digits that were either same or different within a trial) were systematically varied. Recall performance was decreased by high cognitive load compared with low cognitive load but was improved in the regular rhythm condition compared with the silent condition. No interaction between cognitive load and rhythm was observed. The present results suggest that temporal regularities might speed up the reading of the digits rather than improve the efficiency of refreshing, resulting in more time available for refreshing and, consequently, improved memory performance. These findings are interpreted in the framework of the dynamic attending theory and in the scope of recent models of working memory, which are also considering the temporal components of working memory and the importance of the temporal structure of working memory tasks.

Keywords: refreshing; working memory; temporal regularities; attentional resources

Introduction

Previous working memory (WM) research has investigated the features of a concurrent task that cause forgetting of information relevant for the main task. In contrast, the potential features that might improve WM performance have received little attention. Music cognition research highlights the benefit of temporal regularities for various cognitive processes, including perception,¹ language processing,^{2,3} and learning.⁴⁻⁶ In relation to WM, improved memory performance has recently been reported in the presence of a regular sound during the interval of maintenance in comparison with a silent condition (a benefit that was not observed for an irregular sound condition).⁷ Two mechanisms have been proposed to allow for the maintenance of verbal information in WM:⁸ (1) the phonological loop via subvocal rehearsal^{9,10} and (2) attentional

refreshing (also referred as *refreshing*), an attention-based mechanism, which consists of briefly thinking about information that is no longer perceptually present.¹¹ When subvocal rehearsal was impeded by an articulatory suppression task, the benefit of temporal regularities persisted. Consequently, temporal regularities were suggested to enhance not only verbal maintenance but also refreshing.⁷ In the present study, we further investigated whether temporal regularities indeed boost attentional refreshing by using the cognitive load (CL) effect as an indicator of the occurrence of refreshing.

Attention plays a central role in recent models of WM.^{12,13} One particular attention-based model of WM, the time-based resource-sharing model,¹⁴ proposes that, owing to the competition between two proposed functions of WM (i.e., maintenance and processing) for limited and domain-general

doi: 10.1111/nyas.13611

Ann. N.Y. Acad. Sci. 00 (2018) 1–10 © 2018 New York Academy of Sciences.

1

attentional resources, memory traces decline when concurrent processing activities require attention.⁸ Refreshing allows for the maintenance of memory trace and thus prevents forgetting by placing the memory trace in the focus of attention.^{8,11,15}

One way to investigate refreshing is to manipulate the level of CL of a secondary task.¹⁴ CL is typically manipulated in complex span tasks (i.e., tasks involving one primary task for which some items have to be memorized and one secondary task in which other items have to be processed). To-be-processed items are presented in alternation with to-be-memorized ones. CL manipulation can be done, for example, by increasing the number of to-be processed items presented in an unchanging amount of time or by increasing the complexity of the task (e.g., location judgment versus simple reaction time tasks).¹⁶ CL is conceived as the proportion of time during which attention is captured by processing the items of the concurrent task regarding the total amount of time available for the processing. By manipulating the CL, this proportion is altered. If processing the items consumes more time, then less time is available for refreshing. Consequently, memory traces decay more strongly, and memory performance is impaired. This CL effect is considered as evidence for refreshing as a maintenance mechanism, and its manipulation is often used to improve the understanding of this mechanism.^{16–20}

If maintenance in WM relies on attention, then temporal regularities should improve its efficiency, as they are known to influence temporal attention and event processing.¹ On the basis of music cognition research, the dynamic attending theory (DAT)^{21–23} provides a theoretical framework to formulate hypotheses about how to improve attentional focusing and thus efficiency of refreshing. The DAT postulates that attentional resources are not distributed continuously and equally over time but develop cyclically over time. Temporal regularities could entrain internal oscillators and thus guide attention over time. Although the distribution of attentional resources spontaneously follows an endogenous rhythm, these rhythms can synchronize with an external and regular rhythm. Consequently, perceivers can develop predictions about the temporal occurrence of a future event and allocate more attentional resources at the expected temporal moment, resulting in enhanced cognitive processing of an event occurring at this moment.

For example, among other empirical findings, if tone sequences are isochronously presented, providing a temporally regular structure, the perceiver can predict the occurrence of the last tone. If this last tone is presented at an expected moment, then its pitch judgment will be more accurate, highlighting an enhancement of its processing.²⁴

Based on the DAT and related empirical findings, a recent study has shown that the temporal regularity of a series of items benefits maintenance in WM.⁷ Here, a series of six to-be-memorized letters was visually displayed and had to be serially recalled after a 6-s retention interval. The retention interval was either silent or filled with six tones. When the tones were isochronously presented (Exp. 1a), recall performance was better than during the silent retention interval. In contrast, when the tones were randomly presented (Exp. 1b), recall performance did not differ from the silent condition. Rather than the mere presence of tones, the maintenance in memory was enhanced by their temporally regular structure. This benefit persisted under concurrent articulation (Exp. 2), highlighting that refreshing, and not only articulatory rehearsal, benefited from temporal regularities.

The present study aimed to further investigate the benefit of temporal regularities on refreshing. In agreement with the DAT,^{22,23} we predicted that temporal regularities boost refreshing and used the CL effect as a tool to investigate refreshing. If the efficiency of refreshing is modulated by temporal regularities, then the CL effect should interact with these regularities. Consequently, if more time is available, then more refreshing can take place and it should be boosted by the temporal regularities. Alternatively, temporal regularities can also improve and speed up the processing of the digits, resulting in more time available for refreshing the CL of the concurrent task.

To test these assumptions, a Brown–Peterson–like paradigm was used as in Plancher *et al.*⁷ The primary task consisted of memorizing sequences of letters, while the secondary task was a digit-reading task that filled the retention interval. The CL of the digit-reading task was manipulated: digits were either the same or different within a trial, two conditions corresponding to low CL and high CL, respectively.²⁵ As processing different items requires more time than processing repeated items (Ref. 26–29), the proportion of time available for refreshing was

varied. Manipulating the similarity between digits allowed us to keep constant the rhythm of the task, which is fundamental in studies investigating the role of temporal regularities. To test the potential benefit of temporal regularities on refreshing, a brief tonal marker of an isochronous auditory rhythm appeared between each to-be-processed digit, that is, when maintenance is supposed to occur, and contrasted with a silent condition. If temporal regularities benefit maintenance in WM, recall performance should be improved in the presence of the isochronous rhythm in comparison to silence. Moreover, if temporal regularities specifically benefit refreshing, then this improvement should be stronger in the low (versus high) CL condition. No interaction between CL and rhythm would, however, suggest that regularities benefit the processing of the digits. Recall performance would thus be increased because of more available time for refreshing rather than an improvement of refreshing efficiency per se.

Method

Participants

Twenty undergraduate students (18 to 28-year-old, mean age = 23.34, SD = 3.44) from the university of Lyon participated in the experiment after having given their informed consent. Participants were all French native speakers and had received no ($n = 17$) or only 2 years of musical training ($n = 3$).

Materials

A Brown–Peterson task^{30,31} was created based on the material used in Plancher *et al.*⁷ Twenty-four sequences of six letters were created (e.g., LDKJSZ). Letters were all monosyllabic consonants, that is, all consonants of the Latin alphabet except *W*, which is a trisyllabic consonant in French. Repetitions of a letter within a sequence were avoided, as well as acronyms and alphabetically ordered strings. Throughout the experiment, each letter was used approximately equally often (six or seven times) and occurred equally often in each of the six positions. Two blocks were created from these 24 sequences, with 12 sequences in each block. Each block was assigned to one of the experimental conditions (rhythm or silent), and this assignment as well as the order of the presentation of the blocks was counterbalanced across participants following a Latin square. Each sequence was presented in each experi-

mental condition, and half of the participants began with the silent condition whereas the other half began with the rhythm condition.

For the concurrent processing task (i.e., the digit-reading task), series of six digits were created. The CL of this task varied among trials within a given block: for the low-CL condition, the six digits were always the same (i.e., 2), and for the high-CL condition, series were created with different digits and without repetition of a digit within a series (e.g., 285631). The CL was randomized across trials. Letters and digits were presented in black color in the middle of a white screen in 36-point Courier New font. For the rhythm condition, the used sound was played with a woodblock timbre and had a duration of 113 milliseconds.

Procedure

At the beginning of each trial, a black asterisk was displayed for 500 ms in the center of the white screen and followed by a white screen for 100 ms. Then, each sequence of six letters was sequentially presented. Each letter was presented 800 ms and followed by a white screen of 200 ms. Participants were instructed to read each letter aloud and to memorize them. After the letters' presentation, a series of six digits was sequentially displayed in the center of the screen. Each digit remained on the screen for 200 ms and was followed by a white screen for 800 ms. Participants were instructed to read digits aloud, as fast and accurately as possible, while keeping letters in mind. In the rhythm condition, a short sound was isochronously presented six times with a sound-onset asynchrony (SOA) of 1000 ms. The sound was presented 150 ms before the appearance of a digit, that is, during the period typically dedicated to maintenance. In the silent condition, no sound was presented.

After the digit-reading task, a question mark appeared on the screen for a duration of 3000 ms. Participants were instructed to recall the letters aloud in their order of appearance (see Fig. 1 for a schematic representation of the experimental design). If less than six letters were recalled, participants had to specify the serial position of the recalled letters. At the beginning of the experiment, participants were instructed to recall the letters in such a way that the experimenter could report the order of recall, saying “I don't know” if they did not know the position of the missing letter. For

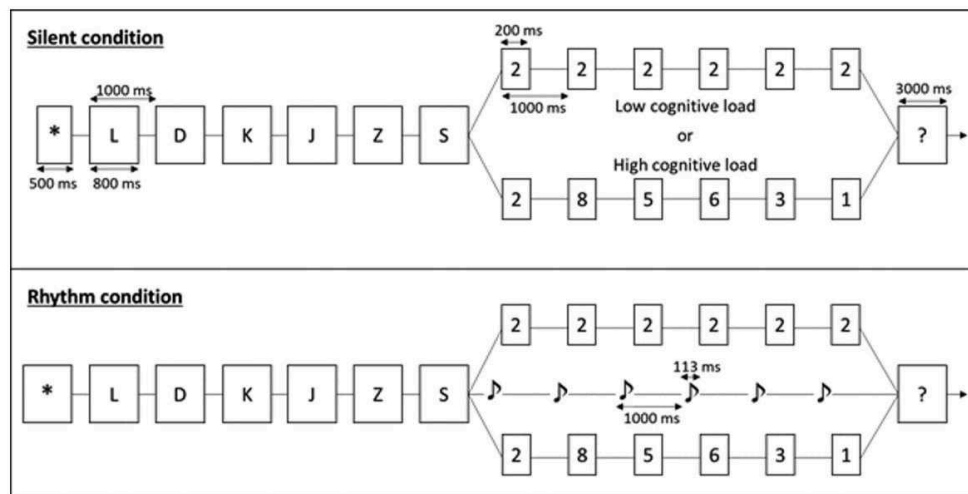


Figure 1. Schematic representation of the experimental design. Participants had to read and memorize the six letters and then to read six digits aloud. Digits were either always identical (low CL) or different (high CL) within a trial. In half of the trials, an isochronous rhythm was presented (rhythm condition), whereas in the other half no sound was presented (silent condition).

example, if the letter “D” was forgotten in the sequence “LDKJSZ,” the participant had to say “L, I don’t know, K, J, S, Z.” One point was attributed to each letter recalled at the accurate serial position, leading to a maximum of six points.

Each block (i.e., rhythm and silent) began with two training trials that were identical to the test trials explained above.

Results

A 2×2 ANOVA with CL (low, high) and rhythm conditions (rhythm, silent) as within-subject factors was performed on the mean number of letters correctly recalled. Bayesian factor (BF) analyses were also computed using JASP 0.8.1.2 with the default settings.³² The BF is the resulting statistic of a model comparison and is considered a relative measure of statistical evidence.³³ Following the guidelines provided by Lee and Wagenmakers,³⁴ we considered that a Bayes factor gives anecdotal evidence of an effect when lower than three, positive evidence when between 3 and 10, strong evidence between 10 and 30, very strong evidence between 30 and 100, and decisive evidence when higher than 100.

The main effect of CL was significant ($F(1,19) = 8.39$, $P < 0.01$, $\eta^2p = 0.31$). Recall performance was better with the low CL ($M = 3.40$, $SD = 1.11$) than with the high CL ($M = 2.74$, $SD = 1.31$) (Fig. 2). The BF associated with this effect was 23, giving strong evidence in favor of the CL effect.

The effect of rhythm conditions was also significant ($F(1,19) = 11.10$, $P < 0.01$, $\eta^2p = 0.37$). Recall performance was better in the rhythm condition ($M = 3.28$, $SD = 1.21$) than in the silent condition ($M = 2.86$, $SD = 1.26$). The BF associated with this effect was 6, providing positive evidence in favor of the effect of the rhythm conditions. The interaction between CL and rhythm conditions was not significant ($F < 1$). Evidence in favor of the interaction was only anecdotal (BF = 1).

Overall, the BF associated with the model that included both rhythm conditions and CL main effects was 123, indicating decisive evidence in favor of these effects combination and pointing out that this model was the best fitted to the observed data. It is also worth pointing out that the BF associated with the full model was 37. While it was not the best-fitted model, it still indicates very strong evidence in favor of the model comprising both main effects and the interaction, with a slightly stronger increase in memory performance in the low-CL condition than the high-CL condition (rhythm-silent = 0.424 for the low CL, BF = 9, and 0.412 for the high CL, BF < 1).

To check for potential order effects of the blocked presentation of the two conditions, we performed a 2 (condition: rhythm versus silence; within-subject) $\times 2$ (CL: low versus high) $\times 2$ (order: rhythm-silence versus silence-rhythm) ANOVA. The main effects of rhythm conditions and CL were

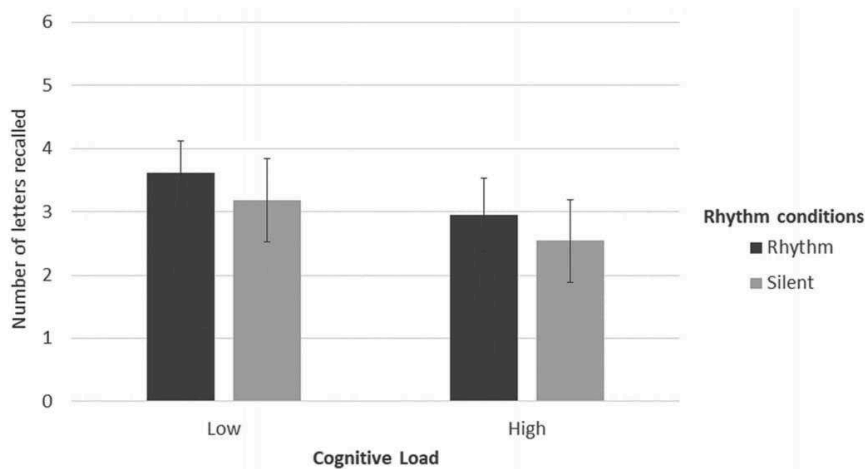


Figure 2. Recall performance (with a maximum of six letters) according to CL (low, high) and rhythm condition (rhythm, silent). Vertical bars represent standard errors.

confirmed ($P < 0.01$ and $BF = 4$ for rhythm conditions; $P < 0.05$ and $BF = 24$ for CL). No main effect of order ($F < 1$, $BF < 1$) or interactions with this factor were revealed ($BF = 2$ for interaction with CL, $BF < 1$ for interactions with rhythm conditions and for the three-way interaction).

Discussion

The present study aimed to investigate whether temporal regularities improve maintenance in WM, with the hypothesis that refreshing should be enhanced due to the presence of an isochronous rhythm. We compared recall performance in the presence of an isochronous rhythm during the retention interval with a silent retention interval while manipulating the CL of a digit-reading task that competes with maintenance.

We replicated the expected CL effect on recall performance, with a decrease in memory performance in the high-CL condition compared to the low-CL condition.³⁵ Based on the assumption that reading different digits requires more time than always reading the same digits,²⁵ (see also Refs. 26–29 for related results with words), we assumed that more processing time was necessary to accurately perform the concurrent task with nonrepeated digits and thus led to less time available for attentional maintenance—that is, refreshing—in order to prevent the decay of memory traces. The CL effect had been extensively studied using complex span tasks (e.g., Refs. 14,16,20, and 36) but, to our knowledge, no study had investigated the effect of CL with a

single extended period of processing, as in a Brown–Peterson paradigm. The CL effect is considered an indicator for the occurrence of refreshing.³⁷ The present study thus provided evidence that refreshing takes place when memory items are encoded before the processing phase such as in a Brown–Peterson paradigm, and not only in complex span tasks in which memorization and processing are alternated.

We also replicated the previously reported enhancement of recall performance in the presence of an isochronous rhythm during the retention interval in comparison to the classical, silent retention interval.⁷ Temporal regularities thus seemed to improve the memory performance also in this WM task. We did not observe an interaction between CL and rhythm, highlighting that the boosting effect of temporal regularities on recall performance did not differ with the amount of time available for refreshing. This interaction would have been evidence of improved refreshing with temporal regularities. We are thus not able to affirm that temporal regularities specifically (or solely) benefited refreshing.

Another possibility is that the positive effect of temporal regularities on memory performance benefits the concurrent processing task and in consequence the time available for maintenance. This is consistent with predictions of the DAT. In the presence of regular external events, internal oscillations synchronize and follow the temporal structure provided by the external events. Because of this synchronization, temporal expectations about the potential occurrence of future events

are possible. Processing an event occurring at the expected moment is thus suggested to be facilitated. Several studies have provided evidence for the benefit of temporally regular structures in various cognitive processes, such as perception, learning, and speech perception and production,^{4,24,38–40} in comparison with an irregular temporal structure, a violation of temporal expectations, or no externally regular structure at all. For example, in a pitch-comparison task, series of tones were presented. The pitch of the last tone had to be compared to the pitch of the first tone and could be either higher, lower, or the same. Between the to-be-compared tones, eight tones—referred to as distractors—were presented and subjects were told to ignore them. The temporal structure of the distractor presentation was either regular (i.e., the distractors were presented in an isochronous rhythm), irregular (i.e., the distractors were presented in a nonisochronous rhythm), or missing (i.e., no distractors were presented). When distractors were regularly presented, they provided a temporally regular structure that allowed for developing temporal expectations about the moment of occurrence of the subsequent tones. The time interval preceding the last tone was also varied to allow for the manipulation of the congruency between the occurrence of this last tone (i.e., the tone that must be compared with the first one) and the temporal structure provided by the previous tones. When a temporal structure was provided, pitch comparison performance was better when the last tone presentation was congruent with the temporal expectation rather than if the last tone occurred sooner or later relative to this expected moment. When distractors did not provide a temporal structure, then the timing of the to-be-compared tone did not affect comparison performance.²⁴ Performance in pitch comparison then benefited from the presence of a temporally regular structure. Consistent with this previous study and other related empirical findings, our study provided evidence that a temporally regular structure presented during retention benefits memory performance.

During the retention interval, two processes were supposed to occur: the reading of currently occurring digits and the maintenance of previously presented letters. The DAT cannot predict which mechanism is enhanced, as both can benefit from the presence of temporal regularities. As mentioned previously, it is unlikely that temporal regu-

larities specifically boosted refreshing, because the improvement was not greater when more time was available for maintenance (i.e., in the low-CL condition). The presence of the rhythm might have instead benefitted memory performance by speeding up digit reading. When a sound precedes a digit, the reading of the digit might be facilitated. Such an enhancement might be rather due to the temporal expectations based on the information provided by the sound regarding the upcoming occurrence of the visual item (see, for example, Ref. 41). Because of this processing facilitation, the time required to read the digit was reduced and, consequently, more time was available during the retention interval. This additional free time could then be used to attentionally refresh the items and, consequently, memory performance increased in comparison to the silent condition.

Alternative interpretations to our findings can be considered by oscillator-based conceptions of serial recall in WM.^{42–45} These models emphasize the role of temporal context at encoding on the retention of the serial information. More specifically, the rhythm and timing of the item presentation is crucial for memory of spoken sequences as highlighted by the enhancement of recall performance when spoken sequences of digits are regularly grouped compared to an irregular grouping.⁴³ Previously observed improvement of the learning of verbal or musical material presented regularly rather than irregularly can also strengthen the proposal of a central role of temporal structures during encoding.^{4–6} Focusing on how the to-be-learned material is presented in time, the bottom-up multiscale population oscillators (BUMP)⁴³ proposed a bottom-up mechanism to account for the role of the temporal context at encoding of items. At encoding, the items are associated with a context signal that is restated at recall and thus reactivates the item in memory. Depending on similarity between the rate of the stimulus presentation and the period of the associated oscillator, the strength of the amplitude of the context signal influences the item availability at recall, resulting in a better recall of the regularly presented stimuli than of the irregular ones. Although the BUMP model only accounts for the benefit of temporally regular structures at encoding and at retrieval on serial recall, one might wonder whether the BUMP model can be applied to our data. Our study showed that a regular external rhythm

presented only during maintenance enhanced serial recall performance. This benefit can be due to the restatement of the context signal associated with the to-be-memorized items thanks to the regular rhythm that would help the context signal to keep its amplitude at a sufficiently high activation level to prevent the suppression of the items and then its forgetting. Indeed, if the rhythm benefits maintenance because of the restatement of context signal associated with the item at encoding, then the memory benefit must disappear when the temporal patterns at encoding and during maintenance are different. In our study, the temporal patterns during encoding and maintenance were more similar in the silent condition, where both letters and digits were presented with an SOA of 1000 ms, than in the rhythm condition where the presence of the tones changed the temporal context. Following the BUMP proposals, this difference of temporal patterns in the rhythm condition should have disrupted the reactivation of the temporal context and then the restatement of the items. The present findings thus seem better accounted by the DAT than by oscillator-based models of serial recall in WM.

Other WM models can account for the CL effect, but not the rhythm effect. Interference-based models, such as the serial-order in a box (SOB)^{46,47} model, proposed that forgetting in WM is due to the competition between the to-be-remembered information and the subsequently presented information—the information presented between encoding and recall.⁴⁸ The SOB model assumes that the interference caused by new items depends on their novelty: the more novel an item is, the more it will interfere with the to-be-remembered items and lead to their forgetting. This assumption was tested using a Brown–Peterson paradigm where letters had to be remembered and the distractors (i.e., to-be-read words) were either the same or different within a trial.⁴⁸ Recall performance was greater when distractors were always the same within a trial than when they were always different. This decrease in memory performance when distractors were always different was assumed to be due to the interference between the to-be-read words and the memoranda, and was interpreted following the SOB model.^{46,47} The SOB model proposed that new information is continuously superimposed onto previously presented items with an encoding

strength that depends on the novelty of the newly presented item in comparison with the previous items. Regarding the novelty of the items of a secondary task that concurs with the memorization, a newly presented item that is different from the previous one (i.e., a novel item) will interfere with the memoranda and thus impair memory performance in contrast to an item that is very similar to the previous one. To counteract the interference caused by distractors, the SOB model proposed a mechanism, referred to as *removal*, that suppresses information no longer relevant for the ongoing task.^{47,49,50} This removal hypothesis might account for the CL effect, as more removal could have occurred in conditions where more time was available (i.e., in the low-CL condition), leading to better memory performance. As predicted by SOB, we observed better memory performance when to-be-read items were always the same within a trial in contrast to always-different distractors within a trial. However, memory performance was increased in the presence of the tones during the retention interval. The interference-based interpretation would have predicted either a slightly detrimental effect or no effect of the sound on memory performance, as the sounds were always the same throughout the experiment. One might then wonder whether the presence of temporal regularities would have benefited removal efficiency. The removal efficiency depends on (1) the encoding strength—and thus on the novelty of the items—with a higher efficiency for more weakly encoded items and (2) the available time that can be used for removal, with a higher efficiency when more time can be devoted to it. In the present study, encoding strength of items differed between the two CL conditions as distractors were either always different digits (high CL) or always the same digit (low CL), while the amount of available time differed between the two conditions. If the presence of temporal regularities improved the efficiency of the removal, one would have expected that the benefit of temporal regularities would have been higher in the low CL than in the high CL, which was not the case.

Another interference-based investigation of WM reviewed more specifically the effect of the presence of an irrelevant sound to the ongoing task on WM performance and highlighted that serial recall was impaired in the presence of an irrelevant auditory stream (i.e., the irrelevant sound effect (ISE)).⁵¹ With a repeated, unchanged sound, memory

performance would yet not be impaired. Regarding ISE, no effect of an additional sensory stimulation during maintenance (i.e., no detrimental effect of the tones) was expected. However, we observed an improvement of memory performance in the presence of this additional sensory stimulation.

Our study was, along with Plancher *et al.*,⁷ the first attempt to investigate whether an internal process—such as refreshing—can benefit from temporal regularities presented during the maintenance period. Previous studies have instead focused on the effect of temporal regularities on improvement of the processing of an external event.^{4–6,21–24} Our findings showed that the presence of temporal regularities during maintenance enhances memory performance. We expected the benefit to be greater with a low- rather than high-CL concurrent task, which would have testified of a specific enhancement of efficiency of refreshing. In light of our findings, this specific enhancement of refreshing cannot be secured, and it might be that the observed benefit of temporal regularities over recall performance was due to a reduction of the time needed to process the concurrent task (i.e., the processing of an external stimulation). This amount of time thus became available for maintenance and benefited memory performance. The two explanations (i.e., a specific enhancement of refreshing and a reduced processing time in the presence of temporal regularities) are not mutually exclusive. Our results cannot constitute an argument to refute the hypothesis under which temporal regularities benefit specifically refreshing.⁷ If we make the hypothesis that both mechanisms—refreshing and processing—can benefit from temporal regularities, but only one process can benefit from temporal regularities at a time, the processing of external stimuli might thus benefit more from temporal regularities than does an internal process, such as refreshing. Moreover, Bayesian analyses were not clearly in favor of an absence of interaction. The probability of the model including the interaction was very strong, with a slightly higher benefit of rhythm on memory performance when more time was available for refreshing, in the low-CL condition compared with the high-CL condition. The specific improvement of refreshing thus might be hidden by beneficial effects of temporal regularities on digit processing.

To conclude, our study highlights a benefit of temporal regularities during the retention inter-

val. Closer examination to disentangle whether this effect was due to the mere presence of the isochronous rhythm or to the informational content of the sound regarding the onset of the subsequent digit seems necessary. Because the present study suggested that temporal structure is important for WM, further studies investigating the impact of a concurrent task on memory performance should consider the temporal structure provided by the items presented as the secondary task. A temporally regular structure of items presented during the retention interval might facilitate the processing of the concurrent task and then increase the amount of time available for maintenance. Even if the items are not relevant to the ongoing task, the temporal structure of their presentation might influence memory performance.

Acknowledgments

This work was supported by a grant from Région Rhône-Alpes. It was conducted within the framework of the LabEx CeLyA (“Centre Lyonnais d’Acoustique,” ANR-10-LABX-0060) and the LabEx Cortex (“Construction, Function and Cognitive Function and Rehabilitation of the Cortex,” ANR-11-LABX-0042) of Université de Lyon, within the program “Investissements d’avenir” (ANR-11-IDEX-0007) operated by the French National Research Agency (ANR). All authors participated in drafting the manuscript and revising its intellectual content. Conception and design were managed by L.F., G.P., and B.T. and data were acquired by L.F., L.F., G.P., and B.T. accept responsibility for the integrity of the data analyzed. The authors thank Gaëlle Piquandet for her helpful contribution in data collection and Anna Fiveash for her careful reading of the final manuscript.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

References

1. Schwartz, M., K. Rothermich, M. Schmidt-Kassow, *et al.* 2011. Temporal regularity effects on pre-attentive and attentive processing of deviance. *Biol. Psychol.* **87**: 146–151.
2. Quené, H. & R.F. Port. 2005. Effects of timing regularity and metrical expectancy on spoken-word perception. *Phonetica* **62**: 1–13.
3. Schmidt-Kassow, M. & S.A. Kotz. 2009. Attention and perceptual regularity in speech. *Neuroreport* **20**: 1643–1647.

4. Hoch, L., M.D. Tyler & B. Tillmann. 2013. Regularity of unit length boosts statistical learning in verbal and nonverbal artificial languages. *Psychon. Bull. Rev.* **20**: 142–147.
5. Selchenkova, T., C. François, D. Schön, *et al.* 2014. Metrical presentation boosts implicit learning of artificial grammar. *PLoS One* **9**: e112233.
6. Selchenkova, T., M.R. Jones & B. Tillmann. 2014. The influence of temporal regularities on the implicit learning of pitch structures. *Q. J. Exp. Psychol.* **67**: 2360–2380.
7. Plancher, G., Y. Lévêque, L. Fanuel, *et al.* 2017. Boosting maintenance in working memory with temporal regularities. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* <https://doi.org/10.1037/xlm0000481>.
8. Camos, V. & P. Barrouillet. 2014. Attentional and non-attentional systems in the maintenance of verbal information in working memory: the executive and phonological loops. *Front. Hum. Neurosci.* **8**: 1–11.
9. Baddeley, A. & G. Hitch. 1974. Working memory. *Psychol. Learn. Motiv.* **8**: 47–89.
10. Baddeley, A., V. Lewis & G. Vallar. 1984. Exploring the articulatory loop. *Q. J. Exp. Psychol. Sect. A* **36**: 233–252.
11. Johnson, M.K. 1992. MEM: mechanisms of recollection. *J. Cogn. Neurosci.* **4**: 268–280.
12. Barrouillet, P., S. Portrat & V. Camos. 2011. On the law relating processing to storage in working memory. *Psychol. Rev.* **118**: 175–192.
13. Cowan, N., E.M. Elliott, J. Scott Saults, *et al.* 2005. On the capacity of attention: its estimation and its role in working memory and cognitive aptitudes. *Cognit. Psychol.* **51**: 42–100.
14. Barrouillet, P., S. Bernardin & V. Camos. 2004. Time constraints and resource sharing in adults' working memory spans. *J. Exp. Psychol. Gen.* **133**: 83–100.
15. Johnson, M.K., C.L. Raye, K.J. Mitchell, *et al.* 2005. Using fMRI to investigate a component process of reflection: prefrontal correlates of refreshing a just-activated representation. *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* **5**: 339–361.
16. Barrouillet, P., S. Bernardin, S. Portrat, *et al.* 2007. Time and cognitive load in working memory. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **33**: 570–585.
17. Barrouillet, P., S. Portrat, E. Vergauwe, *et al.* 2011. Further evidence for temporal decay in working memory: reply to Lewandowsky and Oberauer (2009). *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **37**: 1302–1317.
18. Lépine, R., S. Bernardin & P. Barrouillet. 2005. Attention switching and working memory spans. *Eur. J. Cogn. Psychol.* **17**: 329–345.
19. Lépine, R., P. Barrouillet & V. Camos. 2005. What makes working memory spans so predictive of high-level cognition? *Psychon. Bull. Rev.* **12**: 165–170.
20. Vergauwe, E., P. Barrouillet & V. Camos. 2009. Visual and spatial working memory are not that dissociated after all: a time-based resource-sharing account. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **35**: 1012–1028.
21. Jones, M.R. 1976. Time, our lost dimension: toward a new theory of perception, attention, and memory. *Psychol. Rev.* **83**: 323–355.
22. Jones, M.R. & M. Boltz. 1989. Dynamic attending and responses to time. *Psychol. Rev.* **96**: 459–491.
23. Large, E.W. & M.R. Jones. 1999. The dynamics of attending: how people track time-varying events. *Psychol. Rev.* **106**: 119–159.
24. Jones, M.R., H. Moynihan, N. MacKenzie, *et al.* 2002. Temporal aspects of stimulus-driven attending in dynamic arrays. *Psychol. Sci.* **13**: 313–319.
25. Barrouillet, P., G. Plancher, A. Guida, *et al.* 2013. Forgetting at short term: when do event-based interference and temporal factors have an effect? *Acta Psychol.* **142**: 155–167.
26. Plancher, G. & P. Barrouillet. 2013. Forgetting from working memory: does novelty encoding matter? *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **39**: 110–125.
27. Forbach, G.B., R.F. Stanners & L. Hochhaus. 1974. Repetition and practice effects in a lexical decision task. *Mem. Cognit.* **2**: 337–339.
28. Rugg, M.D., R.E. Mark, P. Walla, *et al.* 1998. Dissociation of the neural correlates of implicit and explicit memory. *Nature* **392**: 595–598.
29. Grill-Spector, K., R. Henson & A. Martin. 2006. Repetition and the brain: neural models of stimulus-specific effects. *Trends Cogn. Sci.* **10**: 14–23.
30. Brown, J. 1958. Some tests of the decay theory of immediate memory. *Q. J. Exp. Psychol.* **10**: 12–21.
31. Peterson, L. & M.J. Peterson. 1959. Short-term retention of individual verbal items. *J. Exp. Psychol.* **58**: 193–198.
32. JASP Team. 2017. JASP, version 0.8.1.2. Computer software. Amsterdam: JASP Team.
33. Morey, R.D. & J.N. Rouder. 2011. Bayes factor approaches for testing interval null hypotheses. *Psychol. Methods* **16**: 406–419.
34. Lee, M.D. & E.-J. Wagenmakers. 2014. *Bayesian Cognitive Modeling: A Practical Course*. Cambridge University Press.
35. Jarrold, C., H. Tam, A.D. Baddeley, *et al.* 2010. The nature and position of processing determines why forgetting occurs in working memory tasks. *Psychon. Bull. Rev.* **17**: 772–777.
36. Vergauwe, E., P. Barrouillet & V. Camos. 2010. Do mental processes share a domain-general resource? *Psychol. Sci.* **21**: 384–390.
37. Camos, V. & P. Barrouillet. 2011. Developmental change in working memory strategies: from passive maintenance to active refreshing. *Dev. Psychol.* **47**: 898–904.
38. Przybylski, L., N. Bedoin, S. Krifi-Papoz, *et al.* 2013. Rhythmic auditory stimulation influences syntactic processing in children with developmental language disorders. *Neuropsychology* **27**: 121–131.
39. Cason, N., C. Astésano & D. Schön. 2015. Bridging music and speech rhythm: rhythmic priming and audio-motor training affect speech perception. *Acta Psychol.* **155**: 43–50.
40. Cason, N. & D. Schön. 2012. Rhythmic priming enhances the phonological processing of speech. *Neuropsychologia* **50**: 2652–2658.
41. Wetzel, N., A. Widmann & E. Schröger. 2012. Distraction and facilitation—two faces of the same coin? *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* **38**: 664–674.
42. Burgess, N. & G.J. Hitch. 1999. Memory for serial order: a network model of the phonological loop and its timing. *Psychol. Rev.* **106**: 551–581.
43. Hartley, T., M.J. Hurlstone & G.J. Hitch. 2016. Effects of rhythm on memory for spoken sequences: a model and tests

- of its stimulus-driven mechanism. *Cognit. Psychol.* **87**: 135–178.
44. Henson, R.N.A. & N. Burgess. 1998. Representations of serial order. In *4th Neural Computation and Psychology Workshop*, London, April 9–11, 1997. pp. 283–300. Springer.
45. Brown, G.D., T. Preece & C. Hulme. 2000. Oscillator-based memory for serial order. *Psychol. Rev.* **107**: 127–181.
46. Oberauer K., S. Lewandowsky, S. Farrell, *et al.* 2012. Modeling working memory: an interference model of complex span. *Psychon. Bull. Rev.* **19**: 779–819.
47. Farrell, S. & S. Lewandowsky. 2002. An endogenous distributed model of ordering in serial recall. *Psychon. Bull. Rev.* **9**: 59–79.
48. Saito, S. & A. Miyake. 2004. On the nature of forgetting and the processing–storage relationship in reading span performance. *J. Mem. Lang.* **50**: 425–443.
49. Lewandowsky, S. & S. Farrell. 2008. Short-term memory: new data and a model. *Psychol. Learn. Motiv.* **49**: 1–48.
50. Ecker, U.K., S. Lewandowsky, K. Oberauer, *et al.* 2010. The components of working memory updating: an experimental decomposition and individual differences. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* **36**: 170–189.
51. Page, M.P.A. & D.G. Norris. 2003. The irrelevant sound effect: what needs modelling, and a tentative model. *Q. J. Exp. Psychol. Sect. A* **56**: 1289–1300.

Synthèse de l'Étude 3

L'Étude 3 avait pour objectif de mieux comprendre l'effet bénéfique des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail, et plus particulièrement sur le mécanisme de rafraîchissement attentionnel. L'effet du coût cognitif est classiquement considéré comme un indicateur de la mise en œuvre du rafraîchissement attentionnel (Barrouillet *et al.*, 2007). Par conséquent, nous avons examiné l'effet des régularités temporelles auditives sur le maintien en mémoire de travail alors que le coût cognitif de la tâche concurrente était manipulé.

De manière similaire à l'Étude 2, des séries de six lettres étaient présentées, suivies d'un intervalle de rétention de six secondes puis d'un rappel sériel. Durant l'intervalle de rétention, six chiffres étaient présentés et devaient être lus à voix haute.¹ Au sein d'un essai, les chiffres pouvaient être soit toujours identiques (coût cognitif faible) soit toujours différents (coût cognitif élevé). Dans la moitié des essais, un rythme auditif régulier était présenté durant l'intervalle de rétention ; l'autre moitié des essais se déroulait dans le silence. Si les régularités temporelles bénéficient au maintien en mémoire de travail, alors la présence d'un rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention devrait améliorer les performances de rappel en comparaison à un intervalle de rétention en silence. De plus, si les régularités temporelles bénéficient spécifiquement au rafraîchissement attentionnel, alors l'amélioration des performances de rappel en présence du rythme auditif régulier devrait dépendre de la quantité de temps disponible pour la mise en œuvre du rafraîchissement. Plus précisément, le bénéfice des régularités temporelles devrait être plus important lorsque davantage de temps est disponible pour le rafraîchissement (i.e., coût cognitif faible) que lorsque moins de temps est disponible (i.e., coût cognitif élevé). Une absence d'interaction entre le rythme et le coût cognitif indiquerait que le rythme auditif régulier bénéficie au traitement des chiffres plutôt qu'au rafraîchissement.

¹ Classiquement, le coût cognitif de la tâche concurrente au maintien est manipulé au sein d'une tâche d'empan complexe. Cependant, l'utilisation d'un paradigme d'empan complexe aurait modifié le rythme de la tâche, crucial dans nos études. Pour cette raison, nous avons choisi de conserver un paradigme de *pre-load*, où l'intervalle de rétention suit la présentation des informations à mémoriser.

Comme attendu, les performances de rappel étaient (1) meilleures lorsque le coût cognitif de la tâche concurrente était faible plutôt qu'élevé, répliquant l'effet classique du coût cognitif et (2) meilleures en présence du rythme auditif régulier comparé à la condition silence. Cependant, les facteurs coût cognitif et rythme n'interagissaient pas. La présence des régularités temporelles semble avoir bénéficié au traitement des chiffres en réduisant le temps nécessaire à leur traitement, le temps disponible pour le rafraîchissement attentionnel s'en trouvant ainsi augmenté. Toutefois, bien que la probabilité d'un modèle combinant les deux effets principaux (coût cognitif et rythme) soit la plus forte, la probabilité associée au modèle incluant l'interaction était importante. De plus, les statistiques descriptives mettent en évidence un bénéfice du rythme légèrement plus important lorsque le coût cognitif est faible plutôt qu'élevé. Il semble alors possible que le bénéfice spécifique d'une structure temporelle régulière sur le rafraîchissement soit plus indirect que prévu. Il pourrait être masqué par l'amélioration du traitement des chiffres en présence de régularités temporelles, ce qui libérerait du temps pour rafraîchir et améliorerait par conséquent les performances mnésiques. Pour tester l'hypothèse d'une diminution du temps d'exécution de la tâche concurrente au maintien en présence de régularités temporelles auditives, le paradigme expérimental de l'Étude 3 pourrait être adapté de façon à mesurer les temps de réponse à la tâche de traitement (voir Partie V pour plus de détails sur les développements futurs à cette étude). Une telle étude permettrait de mieux comprendre l'effet des régularités temporelles sur la tâche de traitement concurrente au maintien et/ou sur le rafraîchissement attentionnel.

Les Études 2 et 3 mettent en évidence que la présence d'une structure temporelle régulière améliore le maintien en mémoire de travail chez les adultes jeunes. L'Étude 2 suggère que les régularités temporelles bénéficient spécifiquement au mécanisme de rafraîchissement attentionnel. L'Étude 1, en accord avec de précédentes études (Hoareau *et al.*, 2016 ; Jarjat *et al.*, 2018 ; Johnson *et al.*, 2002 ; Plancher *et al.*, 2017), met en évidence que le rafraîchissement attentionnel est déficitaire chez les adultes âgés. Tandis que ces études mettent en évidence un ralentissement du rafraîchissement attentionnel, l'Étude 1 suggère un déficit de l'initiation du rafraîchissement. Puisque la présence d'un support environnemental semble permettre une amélioration du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés (Loaiza & Souza, 2018 ; Souza, 2016), nous nous sommes demandé si le

bénéfice d'une structure temporelle régulière sur le maintien en mémoire de travail pouvait s'étendre à cette population. L'Étude 4 s'est intéressée à cette question.

ÉTUDE 4

Temporal regularities during maintenance benefit short-term memory in the elderly

Fanuel, Portrat, Dalla Bella, Tillmann, & Plancher**

Article soumis dans *Neuropsychologia* le 25 septembre 2018

Article retranscrit en version manuscrite.

Note : Par souci de clarté au sein du document de thèse, les références des articles retranscrits en version manuscrite sont incluses dans les références générales à la fin du présent document.

Title: Temporal regularities during maintenance benefit short-term memory in the elderly

Authors names: Lison FANUEL ^{a,b,c}, Sophie PORTRAT ^d, Simone DALLA BELLA ^{e,f}, Barbara TILLMANN ^{b,c} * & Gaën PLANCHER ^a *

Authors affiliations:

^a Cognitive Mechanisms Research Laboratory, Lyon 2 University, Bron, FRANCE

^b CNRS, UMR5292; INSERM, U1028; Lyon Neuroscience Research Center, Auditory Cognition and Psychoacoustics team, Lyon, FRANCE

^c University Lyon 1, Lyon, FRANCE

^d Univ. Grenoble Alpes, CNRS, LPNC, 38000 Grenoble, France

^e International Laboratory for Brain, Music and Sound Research (BRAMS), Montreal, Canada

^f Dept. of Psychology, University of Montreal, Montreal, Canada

* Sharing last co-authorship

Acknowledgement

This work was supported by a grant from Region Rhône-Alpes. It was conducted within the framework of the LabEx CeLyA (“Centre Lyonnais d’Acoustique,” ANR-10-LABX-0060) and the LabEx Cortex (“Construction, Function and Cognitive Function and Rehabilitation of the Cortex,” ANR-11-LABX-0042) of Université de Lyon, within the program “Investissements d’avenir” (ANR-11-IDEX-0007) operated by the French National Research Agency (ANR). All authors participated in drafting the manuscript and revising its intellectual content. Conception and design were managed by G.P., B.T. and L.F., and data were analyzed by L.F. The authors thank Sidonie Calingoula, Caroline Vignand and Constance Massie for their helpful contribution in data collection and Valentin Bégel for help related to the analyses of the BAASTA data.

Abstract

Objective: Recent research has shown that a benefit of temporally regular structure presented during maintenance period in short-term memory for young adults. Because maintenance is impaired in aging, we investigated whether older adults can also benefit from the temporal regularities for maintenance and how their cognitive capacities might affect this potential benefit.

Method: Healthy older adults had to memorize visually presented letters and maintain them in short-term memory for six seconds until recall. The six-second retention interval was either filled with an isochronous rhythmic sound sequence that provided a temporally regular structure, or silent.

Results: The presence of the isochronous rhythm improved recall performance in short-term memory only for older adults with stronger inhibition capacities, but not for older adults with lower inhibition capacities.

Conclusions: This finding provides evidence for improved maintenance in short-term memory for older adults in the presence of a temporally regular structure, probably due to enhanced attentional refreshing. It further provides perspectives for training and rehabilitation of age-related working memory deficits.

Keywords: Working memory; Maintenance; Refreshing; Aging; Temporal regularities

Public significance statement: Age-related impairment of working memory in the elderly has been proposed to be due to a deficit of a specific maintenance mechanism (attentional refreshing). The present study highlighted that maintenance in short-term memory of older adults can be enhanced in the presence of a regular rhythm. This result provides perspectives for training and rehabilitation of age-related working memory deficits.

1. Introduction

Music cognition research has provided evidence for a benefit of temporally regular structures on various processes, such as perception (Schwartz, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2011), learning (Hoch, Tyler, & Tillmann, 2013; Selchenkova, Jones, & Tillmann, 2014) and, more recently, working memory and short-term memory (Fanuel, Portrat, Tillmann, & Plancher, 2018; Plancher, Lévêque, Fanuel, Piquandet, & Tillmann, 2018). Previous research has suggested that maintenance in working memory relies on two distinct mechanisms: verbal rehearsal and attentional refreshing (Camos & Barrouillet, 2014). While verbal rehearsal allows for maintenance of verbal information *via* the phonological loop described in Baddeley's model (Baddeley & Hitch, 1974; Baddeley, Lewis, & Vallar, 1984), attentional refreshing is viewed as a domain-general mechanism relying on attention (Camos *et al.*, 2018). Attentional refreshing (also referred to as *refreshing*) can be described as a brief thought to an item that is no longer perceptually present (Johnson, 1992). Recent results have provided evidence that attentional refreshing in young adults can benefit from a temporally regular structure (Plancher *et al.*, 2018). An isochronous tone sequence presented during the retention interval benefited to memory performance (in comparison to a silent retention period), suggesting that temporal regularities benefit maintenance in memory. As the benefit was not observed with a non-isochronous rhythm but persisted under concurrent articulation impeding verbal maintenance mechanism, temporal regularities were proposed to benefit attentional refreshing. There is consistent and compelling evidence that attentional refreshing is impaired in the elderly (Fanuel, Plancher, Monsaingeon, Tillmann, & Portrat, 2018; Hoareau, Lemaire, Portrat, & Plancher, 2016; Jarjat, Portrat, & Hot, 2018; Johnson, Reeder, Raye, & Mitchell, 2002; Loaiza & McCabe, 2012; Plancher, Boyer, Lemaire, & Portrat, 2017). Our study investigated whether older adults can also benefit from an auditory temporally regular structure presented during maintenance and whether their cognitive capacities can affect the potential benefit of temporal regularities on maintenance in short-term memory.

Over the last decades, different hypotheses have been proposed for the cognitive mechanisms underlying age-related decline in working memory (Logie & Morris, 2014; Luo & Craik, 2008). The *slowing-down* theory proposes that in general the speed of cognitive processes (including working memory) declines with age (Salthouse, 1992). More specifically, the *attentional resource* theory makes the hypothesis that the amount of attentional

resources available for cognitive processing declines with age (Naveh-Benjamin, Guez, Kilb, & Reedy, 2004; Rabinowitz, Craik, & Ackerman, 1982), resulting in increased difficulties to perform highly demanding cognitive tasks, such as working memory. Another account, the *inhibition* framework, proposes that older adults have less efficient inhibitory processes, leading to increased difficulties to deal with interference and block out irrelevant information from working memory (Borella, Carretti, & De Beni, 2008; Hasher & Zacks, 1988; Rey-Mermet & Gade, 2017). Finally, a combination of the *attentional resources* and *inhibition* approaches was proposed by Jacoby and colleagues (Jacoby, 1991; Jennings & Jacoby, 1993), who hypothesized that older adults are specifically impaired in controlled processing, but not in automatic processing.

A growing body of evidence has shown that age-related deficits in working memory could be due to impaired attentional refreshing. The first studies investigating a deficit of refreshing in aging have focused on explicitly instructed refreshing of just-presented information (e.g., Higgins & Johnson, 2009; Johnson *et al.*, 2002). In Johnson *et al.* (2002), for example, words were presented sequentially, and they were either presented once, repeated or followed by a dot that instructed participants to think about the preceding word (i.e., to refresh it). Each time a new word (or dot) was presented, participants read the new word aloud, or recalled the previous word aloud in the refreshing condition; response times were recorded. While older participants responded globally more slowly than did young adults, response times of both young and older adults benefited to the same extent from word repetition. In comparison to word repetition, response times in the refreshing condition increased for both young and older adults. Response times in the refreshing condition were slower for older adults than for young adults, highlighting a slowing down of refreshing in aging. Computational modelling of working memory performance in young and older adults (Hoareau *et al.*, 2016; Plancher *et al.*, 2017) also supported the hypothesis of slowed-down refreshing in aging. Memory performance of older adults was best fitted by a model in which refreshing times for older adults are five times longer than for young adults. Impaired refreshing could further explain why older adults benefit less from refreshing opportunities than do younger ones (Jarjat *et al.*, 2018).

In Johnson *et al.* (2002), memory performance was assessed after the presentation of the word list in a recognition task. Both age groups performed better for repeated words than

for words that were presented once, and memory performance was better in the refreshing condition than in the other conditions, suggesting that both groups benefited from the refreshing opportunity. In line with this finding, other empirical evidence suggests that the attentional refreshing mechanism is still efficient in aging. In a retro-cue paradigm, older and young adults benefited to the same extent from a cue presented during the retention interval that indicated which item will be subsequently tested (Souza, 2016). Attentional refreshing involves both initiation of refreshing and refreshing *per se* (Johnson, McCarthy, Muller, Brudner, & Johnson, 2015). Because attentional refreshing is prompted by the cue, initiation is not necessary. This could explain the preserved benefit of older adults from refreshing in the presence of the retro-cue. Indicating the spatial location of the item that will be tested might guide attention toward this location and thus facilitate the initiation of refreshing of this specific item. Providing guidance for attention could thus be a mean to improve refreshing in aging and overcome the impaired initiation of refreshing.

The Dynamic Attending Theory (DAT, Jones, 1976; Jones & Boltz, 1989; Large & Snyder, 2009), a theoretical framework initially proposed in music cognition research, suggests that attentional resources are not distributed continuously over time, but develop over cycles (implemented *via* neurocognitive oscillations, e.g., Fujioka, Trainor, Large, & Ross, 2012; Fujioka, Trainor, Large, & Ross, 2009; Nozaradan, Peretz, Missal, & Mouraux, 2011; Nozaradan, Zerouali, Peretz, & Mouraux, 2015). The presence of temporally regular structures in the environment provides predictable cues which synchronize attentional cycles (i.e., *via* entrainment). Successful synchronization allows predicting the occurrence of future events (see Arnal & Giraud, 2012 for a review), thus improving the allocation of attentional resources at the expected time points. For example, and among other empirical findings, Cutanda, Correa and Sanabria (2015) presented sequences of seven tones during the retention interval of a Sternberg-like paradigm. The six first tones of the sequence were at a low pitch and presented either isochronously, non-isochronously or only the first and seventh tones were presented. The last tone of the sequence, shorter and with a higher pitch, constituted the target tone and participants were instructed to press a key as soon as they detected this tone. Detection times were faster when the target tone was preceded by the isochronous sequence than when preceded by the non-isochronous sequence or no sequence. The regular temporal structure provided by the isochronous sequences allowed perceivers to implicitly use the

regularity for developing temporal expectations about the occurrence of the last tone, resulting in an enhanced perceptual processing (see also, Geiser, Notter, & Gabrieli, 2012 for converging data with an intensity discrimination task).

Recent research investigating short-term memory has revealed that a temporally regular structure can also improve maintenance of to-be-remembered information, in particular, attentional refreshing (Plancher *et al.*, 2018). Young adults were instructed to memorize series of six letters sequentially presented on a computer screen. After the letter presentation, a six-second delay was introduced, constituting the retention interval, before letter recall. The retention interval was either silent or filled with six tones that formed an isochronous (Exp. 1a) or non-isochronous (Exp. 1b) rhythm. In comparison to the silent condition, memory performance was improved in the presence of the isochronous rhythm, but not the non-isochronous rhythm, suggesting that temporal regularities benefit maintenance in memory. To further investigate whether the attentional refreshing mechanism benefits from the temporal regularities, the use of the phonological loop was prevented by requiring participants to repeat rapidly and continuously “babebibobu” during the retention interval (Exp. 2). In that situation, only attentional refreshing was available for maintenance. The persistence of the benefit of the rhythm (vs. silence) under concurrent articulation suggests that a temporally regular structure presented during the retention interval benefits attentional refreshing and not only verbal rehearsal.

Up to now, the beneficial effect of temporal regularities on maintenance was only investigated in young adults (Fanuel, Portrat, *et al.*, 2018; Plancher *et al.*, 2018). In the present study, we investigated whether the beneficial effect of a temporally regular structure on maintenance in short-term memory extends also to older adults. To this end, the same experimental paradigm as in Plancher *et al.* (2018, Experiment 1) was used. Participants were instructed to memorize series of letters, maintain them over a retention interval of six seconds, and recall them. The retention interval was either silent or filled with an isochronous auditory rhythm. As the benefit of the rhythm during the retention interval in young adults was due to the temporal regularities rather than the mere presence of tones, we here focused directly on this comparison. If the temporal regularities improve the efficiency of refreshing even in aging, memory performance should be greater in the rhythm condition than in the silence condition.

Moreover, because aging has been associated with various cognitive changes, in particular in executive functions (Valdois, Joannette, Poissant, Ska, & Dehaut, 1990; Ylikoski *et al.*, 1999), we investigated whether the cognitive capacities of older adults might mediate the potential benefit of the temporal regularities (if any) on maintenance in short-term memory. In particular, the effect of a temporally regular structure on maintenance in short-term memory might be modulated by the sensitivity to irrelevant information. For each participant, we evaluated general cognition, executive functions including inhibition, short-term memory and working memory. If one (or more) cognitive function(s) mediate(s) the benefit from the regular structure, then the performance in the associated neuropsychological evaluation should predict the potential benefit in the rhythm condition compared to silence. Because the presence of the tones can be considered as irrelevant information regarding the memory task (Page & Norris, 2003), inhibition capacities can be expected to mediate the benefit of temporal regularities. In addition, based on the hypothesis that rhythm perception skills are likely to influence the processing of temporal regularity, interindividual variation in rhythm perception was evaluated with tasks of the Battery for the Assessment of Auditory Sensorimotor and Timing Abilities (BAASTA; Dalla Bella *et al.*, 2017). Similarly, if rhythm perception is mediating the memory benefit from the regular sequence, then these abilities should modulate the effect of the isochronous rhythm on memory performance.

2. Method

Participants

Forty participants (25 women) aged between 63 and 90 years ($M = 72.13$, $SD = 6.57$) voluntarily participated in the study. They were recruited either in a retirement home or through social networks and were not selected relative to musical training. Participants did not report any sensory, cognitive, psychological or neurological disorders. The study was conducted in line with recommendations from Helsinki declaration, and participants gave written informed consent.

Neuropsychological evaluation

Each participant completed several neuropsychological tests. A general measure of cognition was obtained with the Mini Mental State Evaluation (MMSE, Folstein, Folstein, & McHugh, 1975; Kalafat, Hugonot-Diener, & Poitrenaud, 2003 for the French version used in

the present study). The MMSE scores confirmed that none of the participants was cognitively impaired (cut-off score of 27): $M = 28.85 \pm 1.10$; range = 27-30). For a more detailed cognitive profile of the participants, memory and executive functions were also assessed. Short-term memory and working memory were measured with the forward and backward span tasks of the Wechsler Adult Intelligence Scale (WAIS, Wechsler, 2014), respectively. Speed processing and flexibility measures were provided by the Trail Making Test (TMT, Lezak, Howieson, Loring, & Fischer, 2004), by calculating response times to perform the TMT-A and calculating the difference between response times in the TMT-A and TMT-B (furthered referred to as TMT B-A). Finally, the Stroop Victoria Test (Stroop, 1935; Davidson, Zacks, & Williams, 2003; Bayard, Erkes, & Moroni, 2009 for the French version) provided a measure of inhibitory capacities distinguishing the inhibition of a dominant, highly interfering, response (i.e., the classical Stroop task comparing the naming of the color of dots versus naming the color of the ink of words of color) and the inhibition of an information that is producing weak interference (i.e., comparing the naming of the ink of dots versus neutral words, which do not refer to colors; Bayard *et al.*, 2009). Both measures of inhibition correspond to a ratio between the task involving inhibition (i.e., naming of words) and the control condition (i.e., naming of the color of the dots): the higher the score, the lower the inhibition capacities. The Hospital Anxiety and Depression Scale (HADS, Zigmond & Snaith, 1983; Untas *et al.*, 2009 for the French version) provided a general measure of anxiety and depression and the Geriatric Depression Scale (GDS, Yesavage *et al.*, 1982; Clement, Nassif, Leger, & Marchan, 1997 for the French version) allowed for an elderly-specific assessment of depression. To ensure that participants did not suffer from depressive or anxiety symptoms that could interfere with working memory functioning (Christopher & MacDonald, 2005), inclusion criteria was to score below 8 to the HADS and below 10 at the GDS (Mykletun, Stordal, & Dahl, 2001; Yesavage, Brink, Rose, & Adey, 1983).

Rhythm perception

After the neuropsychological evaluation, two sub-tests of the BAASTA (Dalla Bella *et al.*, 2017) were used to evaluate participants' rhythm perception (with isochronous sequences and with music; stimulus inter-onset interval and inter-beat interval = 600ms). Data were collected with a tablet LG G Pad 8.0. Participants first performed the Anisochrony Detection task with tones and then the Beat Alignment Test (BAT). The Anisochrony Detection task with

tones consisted in the presentation of sequences of five tones that were either isochronous or not, depending on the inter-onset interval (IOI) between the penultimate and the last tone. Participants were asked to decide whether the sequence was regular or irregular. The threshold for detecting anisochrony was calculated using an adaptive method (see Dalla Bella *et al.*, 2017 for more details). In the BAT, short musical excerpts were presented with an isochronous sequence of tones superimposed onto the music. The sequence of tones was either aligned to the musical beat or not. Participants were instructed to decide whether the isochronous sequence was aligned with the beat of the musical excerpt or not. Correct responses and false alarms were calculated and resulted in a sensitivity measure of beat alignment (i.e., d').

Table 1. Scores obtained by the participants in the neuropsychological tests. Mean and standard deviation (SD) of the group are reported, as well as the minimum and maximum scores. The cut-off used to decide whether a score is pathological or not is reported. NA stands for Not Applicable. All participants completed all neuropsychological tasks, except for two participants who stopped the TMT-B during the procedure.

	Mean (SD)	Minimum	Maximum	Cut-off
General cognition				
MMSE	28.25 (1.10)	27	30	27
Anxiety and Depression				
HADS - Anxiety	3.30 (2.13)	0	8	8
HADS - Depression	3.38 (1.18)	0	8	8
GDS	2.65 (2.35)	0	9	10
Memory				
Forward span	5.73 (1.18)	4	9	NA
Backward span	4.58 (1.15)	2	8	NA
Executive functions				
TMT A	43.03 (26.96)	17	163	NA
TMT B-A	55.87 (38)	8	225	NA
Stroop (highly interfering response inhibition)	2.24 (0.63)	1.17	4.58	NA
Stroop (weakly interfering information inhibition)	1.38 (0.33)	0.93	2.3	NA

Experimental task

Material

Material and procedure were as described in Plancher *et al.* (2018), except that the number of training trials was doubled to ensure correct understanding of instructions by the

elderly participants. The experiment was programmed with OpenSesame 3.0 (Mathôt, Schreij, & Theeuwes, 2012).

Twenty-four sequences of six letters were created from a subset of letters including only bi-syllabic consonants (i.e., all consonants except the “W” which is trisyllabic in French) and constituted the to-be-memorized material. A given letter was only presented once in a sequence. Acronyms and alphabetically ordered string were avoided. Each letter was equally presented over the entire experiment and at each serial position.

An isochronous rhythm was created using a woodblock tone of 58-ms duration. The tone was repeated six times with a sound-onset asynchrony (SOA) of 1000 ms.

Procedure

Each trial began with a black fixation cross displayed in the center of the white screen during 500 ms. Letters from a given sequence were then sequentially presented in black in a 60-pixels mono font in the center of a white screen. Each letter remained on the screen for 800 ms followed by 200 ms of blank. Participants were instructed to read the letters aloud when they appeared on the screen and to memorize them as best as they can. After the letters’ presentation, the screen remained blank for 6000 ms, constituting the retention interval. This retention interval was filled with the auditory isochronous rhythm (Rhythm condition) in half of the experimental trials and remained without sound in the other half of the experimental trials (Silence condition). As in previous studies (Fanuel *et al.*, 2018; Plancher *et al.*, 2018), participants were asked to recall the letters aloud in their order of appearance after the retention interval. The experimenter wrote down the recalled sequence and asked participants for more details on the serial position if any doubt remained for the experimenter (i.e., if the participant recalled less than six letters, he/she was asked to explicit the position of the letters). A given letter in a sequence was considered as correctly recalled when it was recalled at the correct serial position. One point was attributed to each letter that was correctly recalled, leading to a serial recall score with a maximum of six points for each sequence.

Experimental conditions (rhythm, silence) were blocked and the order of presentation as well as the letter sequences assigned to each condition were counterbalanced across participants following a Latin square. Each experimental condition began with four training

trials followed by 12 experimental trials. All statistical analyses were run with JASP 0.8.6 (JASP Team, 2018).

3. Results

Neuropsychological measurements. Results of all neuropsychological tests are reported in Table 1. Importantly, no indication of cognitive disorders was observed in our participant pool (all MMSE scores were above or equal to 27), and none of the participants had anxiety or depression-related symptoms (HADS < 8 for both anxiety and depression sub-tests; GDS < 10).

BAASTA tasks. Concerning the BAASTA tasks, fewer data were acquired due to either participants who interrupted the task ($n = 2$ for the Beat Alignment Test, $n = 6$ for the Anisochrony Detection with Tones) or technical reasons ($n = 13$): data of 25 participants were analyzed for the Beat Alignment Test (mean $d' = 1.81$, $SD = 1.33$) and 21 for the Anisochrony Detection with Tones (mean threshold = 78 ms – i.e., 13 % of the IOI - , $SD = 27$ ms). These results are consistent with previous data assessing rhythm perception in the elderly (Bégel, Verga, Benoit, Kotz, & Dalla Bella, 2018, mean age = 62.95, $SD = 5.92$, ranged between 50 and 76 years-of-age) with the Anisochrony Detection task with tones (first session: mean threshold = 13.67 % , $SD = 3.27$, second session: mean threshold = 12.92 % , $SD = 2.86$) and the Beat Alignment Test (first session: mean $d' = 1.67$, $SD = 1.36$; second session: mean $d' = 1.82$, $SD = 1.49$). Rhythm perception of the elderly did not seem to differ from young adults performance (mean age = 23.9 ± 4.1 , mean threshold for anisochrony detection with tones about 10 % and mean d' for Beat Alignment Test about 2.10, Dalla Bella *et al.*, 2017).

Serial recall. A one-way ANCOVA was performed on serial recall performance with experimental condition (Silence vs. Rhythm) as the within-participant factor and the MMSE score as a covariate to control for general cognition differences. The effect of condition was not significant ($F(1, 38) = 1.00$, $p = .32$; $M = 4.40$, $sd = 0.94$ in the silence condition; $M = 4.31$, $sd = 1.13$ in the rhythm condition). To check for potential order effects, a two-way ANCOVA was performed with condition (Silence vs. Rhythm) as a within-participant factor, the order of block presentation (Silence-Rhythm vs. Rhythm-Silence) as between-participants factor, and the MMSE score as covariate. Neither main effects nor interaction were significant ($F < 1$ for both main effects of condition and order, $F(1, 37) = 1.835$, $p = .18$ for the interaction).

To investigate whether cognitive processes or perception abilities could mediate a potential effect of rhythm on maintenance in memory, correlation and regression analyses were performed with the difference in serial recall performance between the two experimental conditions (i.e., rhythm-silence) as dependent variable and the neuropsychological measures (MMSE, forward span, backward span, response time for TMT A, TMT B-A, inhibition score for dominant response and inhibition score for weakly-interfering information) as well as the rhythm perception performance (d' of beat alignment and anisochrony detection threshold). Stepwise multiple regressions were then conducted for each of the dependent variables with all neuropsychological measures as potential predictors to be included in the regression equation.¹ In the stepwise regression, predictor variables were entered into the regression equation one at a time based upon statistical criteria (i.e., $p < .05$). At each step in the analysis, the predictor variable that contributes the most to the prediction equation in terms of increasing the multiple correlation, R , is entered into the regression equation. When no additional predictor variables added further statistically significant contribution to the regression equation, the analysis stops.

Table 2. Correlations between difference of memory performance between Rhythm and Silence condition and neuropsychological and perceptual evaluations. Pearson's r and p -values are reported. Significant correlations are flagged. ** $p < .01$

	Degree of freedom	Pearson's r	p -value
General cognition			
MMSE	38	-0.167	.303
Memory			
Forward span	38	0.184	.255
Backward span	38	0.149	.360
Executive functions			
TMT A	38	0.191	.238
TMT B-A	36	-0.153	.359
Stroop (highly interfering response inhibition)	38	-0.147	.366
Stroop (weakly interfering information inhibition)	38	-0.443**	.004
Rhythm perception			
BAT – d'	23	-0.074	.726
Anisochrony Detection with Tones - Threshold	19	0.047	.838

¹ Rhythm perception measures were not included in the regression analyses because of the missing data which reduced the data set. For completion only, we conducted also the correlation and regression analyses including only participants for whom all data (neuropsychological and rhythm perception measures) were available ($N=20$). The overall result pattern was confirmed, but with slight differences (see footnotes below) likely due to lower statistical power because of the drastic reduction of the sample size.

The difference in serial recall performance between the experimental conditions (i.e., rhythm-silence) was correlated only with the inhibition score for the weakly-interfering information (Pearson's $r(38) = .51, p < .001$, note that the lower the score, the better the inhibition capacities), none of the other correlations reached significance (all p -values superior to .11, see Table 2). The regression analysis on the difference between memory performance in rhythm and silence conditions was performed to evaluate whether the inhibition score for irrelevant information was sufficient to predict the rhythm effect on memory performance or whether the inclusion of other neuropsychological measures could provide a better account. At step one of the analysis, the inhibition score for weakly-interfering information was entered into the regression equation, and it significantly predicted the rhythm effect on memory performance ($F(1,36) = 8.10, p = .007$). The contribution of the inhibition score for weakly-interfering information was significant ($\beta = -0.78, t(36) = -2.85, p = .007$) and accounted for about 18% of the variance of the memory performance difference rhythm-silence (Figure 1). No other measure entered into the equation, thus the inhibition capacity for weakly-interfering information was the only significant predictor of the memory performance difference between rhythm and silence conditions.²



Figure 1. Memory performance difference between the two experimental conditions ($\Delta R_{\text{rhythm-Silence}}$) are reported for each participant as a function of the Stroop score for weakly-interfering information. Black line represents the linear trend. Note that the relation between the two variables remained and became stronger ($R = .34$) when the three extreme participants (i.e., with a Stroop score over 2) are removed from the analysis.

² Analyses including only participants with data for the BAASTA showed that the correlation with the inhibition score for weakly-interfering information just failed to reach significance ($p = .07$), no other correlation was significant. No predictor factor entered into the regression equation (note that for inhibition score for weakly-interfering information, $\beta = -0.81, t(18) = -1.93, p = .07$).

To further investigate the observed link between the rhythm effect on memory performance and participants' capacity to inhibit weakly-interfering information, we performed a median split based on the inhibition score for weakly-interfering information (median = 1.32) to divide the participant pool into two groups: participants with low inhibitory capacities (mean score = 1.60, SD = 0.32) vs. high inhibitory capacities (mean score = 1.16, SD = 0.11). A two-way ANCOVA was performed with condition (Rhythm vs. Silence) as within-participant factor, the Inhibition profile (Low vs. High inhibitory capacities) as between-participant factor and the MMSE score as a covariate. Memory performance did not differ significantly depending on inhibition profile ($F(1,37) = 2.58, p = .18, M = 4.08, SD = 1.08$ for Low and $M = 4.64, SD = 0.85$ for High inhibition profile). The interaction between condition and inhibition profile was significant ($F(1, 37) = 8.38, p = .006, \eta^2 p = .19$, Figure 2). The contrast analyses highlighted that participants with high inhibitory capacities had better memory performance in the rhythm condition ($M = 4.71, sd = 0.93$) than in the silence condition ($M = 4.58, sd = 0.81; p = .029$), while the difference between rhythm and silence condition was

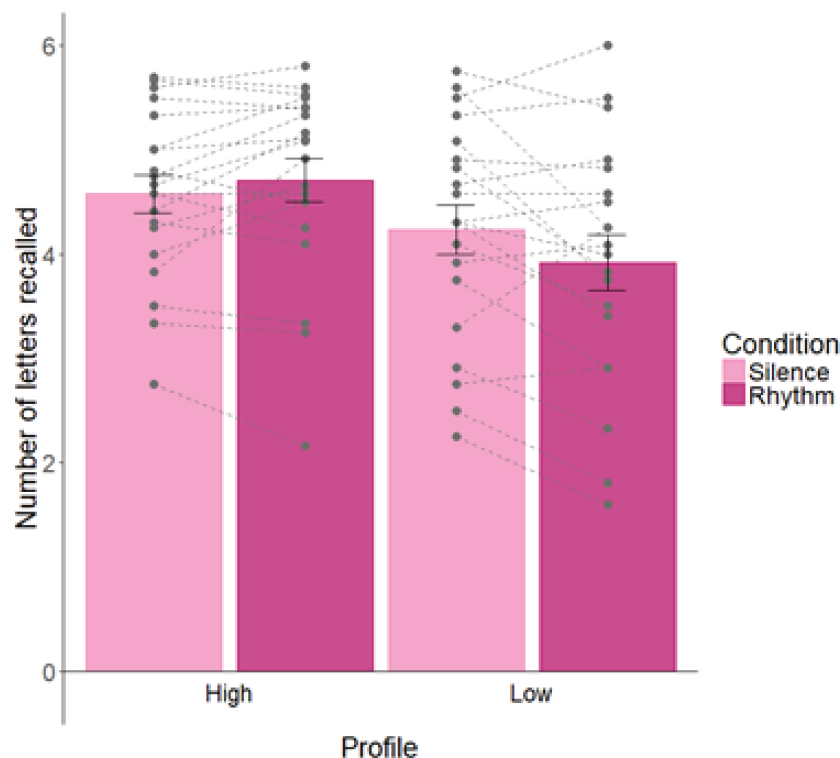


Figure 2. Recall performance (with a maximum of six letters) presented as a function of the experimental condition (rhythm vs. silence) and Inhibition profile (low vs. high inhibitory capacities). Vertical bars represent standard error. Black dots represent data distribution. Dashed lines are connecting memory performance in the two conditions for each participant. Significant simple effect of condition is flagged with an asterisk, *n.s.* stands for not significant.

not significant for participants with low inhibitory capacities ($M = 3.313$, $SD = 1.13$ for the Silence condition, $M = 4.404$, $SD = 0.94$ in the Rhythm condition; $p = .685$). The presence of the rhythm thus seemed to benefit to participants with high inhibitory capacities, but not to participants with low inhibitory capacities to weakly-interfering materials.

4. Discussion

The present study aimed to investigate whether older adults can benefit from temporal regularities during short-term memory maintenance as previously observed for young adults. Related to the previously reported attentional deficit in aging (Fanuel *et al.*, 2018; Hoareau *et al.*, 2016; Jarjat *et al.*, 2018; Johnson *et al.*, 2002; Plancher *et al.*, 2017), we hypothesized an enhancement of attentional refreshing in the presence of an isochronous rhythm during the retention interval and investigated whether the cognitive capacities of older adults can affect the potential benefit of temporal regularities on maintenance in short-term memory. To address these questions, we contrasted the presence of an isochronous rhythm during the retention period to a silent retention interval. Serial recall performance of letters was measured to assess memory performance.

The isochronous rhythm during the retention interval did not benefit memory performance at first glance, which would suggest that older adults cannot benefit from the presence of temporal regularities. However, further investigations of the impact of an isochronous rhythm on memory performance by including the evaluation of cognitive functions and rhythm perception revealed an influence of participants' inhibitory capacities: the participants with high inhibitory capacities for weakly-interfering material (as assessed by the Stroop Victoria subtest) benefited from the isochronous rhythm, while the participants with lower inhibition capacities did not take advantage from the temporal regularities. No other measure of cognitive functions or rhythm perception was linked to a potential effect of rhythm on memory performance.

In line with previous findings in young adults (Plancher *et al.*, 2018), the present study highlights that maintenance in short-term memory in older adults can be enhanced in the presence of temporal regularities, but this benefit depends on the inhibition profiles of the elderly participants. Older adults with good inhibition capacities might be more efficient in inhibiting the influence of sound occurrence per se, and thus be able to take advantage of the

regular structure that guides attention over time and benefits to refreshing information. This assumption might also explain why for the elderly, the maintenance benefits to a lesser extent from temporal regularities than for young adults. On average, younger adults recalled almost one (0.90) letter more in the rhythm condition compared to silence (Plancher *et al.*, 2018), while older adults with high inhibition capacities recalled only 0.13 letters more in the rhythm condition compared to silence. In contrast, mean memory performance of participants with low inhibition capacities was descriptively higher in silence than with the rhythm, but this difference was not significant. Based on the Irrelevant Sound Effect (Page & Norris, 2003), the auditory rhythm presented during the retention interval can be considered as an interfering stimulation, even though only with a low-level interference because the six tones were all identical and were presented in a predictable way. The presence of tones might have thus constituted an irrelevant stimulation difficult to deal with for older adults with lower inhibition capacities, preventing them to benefit from temporal regularities. In contrast,

It is worth pointing out that inhibition capacities assessment consisted in measuring the time ratio between the response time of naming of color ink with and without interference. A higher ratio thus indicates that more time is necessary to inhibit irrelevant information. Older adults with lower inhibition capacities for irrelevant information thus needed more time to inhibit irrelevant information (i.e., tones). Because time sharing of attentional resources is at the core of working memory functioning (Barrouillet, Bernardin, & Camos, 2004; Barrouillet, Bernardin, Portrat, Vergauwe, & Camos, 2007; Barrouillet, Portrat, & Camos, 2011), the findings suggest that if more time is used for the inhibition of irrelevant stimuli like the tones' occurrence, then less time is available for attentional maintenance. One could thus argue that older adults who needed more time to inhibit the tones have less time for maintenance, and also not enough available time to benefit from the temporal regularities. This would also be consistent with the smaller benefit of temporal regularities for older adults in comparison to the benefit observed for young adults (Plancher *et al.*, 2018). Fewer attentional resources seem to be available to older adults than young adults (Naveh-Benjamin *et al.*, 2004; Rabinowitz *et al.*, 1982). If less attentional resources are available – either because they are used to process something else or because of an age-related reduction of the amount of attentional resources –, then synchronizing them to an externally regular structure might

be more difficult, explaining why older adults benefit less from temporal regularities than do young adults and why older adults for whom inhibition takes more time do not benefit at all.

The DAT proposes that the presence of temporal regularities can facilitate and speed up cognitive processes, in particular for events occurring at the expected time points. As a temporally regular structure allows the perceiver to develop temporal expectations about the occurrence of future events, the allocation of increased attentional resources at expected points in time leads to faster processing of the event (Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002; Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011). In light of the slowing down proposal to explain age-related deficit in working memory (Salthouse, 1992), the presence of a temporally regular structure may improve maintenance of older adults by speeding up the cognitive processes occurring at this moment. If refreshing one specific item requires less time, then more time is available for the refreshing of other items, resulting in improved memory performance.

The attentional refreshing mechanism can be separated into two distinct processes: the initiation of refreshing and the refreshing *per se* (Johnson, 1992; Johnson, McCarthy, Muller, Brudner, & Johnson, 2015). While refreshing *per se* relies on perceptual cortical areas (e.g., fusiform area for faces, parahippocampal area for scenes, Johnson, Mitchell, Raye, D'Esposito, & Johnson, 2007), the initiation of refreshing relies on frontal lobes that are known to be involved in executive functions (Miyake *et al.*, 2000) and more generally in attentional processes (Foster, Eskes, & Stuss, 1994). Numerous studies have provided evidences for a deficit of attentional refreshing in aging (Hoareau *et al.*, 2016; Jarjat *et al.*, 2018; Johnson *et al.*, 2002; Plancher *et al.*, 2017), and specifically hypothesized a deficit in the initiation of refreshing (Fanuel *et al.*, 2018). It has been shown that external information in the memory environment can contribute to compensate impaired self-initiated processes (Craik, 1983; Craik, Klix, & Hagendorf, 1986; Luo & Craik, 2008). In our present study, the auditory rhythm could have provided the environmental support for the initiation of attentional refreshing and thus benefit to maintenance.

Aging has also been related to changes in the use of cognitive strategies. Young and older adults do not use the same strategies (e.g., Dunlosky & Hertzog, 2001; Duverne & Lemaire, 2004), and older adults also make poorer choices amongst available strategies and are less efficient in executing the selected strategy (Lemaire, 2010). In our study, the presence of temporal regularities might have benefited to short-term memory by helping older adults

in the use of (maintenance) strategies. Using a retro-cue paradigm, Souza (2016) showed preserved attentional refreshing in aging when participants were explicitly instructed to use the retro-cue as a refreshing indication. With explicit instruction, older adults would use the same maintenance strategy as younger (i.e., refreshing) because they have an environmental support. In our study, no explicit instructions were given, neither about potential maintenance mechanism to use nor how to “use” the tones. Nevertheless, the auditory rhythm seems to have provided some form of environmental support for maintenance processes, which might have remained on an implicit level.

The hypotheses of an enhanced initiation of refreshing and a speeding up of refreshing thanks to temporal regularities are not mutually exclusive. Studies investigating the time needed for refreshing in aging (Hoareau *et al.*, 2016; Johnson *et al.*, 2002; Plancher *et al.*, 2017) did not distinguish the time necessary to initiate refreshing and the time required for refreshing *per se*. Providing external guidance for the allocation of attentional resources with temporal regularities can facilitate and fasten the initiation of attentional refreshing, which would result in more time available for refreshing *per se* and thus in improved memory performance. To test this hypothesis, further studies providing a time measurement of refreshing, distinguishing the initiation of refreshing and the refreshing *per se*, are necessary. This would allow us to distinguish whether the presence of a temporally regular structure prompts the initiation of refreshing or speeds up the refreshing *per se* in the elderly.

Overall, the present study revealed that the maintenance in short-term memory of older adults can benefit from the presence of temporal regularities under some conditions. The findings suggest an improvement of attentional refreshing in the presence of a temporally regular structure, notably with attentional refreshing benefitting from guidance of attention over time. It might be argued that the presence of temporal regularities benefited verbal rehearsal as the to-be-memorized material was verbal and the phonological loop was available for maintenance. However, support for the influence of the temporally regular structure on attentional refreshing has been previously provided, notably the benefit of the rhythm persisted under concurrent articulation for young adults (Plancher *et al.*, 2018, Exp. 2).

Working memory is at the core of the cognitive system and its impairment with aging is assumed to mediate the effect of aging on cognition (Salthouse, 1994). Enhancing working memory of older adults might thus contribute to reduce the decremental effect of aging on

general cognition. The potential beneficial effects of music and-music-like material on rehabilitation and cognitive stimulation has been previously shown in other cognitive domains (Bigand *et al.*, 2015). Future studies should provide a better understanding of the cognitive processes involved in the improvement of maintenance in working memory thanks to temporal regularities and extend the present findings to concrete applications aiming to improve working memory of older adults using musical and rhythmic training activities. Indeed, previous research has provided evidence for the link between musical training and memory performance (see Talamini, Altoè, Carretti, & Grassi, 2017 for a review), even in the elderly (Hanna-Pladdy & MacKay, 2011). Because working memory deficits have also been reported for various pathologies, such as dementia (Kirova, Bays, & Lagalwar, 2015), strokes (Martin & Ayala, 2004) or schizophrenia (Starc *et al.*, 2017), these applications could also be broadened to the clinical domain aiming at improving cognitive functions as well as the well-being of these populations.

Synthèse de l'Étude 4

L'Étude 4 avait pour objectif de tester si la présence d'une structure temporelle régulière pouvait bénéficier au maintien en mémoire de travail des adultes âgés tout en s'intéressant à la façon dont leurs capacités cognitives pouvaient influencer ce bénéfice. Un paradigme expérimental identique à celui de l'Étude 2 (expérience 1a) a été utilisé : des séries de six lettres étaient présentées à l'écran puis, après un intervalle de rétention de six secondes, étaient rappelées dans leur ordre de présentation. Un rythme auditif régulier pouvait être présenté durant l'intervalle de rétention et cette condition était contrastée à une condition contrôle silencieuse. Différentes fonctions cognitives (mémoire à court terme, mémoire de travail, inhibition, vitesse de traitement, flexibilité mentale) étaient évaluées à l'aide de tests neuropsychologiques. Les capacités de perception du rythme étaient également mesurées *via* une batterie d'évaluation des habiletés auditives temporelles et sensorimotrices (Battery for the Assessment of Auditory Sensorimotor and Timing Abilities ; Dalla Bella *et al.*, 2017). Si l'une de ces fonctions cognitives ou habiletés perceptives influence le bénéfice attendu des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail des adultes âgés, alors les performances dans le test l'évaluant devraient prédire le bénéfice des régularités temporelles auditives sur les performances de rappel.

Les résultats de cette étude mettent en évidence que les capacités d'inhibition des adultes âgés influencent le bénéfice des régularités temporelles auditives sur le maintien en mémoire de travail. Les participants aux bonnes capacités d'inhibition bénéficiaient de la présence du rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention mais pas les participants aux moins bonnes capacités d'inhibition. Le maintien en mémoire de travail des adultes âgés semble bénéficier de la présence d'une structure temporelle régulière sous certaines conditions. Il semble donc possible d'améliorer le rafraîchissement attentionnel des adultes âgés malgré le déficit de ce mécanisme dans le vieillissement.

Discussion intermédiaire

Prises ensemble, les Études 2 à 4 mettent en évidence que la présence d'une structure temporelle régulière pendant l'intervalle de rétention peut améliorer le maintien en mémoire de travail, et plus particulièrement le rafraîchissement attentionnel, des adultes jeunes et âgés. Les régularités temporelles permettent de canaliser les oscillations attentionnelles au moment de la présentation des événements, mais aussi aux subdivisions de ces régularités (Jones, 2009 ; Large & Jones, 1999). Dans nos études, le rythme utilisé (i.e., un battement toutes les secondes) peut être subdivisé en intervalles de 500 et 250 millisecondes. Le temps nécessaire au rafraîchissement d'un item verbal serait de 43 millisecondes (Vergauwe *et al.*, 2014). Le rafraîchissement de la séquence de six lettres présentée dans chacune des études devrait donc nécessiter environ 258 millisecondes (Plancher, Lévêque, Fanuel, Piquandet, & Tillmann, 2018). Le rythme de rafraîchissement des séquences de lettres serait ainsi congruent avec les subdivisions du rythme auditif présenté durant l'intervalle de rétention, ce qui pourrait expliquer le bénéfice des régularités temporelles auditives sur le maintien en mémoire de travail.

Le bénéfice observé dans les Études 2 et 4 pourrait également être lié à la congruence entre les patterns temporels de la présentation des lettres et ceux du rythme auditif régulier. D'après le modèle *Bottom-Up Multiscale Population oscillators* (Hartley *et al.*, 2016), chaque item serait associé lors de son encodage à un signal contextuel temporel. Un pattern temporel présenté durant l'intervalle de rétention similaire au pattern temporel de l'encodage devrait réactiver le signal temporel contextuel associé à la séquence de lettres et renforcer le lien entre l'item et son signal contextuel temporel. Les performances de rappel seraient alors améliorées.

Pour tester l'hypothèse d'un bénéfice dû à la congruence du rythme auditif avec le rythme de présentation des lettres, une étude complémentaire a été réalisée (voir Annexe A pour davantage de détails sur la méthode et les résultats de l'étude). Le paradigme expérimental était similaire à celui de l'expérience 1a de l'Étude 2 – six lettres étaient présentées séquentiellement à l'écran à un rythme d'une lettre par seconde puis, après un intervalle de rétention de six secondes, les participants procédaient au rappel sériel des

lettres. Pendant l'intervalle de rétention, un rythme auditif régulier pouvait être présenté et était soit constitué de six sons espacés de 1000 millisecondes (de façon identique à Étude 2, rythme auditif congruent à la présentation des lettres) ou de dix sons espacés de 600 millisecondes (rythme auditif non congruent à la présentation des lettres). Ces deux conditions expérimentales étaient comparées à une condition contrôle silencieuse. Les performances de rappel ne différaient pas entre ces trois conditions expérimentales. L'hypothèse d'un bénéfice des régularités temporelles dû à la congruence le rythme de présentation des lettres et le rythme de présentation des lettres ne peut être ni validée ni réfutée.

Les résultats de cette étude ne répliquent pas ceux des Études 2 et 4. L'effet bénéfique du rythme régulier congruent à la présentation des lettres sur les performances de rappel (Étude 2, expérience 1a) semble disparaître lors de l'introduction d'une condition expérimentale supplémentaire avec un rythme non congruent. Puisque l'effet du rythme pourrait persister d'un essai à l'autre (voir par exemple Przybylski *et al.*, 2013 mettant en évidence un effet bénéfique d'une séquence rythmique précédant le traitement de structures langagières alors que la séquence est seulement présentée au début de chaque bloc de six essais), une contamination entre les conditions expérimentales semble possible. L'ajout d'un nouveau rythme a pu rendre l'effet bénéfique des régularités temporelles plus difficile à observer. Les études futures devront étudier plus précisément les conditions favorisant (ou non) le bénéfice apporté par la structure temporelle régulière sur le maintien en mémoire de travail, et ce notamment en s'affranchissant des risques de contamination entre conditions expérimentales.

Les Études 1 à 4 se sont intéressées à (1) l'altération du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement et (2) l'amélioration du rafraîchissement attentionnel en présence de régularités temporelles. Cependant, les mesures du rafraîchissement attentionnel utilisées dans ces études (mesure des temps de réponse reflétant le rafraîchissement, mesure de l'effet du coût cognitif sur les performances de rappel), ainsi que dans l'ensemble de la littérature de la mémoire de travail (et donc à l'exception des travaux de Johnson et collaborateurs, e.g., Johnson *et al.*, 2002) sont des mesures indirectes. Pour identifier une mesure plus directe du rafraîchissement attentionnel, nous avons utilisé l'électroencéphalographie pour mettre en évidence des corrélats électrophysiologiques de ce mécanisme (Partie IV).

PARTIE IV.

MESURE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE DU MAINTIEN EN MÉMOIRE DE TRAVAIL

ÉTUDE 5

Induced-oscillatory activity during visuo-spatial maintenance in working memory

Fanuel, Tillmann, Portrat, Caclin, & Plancher

Article en cours de préparation, retranscrit en version manuscrite.

Note : Par souci de clarté au sein du document de thèse, les références des articles retranscrits en version manuscrite sont incluses dans les références générales à la fin du présent document.

Title: Induced-oscillatory activity during visuo-spatial maintenance in working memory

Authors names: Lison Fanuel ^{a, b, c}, Barbara Tillmann ^{b, c}, Sophie Portrat ^d, Anne Caclin ^{c, e}, & Gaën Plancher ^a

Authors affiliations:

^a Cognitive Mechanisms Research Laboratory, Lyon 2 University, F-69676, Bron, France

^b Lyon Neuroscience Research Center; CNRS, UMR5292; INSERM, U1028; Auditory Cognition and Psychoacoustics team, Lyon, France

^c University Lyon 1, Lyon, France

^d Univ. Grenoble Alpes, CNRS, LPNC, 38000, Grenoble, France

^e Lyon Neuroscience Research Center; INSERM, U1028; CNRS, UMR5292; Brain Dynamics and Cognition Team, Lyon, France

Acknowledgment: This work was supported by a grant from la Région Rhône-Alpes. It was conducted within the framework of the LabEx CeLyA (“Centre Lyonnais d’Acoustique”, ANR-10-LABX-0060) and of the LabEx Cortex (“Construction, Function and Cognitive Function and Rehabilitation of the Cortex”, ANR-11-LABX-0042) of Université de Lyon, within the program “Investissements d’avenir” (ANR-11-IDEX-0007) operated by the French National Research Agency (ANR).

Keywords: induced oscillations, theta-band oscillations, alpha-band oscillations, beta-band oscillations, attentional refreshing, working memory, retention

Abstract

The present study aimed to investigate the cerebral correlates of attentional refreshing involved in the maintenance of visuo-spatial information in working memory. We focused on oscillatory activities underlying these processes, notably in theta, alpha and beta frequency bands, which are known to be involved in working memory maintenance. More specifically, the EEG analyses focused on induced oscillations because of their role in top-down processes.

Participants performed an immediate serial recall task of visuo-spatial locations. Memory load was manipulated by varying the number of sequentially presented locations. Memory load influenced (1) alpha desynchronization in occipito-parietal areas at the beginning of the retention interval, (2) alpha synchronization in right occipital areas later during the retention interval and (3) beta desynchronization in parietal areas during the entire retention interval. Early alpha desynchronization is proposed to be involved in encoding or consolidation processes while later alpha synchronization is playing a role in maintenance. In addition, the findings suggest that induced beta activity can be an oscillatory correlate of attentional refreshing.

1. Introduction

Working memory models converge on the hypothesis that attention is crucial in maintaining information for ongoing cognitive activity. In particular, attention is assumed to be involved in maintenance *via* a specific mechanism: attentional refreshing (Barrouillet, Bernardin, & Camos, 2004; Barrouillet, Bernardin, Portrat, Vergauwe, & Camos, 2007; Johnson, 1992). In contrast to the maintenance mechanism of verbal rehearsal (Baddeley & Hitch, 1974), which is specific to verbal information, attentional refreshing is proposed as a domain-general mechanism involved in the maintenance of information of different nature, including verbal, visual, and spatial information (e.g., Camos, 2017; Mora & Camos, 2013; Vergauwe *et al.*, 2009, 2010, 2012). Refreshing information consists in reactivating its memory trace, thus allowing for the maintenance of an activation level that is sufficient to prevent its forgetting (Barrouillet *et al.*, 2004; Barrouillet & Camos, 2007; Vergauwe & Cowan, 2015). As attentional refreshing is defined as a self-initiated mechanism (Faniel, Plancher, Monsaingeon, Tillmann, & Portrat, 2018; Johnson, 1992; Raye, Johnson, Mitchell, Greene, & Johnson, 2007; Vergauwe, Camos, & Barrouillet, 2014; Vergauwe & Cowan, 2014), time-frequency analyses of brain oscillations seem to be an ideal method for its investigation.

Previous studies of neural oscillations during maintenance in working memory mainly focused on theta and alpha-band oscillations (e.g., Hsieh & Ranganath, 2014; Mathewson *et al.*, 2011; Tuladhar *et al.*, 2007). Most of the time, induced oscillations were not distinguished from evoked ones. To our knowledge, only one study has investigated the role of induced oscillations during verbal maintenance in working memory (Deiber *et al.*, 2007). Their findings

suggested that induced oscillations in the beta frequency range are involved in the maintenance of verbal information in working memory. Our study investigated induced oscillatory activity in the three frequency ranges (theta, alpha and beta) during maintenance of visuo-spatial information.

Theta-band oscillations reflect cognitive control

Previous findings have suggested theta oscillations to be involved in various cognitive processes (Kahana, Seelig, & Madsen, 2001) such as maze navigation, which involves memory processes (Hsieh & Ranganath, 2014; Kahana, 2006; Kahana *et al.*, 1999), and working memory (e.g., Jensen & Tesche, 2002). Oscillations in the theta-band frequency range in frontal midline regions have been related not only to the encoding of new information in working memory (Klimesch, 1999; Onton, Delorme, & Makeig, 2005), but also to recall and maintenance processes (Tesche & Karhu, 2000). For example, the amplitude of frontal-midline theta during the retention period of a modified Sternberg task (Sternberg, 1966) depends on the amount of visually presented letters, with increased amplitude for higher memory load (Jensen & Tesche, 2002).

Frontal-midline theta power also increases in tasks requiring cognitive control to select, focus, or orient attention to specific information (Başar *et al.*, 2001; Cavanagh & Frank, 2014; Nigbur *et al.*, 2011). For example, in a Go-No Go paradigm, frontal-midline theta power was stronger for No-Go trials than for Go trials, the former requiring cognitive control to inhibit the automatic response but not the latter (Nigbur *et al.*, 2011). These findings suggest a more general role of frontal-midline theta in processes involving cognitive control rather than a specific role in maintenance of items in memory. In agreement with this hypothesis, the theta-gamma neural code theory (Lisman & Idiart, 1995; Lisman & Jensen, 2013) proposes a role of theta oscillations during maintenance that might reflect control-related processes. This theory relies on three main proposals. First, each item representation is maintained in a given gamma cycle. A neuronal assembly firing during one given gamma cycle constitutes a specific pattern representing the item. Second, a sequence of items is maintained through successive gamma cycles. Third, gamma cycles are nested in theta oscillation, and the theta oscillation provides a temporal delimitation of the multi-item sequence (Lisman & Jensen, 2013; Raghavachari *et al.*, 2001; Frédéric Roux & Uhlhaas, 2014). In other words, theta

oscillations indicate the beginning and the end of the sequence (i.e., the sequence of gamma cycles), thus avoiding confusion between successive repetitions of the sequence.

Theta-gamma neural code theory (Lisman & Idiart, 1995; Lisman & Jensen, 2013) can account for the increase of frontal-theta oscillations with increased memory load (Jensen & Lisman, 1998). When more item representations need to be maintained (i.e., higher memory load), more neurons are firing during one theta cycle (i.e., firing of neurons assemblies representing each items). Because oscillation amplitude is assumed to depend on the number of neurons firing within an oscillatory cycle (Jacobs, Kahana, Ekstrom, & Fried, 2007), theta amplitude should be increased with increased memory load. Theoretically, this proposal is consistent with the relation between an average memory span (i.e., seven plus or minus two, Miller, 1956) and the number of gamma cycles that can be nested in one theta oscillation (i.e., between four to eight gamma cycles in one theta oscillation; Lisman & Idiart, 1995). Empirical evidence is also in agreement with the theta-gamma coupling hypothesis: Frontal-midline theta and left frontal gamma oscillations seem to be coupled during word maintenance (Schack *et al.*, 2002) and a decrease in the power of theta-gamma coupling is related to memory decline in patients with mild cognitive impairment (Moretti *et al.*, 2009).

Alpha-band oscillations are involved in visuo-spatial maintenance and inhibition processes

Alpha-band oscillations have also been related to working memory processes and specifically to maintenance. A consensus seems to emerge for a role of alpha desynchronization (i.e., a diminution in alpha power relative to a baseline) in task-related brain areas during maintenance. For visual working memory (see also Kaiser, Heidegger, Wibrat, Altmann, & Lutzenberger, 2007 for converging data for auditory short-term memory), alpha desynchronization in occipital areas is higher during the maintenance of visual information as compared to verbal information visually presented (Gevins, Smith, McEvoy, & Yu, 1997). During maintenance of visual information, alpha desynchronization in occipitoparietal areas increases with increased memory load (Fukuda & Woodman, 2017). Increase in alpha desynchronization is asymptotic to the maximum memory span of individuals. Lateralization of alpha desynchronization in occipital regions depends on the lateralized presentation of the to-be-maintained information, with a stronger desynchronization in

regions contralateral to the stimulus presentation (de Vries *et al.*, 2017; Foster, Sutterer, Serences, Vogel, & Awh, 2016; Fukuda & Woodman, 2017; Myers *et al.*, 2015).

In contrast to alpha desynchronization, the role of alpha synchronization (i.e., an increase in alpha power relative to a baseline) is still a matter of debate, with studies attributing a role in either maintenance (Jensen, Gelfand, Kounios, & Lisman, 2002; Obleser, Wostmann, Hellbernd, Wilsch, & Maess, 2012; Tuladhar *et al.*, 2007) or inhibition processes (Bastiaansen, Posthuma, Groot, & De Geus, 2002; Bonnefond & Jensen, 2012; Freunberger, Fellingner, Sauseng, Gruber, & Klimesch, 2009; Jensen & Mazaheri, 2010; see also Mathewson *et al.*, 2011 for a review). Alpha synchronization increases in task-unrelated brain areas with increased memory load during the retention interval in auditory (Albouy, Bouet, Sanchez, Caclin, & Tillmann, 2012; Obleser *et al.*, 2012) and visual memory tasks (Jensen *et al.*, 2002; Tuladhar *et al.*, 2007). Alpha synchronization is proposed to reflect the inhibition of perceptive information irrelevant to the ongoing task (Bastiaansen *et al.*, 2002). In agreement with this inhibition hypothesis, alpha synchronization prior to irrelevant (e.g., not-to-be-memorized) stimuli depends on the predictable amount of interference between the irrelevant stimulus and the to-be-memorized information (Bonnefond & Jensen, 2012). The more similar the irrelevant stimulus is to memoranda, the higher the alpha synchronization. These findings suggest that alpha synchronization might serve to prevent irrelevant sensory information to access working memory (Freunberger *et al.*, 2009; Jensen & Mazaheri, 2010; Lim, Wöstmann, & Obleser, 2015; Wilsch, Henry, Herrmann, Herrmann, & Obleser, 2018).

Beta-band oscillations and the status quo hypothesis

The relation between beta-band oscillations and maintenance in working memory has rarely been investigated. Analyses of beta oscillations in frontal midline sensors during the encoding of visually-presented letters highlighted a slight power increase after the presentation of each new, to-be-memorized information in comparison to to-be-ignored items (Onton *et al.*, 2005). During the maintenance of abstract visual information, beta power increased in occipito-parietal and frontal regions as compared to a no-maintenance condition (Tallon-Baudry *et al.*, 2001, 1998, 1999). Beta oscillations thus seem to be involved in working memory encoding and maintenance processes, but their role remains unclear up to now.

A review of the role of beta oscillations in motor and cognitive functioning suggests that an increase of beta power might reflect the maintenance of the *status quo* (Engel & Fries, 2010), that is the maintenance of the current cognitive (or motor) status. A power decrease occurs when the current status is disturbed by a new event. Maintaining the status quo can be conceived as maintaining items currently activated in working memory. Based on the empirical evidences for an increase in beta power during retention (Tallon-Baudry *et al.*, 2001, 1998, 1999), one can make the hypothesis that an increase in the beta-band frequencies might reflect maintenance processes.

Distinguishing induced from evoked oscillatory activities during maintenance in working memory

Most studies investigating oscillatory activity during maintenance in working memory analyzed a combination of both time-locked and not time-locked activities during the time period of interest. Because the evoked component is not removed from each individual trial, evoked, time-locked, oscillations are not distinguished from induced oscillations. Evoked activities have been proposed to reflect stimulus-driven mechanisms while induced activity rather reflects processes with a loose time relationship to the stimulus presentation. Several studies have investigated evoked potentials related to maintenance of visual and/or auditory information which were elicited by the stimulus that has been presented and need to be memorized (Guimond *et al.*, 2011; Lefebvre *et al.*, 2013; Vogel & Machizawa, 2004). Two different event-related potentials were highlighted, Sustained Posterior Contralateral Negativity (also called Contralateral Delay Activity, Vogel & Machizawa, 2004) and Sustained Anterior Negativity, reflecting the maintenance of visual and auditory information, respectively. The amplitude of both event-related potentials increases with the number of to-be-remembered items and reaches an asymptotical level corresponding to the memory span of participants (Guimond *et al.*, 2011; Lefebvre *et al.*, 2013; Vogel & Machizawa, 2004).

In the absence of explicit instructions, maintenance processes, or at least attentional refreshing, are not-stimulus-driven. Induced activity is thus more likely to reflect these processes. Induced oscillations differ from evoked responses in their temporal relationship to stimulus presentation (Bastiaansen & Hagoort, 2003; Tallon-Baudry *et al.*, 1998). Evoked oscillations are emerging from single-trial averages. They reflect processes occurring with always the same latency regarding the stimulus presentation and are thus proposed to be

involved in bottom-up processes, driven by the stimulus presentation. Induced oscillations can be observed when the evoked component (i.e., the signal averaged across trials) is removed from each individual trial. Only oscillations appearing with a temporal jitter regarding the stimulus presentation remain, induced oscillations are thus proposed to reflect self-initiated processes modulated, rather than evoked, by internal or external events (Bastiaansen & Hagoort, 2003). To the best of our knowledge, only one study distinguished the role of evoked and induced oscillations during working memory maintenance. In this study, Deiber and colleagues (2007) recorded oscillatory activity during a verbal n -back task. Deiber and colleagues (2007) distinguished the role of evoked and induced oscillations during working memory maintenance. Three main results arose from contrasting a higher memory load condition (i.e., $n = 2$) to a lower memory load condition ($n = 1$). First, and consistently with previous findings reported above (Jensen & Tesche, 2002), frontal-midline theta activity was modulated by memory load, with greater power with higher memory load. Removing evoked component from oscillatory activity highlighted the induced nature of the frontal-midline theta component increasing with memory load. Because its memory-load modulation was specific to non-matching trials, the induced frontal-midline theta was proposed to reflect the incorporation and maintenance of an additional item in working memory. This hypothesis is based on two arguments: (1) sustained frontal-midline theta activity occurs only after the response in 2-back matching trials and (2) two consecutive matches almost never occur, making retention of the matching item irrelevant and thus explaining the absence of frontal-midline theta following matching items (Deiber *et al.*, 2007). Second, neither induced nor evoked alpha activity significantly differed depending on memory load. Because both synchronization and desynchronization in alpha-band activity are related to maintenance processes, Deiber and colleagues (2007) suggested that the combination of various experimental factors implicating different cognitive functions could have caused both increase and decrease in alpha power and thus hide alpha-band modulations. We further suggest that the verbal nature of information used in their study might not have elicited alpha desynchronization because alpha desynchronization is involved in the maintenance of visuo-spatial information rather than verbal information (Gevins *et al.*, 1997). Moreover, if we consider the role of alpha in inhibition of sensory information it is not relevant in the Deiber's study because in a n -back task each additional item should be incorporated in working memory. Third, a memory load effect was highlighted in induced beta oscillatory activity in

parietal regions with a predominance in the right hemisphere (Deiber *et al.*, 2007). This modulation was suggested to reflect maintenance of memory items. Because right parietal regions are involved in attentional networks (Corbetta & Shulman, 2002), the induced beta modulation with higher memory load was proposed to be related to attentional demand driven by higher memory demands and thus to reflect maintenance processes.

It is worth pointing out that *n*-back tasks are not ideal for investigating maintenance in working memory. Updating processes involved in *n*-back tasks rely various cognitive processes: encoding an additional information, maintenance of previously seen information, retrieving memory traces, comparing the current information to the one retrieved, and deleting the no-longer relevant items (Jha & McCarthy, 2000). All these processes are occurring during the same time period. Thus, maintenance processes cannot be disentangled from other cognitive processes involved in the *n*-back task.

The present study

The present study investigated oscillatory correlates of attentional refreshing. Attentional refreshing is a self-initiated mechanism (Johnson, 1992; Johnson, McCarthy, Muller, Brudner, & Johnson, 2015; Raye, Johnson, Mitchell, Greene, & Johnson, 2007) that allows maintaining information in working memory by reactivating their representations (Barrouillet *et al.*, 2004, 2007; Cowan, 1999; Vergauwe & Cowan, 2015). Thus, the EEG analyses focused on induced oscillations that are proposed to reflect endogenous processes (Bastiaansen & Hagoort, 2003; Tallon-Baudry *et al.*, 1998). To provide a clearer temporal delimitation of working memory processes, a pre-load paradigm was used. A varying number of visual items (i.e., zero, two or four squares randomly located on the screen) were sequentially presented and followed by a retention interval preceding serial recall. To prevent the use of articulatory rehearsal, spatial location of visual items had to be memorized and serially recalled after a two-second retention delay. Induced theta, alpha and beta oscillatory activities during the retention period were investigated using the same frequency band definition as in Deiber and colleagues (4-8 Hz, 8-12 Hz, 15-25 Hz, respectively).

Frontal-midline theta power was expected to increase with memory load. Alpha oscillations were investigated despite the absence of alpha power modulation in Deiber *et al.* (2007). This was motivated by (1) the extensive literature showing a relationship between

alpha and maintenance (or inhibitory processes, e.g., Mathewson *et al.*, 2011; Tuladhar *et al.*, 2007) and (2) the possibility that alpha modulations were hidden due to various cognitive processes involved in the *n*-back paradigm (Deiber *et al.*, 2007). Because of the consensus about the involvement of alpha desynchronization in task-related brain regions during maintenance (de Vries *et al.*, 2017; Fukuda & Woodman, 2017; Myers *et al.*, 2015), we expected increased alpha desynchronization in posterior brain areas with increased memory load. Because the short-term memory task used in the present study only manipulated memory load and no interfering information was presented, we assume that experimental manipulations did not involve variation in the amount of inhibition depending on memory load. Thus, an increase of alpha synchronization would suggest that alpha synchronization is related to maintenance processes. Beta oscillatory activity was also assumed to vary depending on memory load (Deiber *et al.*, 2007; Tallon-Baudry *et al.*, 2001, 1998, 1999). More specifically, an increase in induced beta power in parietal regions with increased memory load was expected.

2. Method

2.1. Participants

Participants were selected from 73 healthy young adults who had participated in a pretest experiment. Selection was based on participants' performance level at recall (see Fanuel, Plancher, Monsaingeon, Tillmann, & Portrat, 2018 for a detailed description of the experimental paradigm of the behavioral experiment), measured at least one month before the EEG experiment. During the behavioral screening session, serial recall of spatial locations was evaluated with sequences of one, two, three, four or five locations. Because the main EEG experiment focused on perfectly recalled trials, only participants who perfectly recalled at least half of sequences of length up to four locations were selected for the EEG experiment to minimize EEG trial rejection because of inaccurate recall. Eighteen healthy young adults (7 women, 21.94 ± 2.96 years-of-age, ranged between 18 to 28) participated in the EEG experiment. All participants were right-handed as evaluated by Edinburg handedness assessment (Oldfield, 1971). They voluntarily participated to the study without any compensation and gave written informed consent. None of the participants reported neurological or psychiatric disorders.

2.2. *Experimental task*

2.2.1. Material

One grid of 16 black-outlined squares positioned randomly on a white background was created (see Figure 1). This grid was used as a frame for the presentation of the memoranda and was the same for all trials. Random locations allowed us to minimize the use of a verbal code for maintenance. The to-be-remembered location was indicated by coloring a given square of the grid in blue. Sequences of two and four locations were created with the constraint that a given location was only presented once in a trial. All locations were presented equally often across the experiment. The experiment was programmed with OpenSesame (Mathôt, Schreij, & Theeuwes, 2012).

2.2.2. Procedure

Each trial began with the information about the number of to-be-remembered items (zero, two or four). This information remained on the screen until participants' mouse click. Then, a black cross was presented in the center of the white screen for a random duration varying between 1500 and 2000 ms. This was followed by the presentation of the to-be-remembered locations at a pace of one location per second. After the presentation of the to-be-remembered items, a retention interval was introduced. The retention interval could be either empty and lasting two seconds (constituting the without processing task version of the paradigm, Figure 1) or filled with sequentially presented digits and lasting for about 12 seconds. For this later version, participants performed an even/odd judgment on the digits, which were presented either paced by the participants' response speed (Fanuel *et al.*, 2018; Vergauwe *et al.*, 2014) or computer paced with a fixed timing. The presentation of the three types of retention intervals was blocked (one block for each type of retention interval with 60 trials per block), and their order of presentation was counterbalanced across participants following a Latin square. In the present report, the analyses are restricted to the trials without processing task as we focused here on maintenance excluding other working memory processes.

A serial recall test immediately followed the retention delay. An empty grid was presented, and participants had to recall locations in their order of appearance by sequentially clicking on the corresponding square in the grid. A blue square appeared in the selected

location and remained on the screen until the end of the trial. Recall accuracy was recorded for each recalled location.

The experiment started with two training trials for the memory task: the to-be-memorized locations were presented and immediately followed by the empty grid indicating recall. Participants were then trained on the parity judgment task.

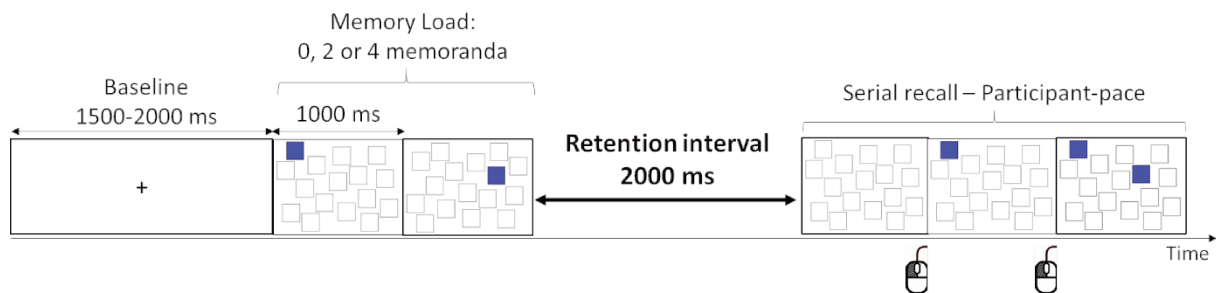


Figure 1. Schematic representation of experimental paradigm without processing task during the retention interval for trials with two memoranda. EEG analyses focused on the 2000-ms retention interval.

At the beginning of each block, participants were instructed about the task they had to perform. For the version without processing task (data reported here), participants were informed that no digit would be displayed between the presentation of the locations and the recall, and that their aim was to not forget the to-be-remembered information. For the versions with parity judgment task, participants were informed that digits would be displayed between the presentation of locations and the recall and that their aim was to be as fast and accurate as possible for judging digits while not forgetting to-be-memorized information. No indication was given regarding the pace of the digit presentation. Following instructions, three training trials were presented, one for each memory load condition (zero, two or four locations). The experimenter remained with the participant during instructions and training to make sure of the understanding of the task. This also allowed for checking the EEG recording quality and electrode impedances. Examples were followed by 60 trials with 20 trials per memory load. Memory load changed randomly from trial to trial.

2.3. Electrophysiological recordings

Continuous EEG was recorded using Brain Vision amplifier system (BrainProducts, Germany) from 64 Ag/AgCl active scalp electrodes. Electrodes were embedded in an ActiCap system (extended International 10-20 system; Oostenveld & Praamstra, 2001). In addition, one electrode was placed on the nose for referencing the signal and four electrooculogram

(EOG) electrodes were positioned on the outer canthi of each eye and above and below the left eye to measure blinks, vertical and horizontal eye movements. All sensor activity was recorded on-line using BrainVision Recorder (electrode impedance $<10\text{ k}\Omega$, 500 samples per second) with respect to a ground electrode positioned between Fp1 and Fp2. Electrodes were filled with electrolyte gel. Participants were tested individually in a testing room and were instructed to minimize their movements, muscle tension and blinking during the trials and in particular during the retention period. Participants were informed that they could take advantage of the breaks between trials to blink or move.

For one of the participants, the EEG signal was not recorded because of a technical problem during the experiment. EEG data of 17 participants were thus analyzed (7 women, 21.76 ± 2.95 years-of-age).

2.4. EEG analyses

2.4.1. Signal processing

Data analyses were performed with Brainstorm (Tadel, Baillet, Mosher, Pantazis, & Leahy, 2011), which is freely available for download online under the GNU general public license. Only perfectly recalled trials were analyzed. Signal was high-pass and low-pass filtered at 0.5 Hz and 70 Hz, respectively, and a notch filter at 50 Hz was applied. Manual inspection of each signal across the entire experiment in combination with power spectrum analysis (Welsh's method) was used to identify electrodes with artifacts. These electrodes were interpolated with averaged signal of neighbor EEG electrodes closer than five centimeters. Signal of all electrodes was re-referenced with the averaged signal of all EEG electrodes. Ocular artifacts were corrected using Independent Component Analysis (ICA, Delorme, Sejnowski, & Makeig, 2007).

After the processing of the continuous signal of each block, recordings were segmented from 1500 ms before appearance of the first to-be-memorized item (or 1500 ms before the beginning of the retention interval in the zero memoranda condition) to the end of the retention interval. Every segment was visually inspected to detect remaining artifacts due to eye movements during the fixation cross (which was used as baseline for signal normalization) or the retention interval and rejected if appropriate. Channels with oscillations of more than $50\text{ }\mu\text{V}$ during more than 50 ms were identified as bad (Guimond *et al.*, 2011).

The entire epoch was rejected when more than five channels were identified as bad (criterion adapted from Junghöfer, Elbert, Tucker, & Rockstroh, 2000). If less than five channels were identified as bad, these specific channels were rejected and not interpolated. This led to the rejection of one channel for three participants, and of two channels for another participant. After trial rejection based on memory performance and artifacts, 19 ± 2 trials were analyzed for zero and two memoranda conditions (min = 13 and for zero memoranda and two memoranda respectively, max = 20 for both conditions) and 18 ± 2 trials for the four memoranda condition (min = 10, max = 20) on average per participant (see, for example, Deiber *et al.*, 2007 for oscillatory analyses using less than 20 trials in one condition).

2.4.2. Time-frequency analyses

To enable us analyzing stimulus-induced activity, evoked potentials were calculated for each memory load condition. Evoked potentials were then removed from each single trial and only the induced-activity remained (Deiber *et al.*, 2007; Tallon-Baudry *et al.*, 1996; Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Pernier, 1997; Tallon-Baudry *et al.*, 1998). Time-frequency power maps were then computed for each trial convoluted with a family of Morlet wavelets (8 cycles width) for frequency band ranging between 1 and 70 Hz with a step of 1 Hz (adapted from Bertrand, Bohorquez, & Pernier, 1994).

Time-frequency signals were normalized for each condition using event-related perturbation method that evaluates the deviation from the mean over the baseline. A 500-ms baseline was selected during the fixation cross, with a delay of at least 500 ms from the presentation of the fixation cross (depending on the jitter introduced in the presentation time of the fixation cross) and 500 ms prior to the presentation of the first spatial location (or to the beginning of the retention interval in the zero memoranda condition).

2.5. *Regions of interest and data analyses*

To improve signal/noise ratio, electrodes were grouped into regions of interest (ROIs). To identify relevant ROIs, time-frequency maps were averaged across experimental conditions and activity at each time point was compared to baseline for each electrode in each frequency band. Electrodes were grouped in ROIs for each frequency band.

- **Theta ROIs:** Induced theta activity was expected to be modulated in the frontal areas, in particular the frontal midline electrodes (Fz, AFz). Only activity recorded in these electrodes was analyzed.
- **Alpha ROIs:** Electrodes were grouped in ROIs based on (1) their spatial position from one to each other, with only neighboring electrodes included in the same ROI, (2) activity significantly differing from baseline during the same time period and (3) whether the difference from baseline was positive or negative and resulted in two distinct ROIs: an occipito-parietal ROI including P1, P3, Pz, P2, P4, PO3, POz, PO4, O1, Oz, O2 and a right occipital ROI including Oz, O2, PO8, PO4, P6, P8. This also allowed us to define the time-interval of interest (0 – 500 ms for the first ROI, 850 – 1700 for the second one).
- **Beta ROIs:** As for defining alpha ROIs, only neighboring electrodes were grouped in the same ROI. Because activity averaged across conditions was significantly lower than baseline all over the scalp during the entire retention interval (i.e., from 0 to 2000 ms), two ROIs were selected around activity peaks in each hemisphere where the signal amplitude was maximal (parietal regions). The right parietal ROI included P2, P4, CP2, CP4, CP6. The left parietal ROI included P1, P3, CP1, CP3, CP5. To provide a better time resolution, the retention interval was divided in four 500-ms-duration time intervals (0-500 ms, 500-1000 ms, 1000-1500 ms and 1500-2000 ms).

Signal power was averaged during time-intervals within each of the ROIs and analyzed with one-way ANOVAs with memory load (0, 2, 4 memoranda) as within-participant factor. Helmert contrasts were computed, comparing no-memorization (zero memoranda) to memorization (two and four memoranda) conditions, and two memoranda to four memoranda conditions. Following the exact same procedure, confirmatory analyses were conducted on the electrode with maximal amplitude in each ROI.

3. Results

3.1. Behavioral results

A one-way ANOVA was conducted on mean percentage of serial recall with the number of memoranda (2, 4) as within-participant factor. While serial memory performance was at ceiling for the two memoranda condition ($M = 100 \pm 0 \%$), the percentage of locations

correctly recalled in order was slightly, but significantly lower in the four memoranda condition ($M = 97.3 \pm 3.8 \%$, $F(1, 16) = 8.56$, $p = .01$, $\eta^2 = .35$).

3.2. EEG results

3.2.1. Theta-band activity (4-8 Hz)

The averaged signal across experimental conditions did not significantly differ from baseline at any time during the retention interval. As modulations in frontal-midline theta with increased memory load is a robust finding in previous studies (Deiber *et al.*, 2007; Jensen & Tesche, 2002), statistical analyses were performed despite the absence of difference between averaged signal and baseline. Theta power in Fz was averaged between 965 and 2000 ms based on Deiber *et al.* (2007) findings. The memory load effect did not reach significance neither at Fz ($F(2,32) = 2.43$, $p = .10$) nor in AFz ($F(2,32) = 2.37$, $p = .11$).

3.2.2. Alpha-band activity (8-12 Hz)

Two components emerged from baseline (Figure 2A): an early occipito-parietal decrease (0-500 ms) and a late right occipital increase (850-1700 ms). For the 0-500ms interval, amplitude was maximal at P3 for the first 200 ms and at PO3 from 200 to 500 ms. For the 0-500 ms interval, power in the occipito-parietal ROI was significantly above baseline in the zero memoranda condition, but below baseline in the two and four memoranda conditions. The effect of memory load on mean power was significant ($F(2, 32) = 14.52$, $p < .001$, $\eta^2 p = .48$, Figure 2B) and Helmert contrasts highlighted a significant difference between zero memoranda and more (two and four) memoranda ($p < .001$), but not between two and four memoranda ($p = .80$). The pattern of results was similar for the electrode P3 during the first 200 ms of the interval (memory load effect: $F(2, 32) = 23.23$, $p < .001$, $\eta^2 p = .59$, zero vs. two and four memoranda: $p < .001$, two vs. four memoranda: $p = .725$) and PO3 during the 200-500 ms interval (memory load effect: $F(2, 32) = 14.83$, $p < .001$, $\eta^2 p = .48$, zero vs. two and four memoranda: $p < .001$, two vs. four memoranda: $p = .93$).

For the 850-1700 ms interval, alpha power in the right occipital region significantly increased relative to baseline (Figure 2A) with a maximal amplitude at PO8. The effect of memory load on the mean power across the right occipital ROI was significant ($F(2, 32) = 5.04$, $p = .012$, $\eta^2 p = .24$, Figure 2B), and Helmert contrasts highlighted a significant difference between zero memoranda and two/four memoranda ($p = .022$) and between two memoranda

and four memoranda ($p = .047$). The contrast between zero and two memoranda was not significant ($p = .30$). The pattern of results was similar in PO8 ($F(2, 32) = 3.93, p = .030, \eta^2 p = .20$, zero vs. two and four memoranda: $p = .033$, two vs. four memoranda: $p = .097$).

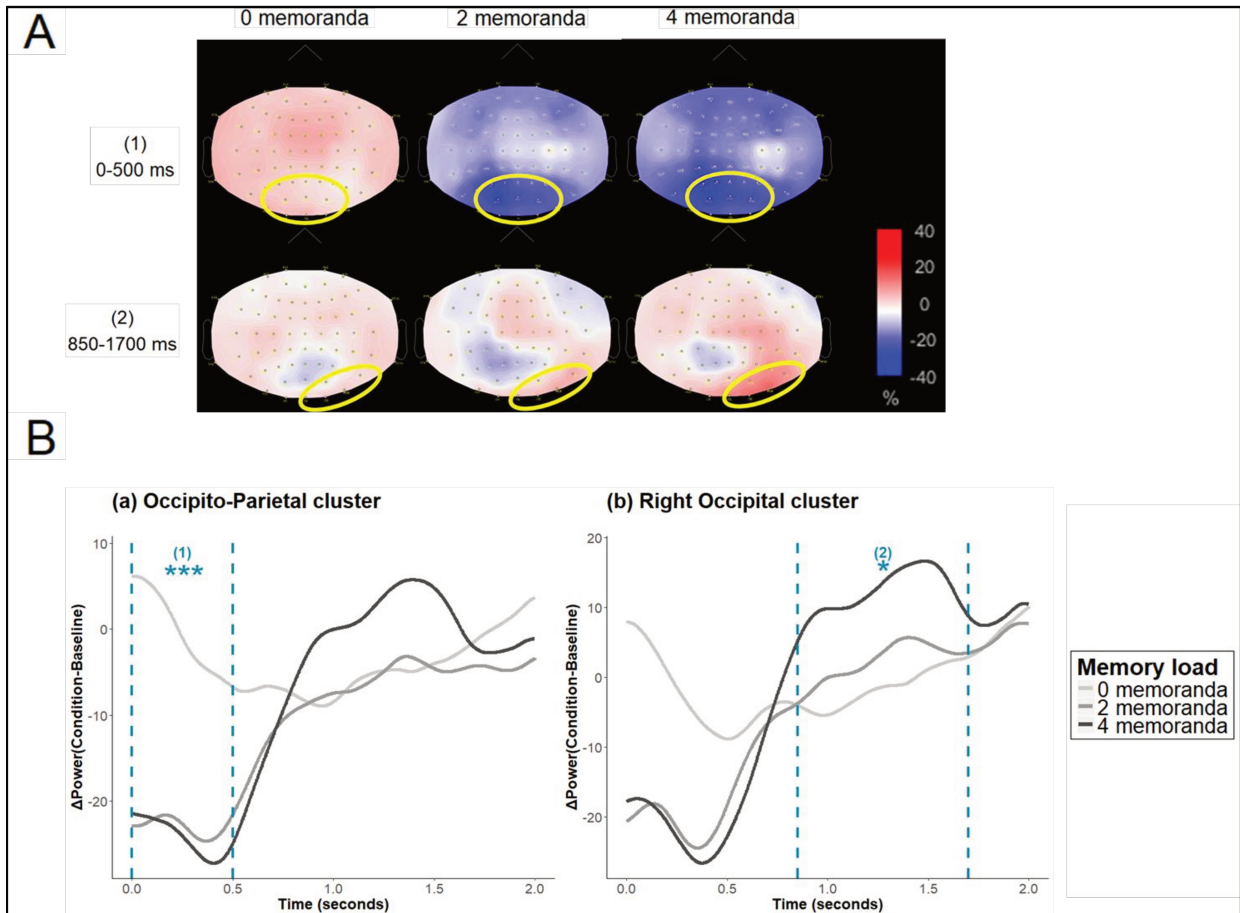


Figure 2. Mean induced alpha power relative to baseline depending on memory load conditions (0, 2, 4 memoranda). (A) Signal averaged across time-intervals (1) 0-500 ms and (2) 850-1700 ms with occipito-parietal (P1, P3, Pz, P2, P4, PO3, POz, PO4, O1, Oz, O2, up line) and right occipital (Oz, O2, PO8, PO4, P6, P8, bottom line) ROIs circled in yellow. (B) Signal averaged in occipito-parietal ROI and right occipital ROI. Unit: Percentage of amplitude modulation relative to the baseline. Vertical dashed lines indicate time intervals of significance in each ROI, $*p < .05$, $***p < .001$

3.2.3. Beta-band activity (15-25 Hz)

Two parietal ROIs were selected around activity peaks in each hemisphere with maximal amplitude in CP4 and CP3 for right and left ROIs, respectively. Over the entire retention interval, the memory load effect was significant for the left parietal ROI ($F(2, 32) = 10.90, p < .001, \eta^2 = .41$): Helmert contrasts showed significant differences between zero and more (two and four) memoranda ($p < .001$), but not between two and four memoranda ($p = .778$). The same pattern of results was observed for CP3 (memory load effect: $F(2,$

32) = 10.80, $p < .001$, $\eta^2 p = .40$, zero vs. two and four memoranda: $p < .001$, two vs. four memoranda: $p = .349$). The memory load effect was neither significant for the right parietal ROI ($F(2, 32) = 1.96$, $p = .158$) nor at CP4 ($F(2, 32) = 2.24$, $p = .123$).

In the 0-500 ms interval, the memory load effect was significant for left and right parietal ROIs ($F(2, 32) = 13.94$, $p < .001$, $\eta^2 p = .47$ and $F(2, 32) = 7.18$, $p = .003$, $\eta^2 p = .31$, respectively). For the left parietal ROI, Helmert contrasts highlighted a significant difference between zero memoranda and more (two and four) memoranda ($p < .001$), but not between two and four memoranda ($p = .278$). The same pattern of results was observed for the electrode with maximal amplitude CP3 (memory load effect: $F(2, 32) = 13.00$, $p < .001$, $\eta^2 p = .45$, zero vs. two and four memoranda: $p < .001$, two vs. four memoranda: $p = .349$). For the right parietal ROI, both contrasts were significant ($p = .003$ for zero vs. two and four memoranda, $p = .046$ for two vs. four memoranda, Figure 3B). The same pattern of results was observed on the electrode with maximal amplitude CP4 (memory load effect: $F(2, 32) = 5.63$, $p = .008$, $\eta^2 p = .26$, zero vs. two and four memoranda: $p = .014$, two vs. four memoranda: $p = .041$).

For the other time intervals, the memory load effect was significant for the left parietal ROI ($F(2, 32) = 5.97$, $p = .006$; $\eta^2 = .27$, $F(2, 32) = 7.66$, $p = .002$, $\eta^2 = .32$, $F(2, 32) = 8.59$, $p < .001$, $\eta^2 = .35$, for 500-1000 ms, 1000-1500 ms and 1500-2000 ms, respectively), with Helmert contrasts showing significant differences between zero vs. two and four memoranda ($p = .002$ for 500-1000 ms, $p < .001$ for 1000-1500 ms and 1500-2000 ms), but not between two and four memoranda ($p = .62$, $p = .259$, $p = .162$ for 500-1000 ms, 1000-1500 ms and 1500-2000 ms, respectively). The same pattern of results was observed for the electrode with maximal amplitude CP3 ($F(2, 32) = 6.73$, $p = .004$, $\eta^2 = .30$, zero vs. two and four memoranda: $p = .001$, two vs. four memoranda: $p = .359$ for 500-1000 ms; $F(2, 32) = 7.66$, $p = .002$, $\eta^2 = .32$, zero vs. two and four memoranda: $p < .001$, two vs. four memoranda: $p = .422$ for 1000-1500 ms; $F(2, 32) = 10.76$, $p < .001$, $\eta^2 = .40$, zero vs. two and four memoranda: $p < .001$, two vs. four memoranda: $p = .158$ for 1500-2000 ms).

For the right parietal ROI, no memory load effect was significant ($F_s < 1$ for 500-1000 ms and 1000-1500 ms, $F(2, 32) = 1.75$, $p = .19$ for 1500-2000 ms). This was also the case for the electrode with maximal amplitude CP4 ($F_s < 1$ for 500-1000 ms and 1000-1500 ms, $F(2, 32) = 2.41$, $p = .106$ for 1500-2000 ms).

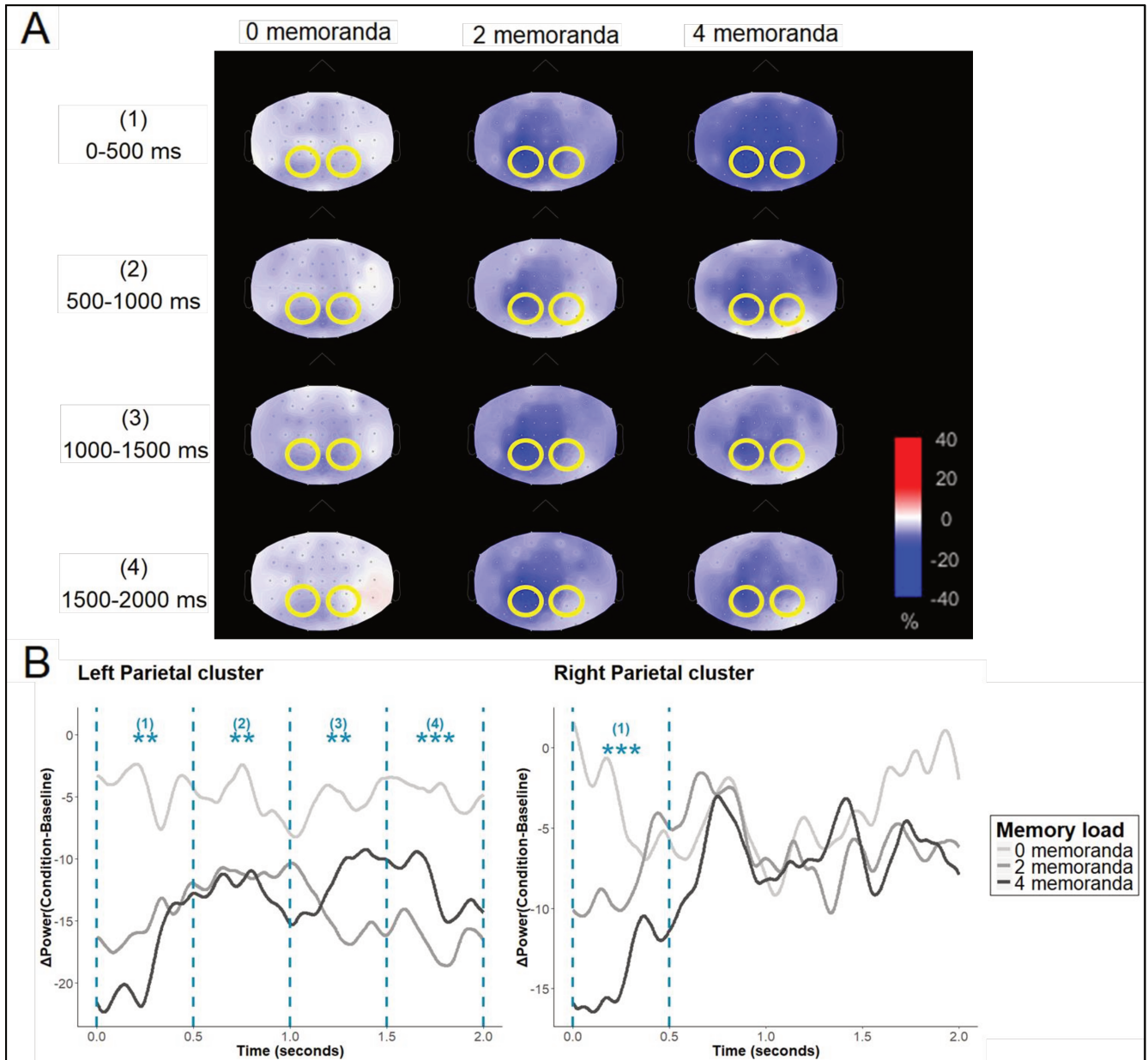


Figure 3. Mean induced beta power relative to baseline depending on memory load conditions (0, 2, 4 memoranda): (A) Signal averaged across time-intervals (1) 0-500 ms, (2) 500-1000 ms, (3) 1000-1500 ms and (4) 1500-2000 ms. Left parietal (P1, P3, CP1, CP3, CP5) and right parietal (P2, P4, CP2, CP4, CP6) ROIs circled in yellow. (B) Signal averaged in left and right parietal ROI. Unit: Percentage of amplitude modulation relative to the baseline. Vertical dashed lines indicate time intervals of significance in each ROI, ** $p < .01$, *** $p < .001$

4. Discussion

The present study investigated the role of induced oscillations during visuo-spatial maintenance in working memory using a pre-load paradigm. Memory load was varied by manipulating the number of sequentially presented memoranda (two or four squares' location). A control condition consisted in a blank interval without memoranda. Induced oscillations in theta, alpha and beta frequency bands were analyzed. Results highlighted that memory load influences induced alpha and beta oscillations. In induced alpha activity, a memory load effect was observed on (1) alpha desynchronization at the beginning of the retention interval and (2) alpha synchronization later during the retention interval. In induced beta activity, a memory load effect was observed at the beginning of the retention interval in the right parietal regions and depended on the number of memoranda. Over left parietal areas, beta desynchronization was stronger during the entire retention interval when maintenance was required than in the control condition (no-memorization) but did not depend on the number of memorized items. No memory load effect was observed in the theta band.

Memory load effect on induced alpha desynchronization and synchronization over occipital areas

Alpha desynchronization in occipito-parietal regions during retention is in agreement with previous results suggesting that alpha desynchronization in task-related brain areas is related to maintenance in working memory (de Vries *et al.*, 2017; Fukuda & Woodman, 2017; Kaiser, Heidegger, Wibral, Altmann, & Lutzenberger, 2007; Myers *et al.*, 2015). In our study, desynchronization was stronger when maintenance was required than in the control condition (i.e., without memorization), but did not depend on the number of memoranda. As (1) the increase occurred at the very beginning of the retention interval and (2) the items were presented sequentially, the increase of alpha desynchronization might reflect the consolidation of the to-be-memorized information (Ricker, Nieuwenstein, Bayliss, & Barrouillet, 2018) as well as the visual processing of the last item. The involvement of alpha desynchronization in the consolidation or visual processing of the last item is even more likely as no perceptual masking occurred immediately after the memoranda's presentation, which

would have allowed stopping the perceptual processing of the last item (Breitmeyer & Ogmen, 2000).

Later in the retention interval, alpha synchronization increased with memory load in right occipital areas. For the role of alpha synchronization during working memory, two main hypotheses have proposed a direct role in either maintenance processes (Jensen *et al.*, 2002; Obleser *et al.*, 2012; Tuladhar *et al.*, 2007) or inhibition processes (Bastiaansen *et al.*, 2002; Bonnefond & Jensen, 2012; Freunberger *et al.*, 2009; Jensen & Mazaheri, 2010; Mathewson *et al.*, 2011). In the present study, memory load was manipulated by varying the number of to-be-memorized items and no interfering items were presented during the retention interval. Increased alpha synchronization, which depended on the number of memorized items, thus seems likely to reflect maintenance processes rather than inhibitory processes. Inhibitory processes do not seem necessary to prevent interference or, at most, they might be used to inhibit stimulation from the environment that are not manipulated nor controlled in the experiment. In that case, the amount of interference should not differ between experimental conditions. Yet, because multiple items had to be maintained, it might be argued that other items can interfere with a given item (Farrell & Lewandowsky, 2002; Lewandowsky & Farrell, 2008; Oberauer, Lewandowsky, Farrell, Jarrod, & Greaves, 2012). Then, if more items have to be maintained, more items can potentially interfere with one given item (i.e., one item in the 2-memoranda condition, three items in the 4-memoranda condition). More inhibition might be necessary when more items are maintained to avoid confusion between them. The occipital localization of alpha synchronization, similar to the one observed prior to a visual to-be-inhibited item (Bonnefond & Jensen, 2012), seems consistent with this idea.

In sum, our results provide converging evidence to the previously reported involvement of alpha desynchronization in task-related brain areas during maintenance in working memory. Because of the early occurrence of alpha desynchronization, it might be suggested that alpha desynchronization reflects either encoding or consolidation rather than maintenance. Alpha synchronization occurred later and seemed to play a role in maintenance processes. However, further studies are required to disentangle whether induced alpha synchronization has a direct role in maintenance processes or an indirect one by preventing interference in working memory.

Memory load effect on induced beta oscillations over parietal areas

Desynchronization in induced beta oscillations with increased memory load was observed in parietal areas. The parietal cortex has been associated to spatial processing (Goodale & Milner, 1992; Mishkin & Ungerleider, 1982; Ungerleider & Haxby, 1994; Zatorre, Mondor, & Evans, 1999). It can thus be assumed that modulations of oscillatory activity in parietal regions as observed in our study reflect the maintenance of visuo-spatial information. As parietal regions are also involved in attentional networks (Corbetta & Shulman, 2002), modulations in induced beta oscillations with higher memory load might also be related to attentional demands due to higher memory demands (Deiber *et al.*, 2007). In agreement with this observation, functional Magnetic Resonance Imagery (fMRI) studies reported intraparietal sulcus activity to the maintenance of visual verbal and non-verbal information (Majerus *et al.*, 2010, 2016). Beta oscillatory activity in parietal regions could thus also reflect the involvement of attentional networks during maintenance in working memory.

The memory load effect on beta desynchronization was observed in both left and right parietal areas, but depended on the number of the to-be-memorized items only in the right hemisphere, which is consistent with the right predominance of the memory load effect in Deiber *et al.* (2007). This might be explained by the distinct roles proposed for left and right parietal areas during maintenance in working memory. Fronto-parietal networks centered around the left intraparietal sulcus are involved in the maintenance of both order and item information while the network centered around the right parietal intraparietal sulcus is involved in order maintenance only (Majerus *et al.*, 2010). The right lateralization of the memory load effect might thus be explained by the relevance of maintaining order information in both Deiber *et al.* (2007) and our study.

In the left parietal areas, beta desynchronization during the retention interval was stronger in the memorization conditions (i.e., two and four memoranda) than in the no-memorization one (zero memoranda) but did not depend on the number of memoranda. One potential explanation could be that participants were recruited based on their high memory performance. This choice was made to reduce trial rejection due to inaccurate recall (EEG analyses focused on perfectly recalled trials). The difference in memory load between two and four memoranda conditions might thus have been insufficient to trigger modulations in left beta activity in participants with high working memory capacities. Behavioral data show that

averaged memory performance is close to ceiling ($100\% \pm 0\%$ and $97.3\% \pm 3.8\%$ of correct recalls for two and four memoranda, respectively), suggesting that both memory load conditions were easy for the highly-performing participants of this study. Further studies are needed to disentangle whether the effect of memory load on beta desynchronization could depend on the working memory span of individuals or might be elicited in high-span participant by increasing the number of to-be-memorized information.

While parietal location of beta modulations observed in the present study is consistent with Deiber *et al.* (2007), it is worth noting that our results differed from theirs with respect to two points, which might be related to differences in the two experimental paradigms. First, the time intervals during which beta oscillatory activity was modulated by memory load occurred earlier in our results (i.e. 0-500) than in theirs (700-1000 ms). This might be explained by differences in cognitive functions involved during the retention delay for the two paradigms: In *n*-back tasks, the presentation of additional information requires encoding of this information, maintenance of previously seen information, retrieving memory traces and comparing them to the current information. In the pre-load paradigm used in the present study, encoding and retrieval processes are temporally distinct from the maintenance during the retention interval. Occurrence of cognitive processes prior to maintenance in a *n*-back task (especially encoding) can thus postpone the occurrence of cognitive processes related to beta-band activity (i.e., maintenance). Second, memory load influenced induced beta *desynchronization* in our study, but beta *synchronization* in Deiber *et al.* (2007). Beta synchronization is proposed to reflect maintenance of the current cognitive status (Engel & Fries, 2010). If the current cognitive set has to be maintained (for example, maintaining in memory the to-be-searched item in a visual search display, Buschman & Miller, 2007), synchronization in beta band increases. If a new event appears, the current cognitive status is disturbed, which would result in a decrease in beta synchronization. Based on mathematical models of information theory, synchronization is argued to be disadvantageous for storing information because of a reduction of entropy (i.e., a measure of the richness of information encoded in a sequence of events, Hanslmayr, Staudigl, & Fellner, 2012; Shannon & Weaver, 1949). Conversely, a higher level of richness of information is associated to desynchronization. Beta desynchronization has been related to encoding and retrieving of information in long-term memory (Hanslmayr *et al.*, 2012). This hypothesis is also supported by empirical

observations of increased beta desynchronization correlated to successful encoding (Hanslmayr, Spitzer, & Bäuml, 2009; Sederberg *et al.*, 2003) and memory performance during old/new recognition (Burgess & Gruzelier, 2000; Khader & Rösler, 2011). Thus, beta desynchronization might be assumed to support indexation of the reactivation of memory traces (Hanslmayr *et al.*, 2012). Because attentional refreshing is proposed to be involved in encoding in long-term memory (Camos & Portrat, 2015) and to consist of the reactivation of memory traces (Rey *et al.*, sous presse; Vergauwe & Cowan, 2015), one might assume that desynchronization of beta oscillation during maintenance can reflect this mechanism.

The discrepant results between either beta synchronization (Deiber *et al.*, 2007) or beta desynchronization (our results) with increased memory load might be explained in the light of a temporal prediction framework. During passive listening of a tone sequence, beta activity in auditory areas¹ is synchronous to the pulse of the sequence (Fujioka *et al.*, 2009). Immediately after a tone presentation, evoked beta activity decreased and was followed by an increase in beta power (also called beta rebound) that increased until the presentation of a new tone (Fujioka *et al.*, 2012). Thus, the longer the interval between two tones is, the stronger is the power increase in beta power (Fujioka *et al.*, 2012; Fujioka *et al.*, 2009). This increase of beta power is proposed to reflect anticipation to the predictive timing of a task relevant cue (Saleh, Reimer, Penn, Ojakangas, & Hatsopoulos, 2010). Beta activity observed in Deiber *et al.* (2007) displayed a similar pattern as the one observed in passive listening of tone sequences: immediately after the presentation of a letter, evoked beta power decreased, and was followed by an increase in induced beta power. In a *n*-back task, varying the *n* value for manipulating the memory load also changes the timing between two relevant stimuli (i.e., the two stimuli to compare). Thus, increase in induced beta power with higher memory load might be assumed to reflect temporal expectancy of the next to-be-compared stimulus rather than maintenance processes. In our study, all items were presented first, and beta activity was analyzed afterwards. No difference in timing expectations could occur depending on memory load conditions because the duration of the retention interval was always the same whatever the memory load of the task.

¹ Note that Fujioka and colleagues (Fujioka, Trainor, Large, & Ross, 2009, 2012) analyzed only activity in auditory areas.

Studies investigating the role of oscillatory activity in temporal predictions (Chang, Bosnyak, & Trainor, 2018; Fujioka, Trainor, Large, & Ross, 2012; Fujioka, Trainor, Large, & Ross, 2009) also provide arguments favoring the interpretation of induced beta desynchronization in maintenance in working memory. During passive listening to an oddball sequence, the temporal occurrence of deviant tones was either predictable or not in the sequence. Induced beta synchronization in the right auditory cortex was stronger prior to predictable deviant tones as compared to unpredictable ones (Fujioka *et al.*, 2009, 2012), suggesting an involvement of beta synchronization in mechanisms underlying predictive timing (predicting when the next stimulus should come up). Stronger desynchronization was further associated with neural markers indicating better prediction of pitch changes (Chang *et al.*, 2018), suggesting that beta desynchronization reflects predictive coding (predicting the content of the next event). To be able to make predictions about a future event presented in a regular sequence, one must maintain temporal information provided by the temporally regular structure. It might thus be assumed that beta desynchronization in the context of predictive coding is related to maintenance in working memory despite the fact that it was not tested as here during the retention interval.

Even though we acknowledge that the link between temporal predictions and our own results as well as the results of Deiber *et al.* (2007) remains speculative, most working memory paradigms involve a high level of rhythmicity in the stimulus presentations and task demands, and thus, presumably, neural mechanisms underlying temporal predictions. To better understand the role of oscillatory activity during working memory processes, further research will thus need to carefully control timing of tasks and items presentation, including removing the currently highly predictable timing used in most studies.

Oscillatory activity in frontal-midline theta did not depend on memory load

Theta oscillations in the frontal-midline electrodes did not significantly differ between memory load conditions. This result was at odds with previous data suggesting a role of this specific component in maintenance processes (Deiber *et al.*, 2007; Jensen & Tesche, 2002). However, during verbal *n*-back tasks, power in frontal-midline was higher for 2-back trials as compared to 0-back and 1-back trials, but did not differ between 0-back (i.e., detection task) and 1-back trials (Deiber *et al.*, 2007; Krause *et al.*, 2000), suggesting that a certain level of memory demand was necessary to trigger scalp-recordable theta activity (Deiber *et al.*, 2007).

It is worth noting that participants in our study were selected based on their memory performance in a more attention-demanding task (i.e., a task involving processing concurrent to maintenance). The level of attentional demand of the EEG task (i.e., only memorization) might have been not enough to trigger an increase in theta activity in participants with high working memory capacities. This would thus be in line with the hypothesis that frontal-midline theta reflects the setting-up of cognitive control necessary for maintenance in working memory and depend on task difficulty (Başar *et al.*, 2001; Cavanagh & Frank, 2014; Nigbur *et al.*, 2011). However, conceptions of “cognitive control” and “task difficulty” are blurry and need to be better defined.

As shown in the present study, frontal-midline theta is not necessarily depending on memory load of the task. Increase of frontal-midline theta might depend on how much resources are required for a given individual to perform the memory task. Because participants in this study were highly-performing, we cannot test this hypothesis. Further studies investigating frontal-midline theta in highly-performing participants should implement a higher memory load, closer to their maximal memory capacity. Contrasting individuals based on their capacities might also be an interesting lead to pursue to provide a better understanding of how memory requirements influence frontal-midline theta oscillations. If an increased in frontal-midline theta reflects the amount of resources required for one given individual to perform a cognitive task, lowly-performing individuals should display a higher increase of frontal-midline theta in comparison to highly-performing ones to achieve the same behavioral performance.

Conclusion

The present study investigated oscillatory correlates of attentional refreshing with the hypothesis that attentional refreshing is involved in the maintenance of visuo-spatial information. Because of (1) increased beta desynchronization with increased memory load, (2) the parietal location of this effect, and (3) a role of induced beta desynchronization in reactivating memory traces (Hanslmayr *et al.*, 2012), we suggest that desynchronization in induced beta-band oscillatory activity can be a candidate for oscillatory correlate of attentional refreshing. Further investigations are necessary to test this hypothesis. Because attentional refreshing is a domain-general mechanism, induced beta oscillatory activity during pure maintenance of verbal and/or auditory information should be further investigated. Using

experimental paradigms known to enable the manipulation of the occurrence of refreshing at a behavioral level should also provide evidence for a role of induced parietal beta desynchronization in attentional refreshing.

Discussion intermédiaire

L'Étude 5 a été conduite dans l'objectif de mettre en évidence des corrélats cérébraux du rafraîchissement attentionnel impliqués dans le maintien d'informations visuo-spatiales en mémoire de travail. Pour cela, des séquences de carrés étaient présentées à l'écran et les participants devaient mémoriser leur position spatiale. Après un intervalle de rétention de deux secondes, un rappel sériel était effectué. La charge mnésique était manipulée en variant le nombre de positions spatiales à mémoriser (zéro, deux ou quatre). Puisque le rafraîchissement attentionnel est décrit comme un processus auto-initié (Johnson, 1992), l'analyse de l'activité électrophysiologique enregistrée durant l'intervalle de rétention s'est centrée sur les oscillations induites. À la différence de l'activité évoquée qui reflète des processus de traitement ascendants (*bottom-up*), les oscillations induites reflèteraient des processus descendants (*top-down*) et seraient liés à des processus auto-initiés (Bastiaansen & Hagoort, 2003 ; Tallon-Baudry *et al.*, 1998). Plus particulièrement, nos analyses étaient focalisées sur les oscillations dans les bandes de fréquence alpha, thêta et bêta, proposées comme impliquées dans le maintien en mémoire de travail. Si les oscillations induites dans une bande de fréquence donnée reflètent effectivement le rafraîchissement attentionnel, alors la puissance de ces oscillations devrait dépendre de la charge mnésique de la tâche. Plus précisément, (1) la puissance des oscillations thêta fronto-médianes, (2) la désynchronisation des oscillations alpha postérieures (i.e., dans les régions cérébrales liées à la nature sensorielle des informations à mémoriser) et (3) la puissance des oscillations bêta pariétale devrait augmenter avec la charge mnésique.

Modulation de la désynchronisation et de la synchronisation alpha avec la charge mnésique. Les résultats de cette étude mettent en évidence un effet de la charge mnésique sur les oscillations induites dans les bandes de fréquence alpha. Au début de l'intervalle de rétention, la désynchronisation alpha dans les régions occipito-pariétales augmentait avec l'augmentation de la charge mnésique. En accord avec ce résultat, de précédentes études suggèrent que la désynchronisation alpha dans les régions cérébrales liées aux informations à mémoriser joue un rôle dans les mécanismes liés au maintien en mémoire de travail (e.g., Cao, Busey, Nosofsky, Shiffrin, & Woodman, 2018 ; Fukuda & Woodman, 2017). L'occurrence précoce de la désynchronisation alpha suggère une implication dans les processus d'encodage

ou de consolidation des traces mnésiques. Plus tardivement durant l'intervalle de rétention, l'augmentation de la charge mnésique induisait une plus forte synchronisation alpha dans les régions occipitales droites. Le rôle de la synchronisation alpha dans le maintien en mémoire de travail est encore peu clair : elle pourrait refléter des mécanismes de maintien ou de prévention de l'interférence (Freunberger *et al.*, 2011 ; Klimesch *et al.*, 2007). Quoiqu'il en soit, les résultats de l'Étude 5 confortent l'hypothèse d'une implication de la synchronisation alpha dans le maintien en mémoire de travail mais ne permettent pas de statuer sur un rôle direct dans les processus de maintien ou indirect, dans les mécanismes d'inhibition.

Absence de modulation thêta fronto-médiane avec la charge mnésique. Aucun effet de la charge mnésique n'a été observé sur la puissance des oscillations induites dans les bandes de fréquence thêta. Puisque les participants ont été recrutés sur la base de leurs excellentes performances en mémoire de travail, il est possible que la demande mnésique de la tâche n'ait pas été suffisante pour induire une augmentation de la puissance des oscillations thêta chez cette population en particulier (voir aussi Deiber *et al.*, 2007 suggérant qu'une demande mnésique importante est nécessaire pour déclencher une augmentation détectable de l'activité thêta).

Modulation de la désynchronisation bêta avec la charge mnésique. La charge mnésique modulait également la puissance des oscillations bêta induites. Au début de l'intervalle de rétention, la désynchronisation bêta dans les régions pariétales droites augmentait avec l'augmentation de la charge mnésique. Dans les régions pariétales gauche, la désynchronisation bêta était plus forte durant la totalité de l'intervalle de rétention dans les conditions expérimentales nécessitant le maintien (deux ou quatre memoranda) en comparaison à la condition contrôle sans mémorisation. Plusieurs éléments suggèrent que la désynchronisation bêta pourrait refléter le rafraîchissement attentionnel. Premièrement, la désynchronisation bêta augmente avec la charge mnésique. Deuxièmement, la localisation pariétale de l'effet du coût mnésique est concordante avec les études en imagerie à résonance magnétique fonctionnelle proposant un rôle des sillons intra-pariétaux dans le maintien d'informations verbales et visuo-spatiales (Majerus *et al.*, 2010, 2016). Troisièmement, il a été suggéré récemment que le rafraîchissement attentionnel consisterait en la réactivation des traces mnésiques (Rey *et al.*, sous presse ; Vergauwe & Cowan, 2015) qui pourrait être reflétée par la désynchronisation bêta (Hanslmayr *et al.*, 2012). Se basant sur l'observation d'une

désynchronisation bêta corrélée à l'encodage réussi (Hanslmayr *et al.*, 2009 ; Sederberg *et al.*, 2003) et aux performances de reconnaissance (Burgess & Gruzelier, 2000 ; Khader & Rösler, 2011), la désynchronisation bêta est proposée comme indexant la réactivation des traces mnésiques (Hanslmayr *et al.*, 2012).

En résumé, notre étude suggère que les oscillations alpha et bêta induites sont impliquées dans le maintien en mémoire de travail. En particulier, la désynchronisation bêta pariétale pourrait refléter le rafraîchissement attentionnel.

PARTIE V.

DISCUSSION GÉNÉRALE

RETOUR SUR LES OBJECTIFS DE LA THÈSE

L'ensemble des travaux menés dans le cadre de cette thèse s'est intéressé à un mécanisme spécifique en jeu dans la mémoire de travail : le rafraîchissement attentionnel. Le rafraîchissement est un mécanisme attentionnel et amodal pouvant être utilisé de façon volontaire pour le maintien d'information en réactivant les traces mnésiques et leurs propriétés (Fanuel *et al.*, en préparation). Après avoir présenté l'ensemble de ces travaux au cours des chapitres précédents, nous proposons de revenir dans cette section sur les résultats principaux mis en évidence par les études conduites au cours de cette thèse. Les implications théoriques et questionnements suscités par ces résultats seront également discutés. Pour mieux comprendre le fonctionnement du rafraîchissement attentionnel, nous avons visé trois objectifs complémentaires : (1) étudier le déficit de la mémoire de travail dans le vieillissement, (2) identifier un moyen d'améliorer le maintien attentionnel en mémoire de travail chez des populations jeunes et âgés, et (3) identifier des indices électrophysiologiques du rafraîchissement attentionnel.

Pour une meilleure mise en perspective de l'effet bénéfique des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail chez les adultes âgés, l'ordre de présentation des études a été réorganisée. Nous reviendrons d'abord sur les résultats obtenus chez les adultes jeunes suggérant une amélioration du maintien en mémoire de travail en présence d'une structure temporelle auditive régulière (Études 2 et 3). Ensuite, nous discuterons des études menées chez les adultes âgés suggérant un déficit du rafraîchissement attentionnel (Étude 1) et montrant qu'il est possible de contrecarrer ce déficit en présence de régularités temporelles (Étude 4). Enfin, les résultats issus des données électrophysiologiques centrées sur les oscillations neurales induites, qui reflèteraient des mécanismes cognitifs endogènes (*top-down*), tels que le rafraîchissement attentionnel (Étude 5) seront discutés.

1. Guider le maintien en mémoire de travail : Le bénéfice des régularités temporelles

Le premier objectif de cette thèse était de montrer que la présence de régularités temporelles permet de guider le rafraîchissement attentionnel. En présence d'une structure temporelle régulière, les oscillations attentionnelles se synchronisent aux régularités externes, permettant de développer des prédictions temporelles sur l'occurrence des événements futurs (Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999). Par conséquent, les processus perceptifs ou cognitifs sont plus efficaces lorsque l'événement à traiter apparaît au moment temporel attendu (e.g., Jones *et al.*, 2006 ; Rohenkohl *et al.*, 2012) grâce à une meilleure allocation des ressources attentionnelles à ce moment (Cravo *et al.*, 2013 ; Henry & Herrmann, 2014 ; Snyder & Large, 2005). Le rafraîchissement étant un mécanisme attentionnel, nous avons fait l'hypothèse que la présence de régularités temporelles auditives durant le maintien en mémoire de travail devrait permettre de le guider et d'améliorer son efficacité.

i. Retour sur les résultats : Le bénéfice des régularités temporelles auditives

Dans l'Étude 2, les participants devaient mémoriser des séries de lettres puis, après un intervalle de rétention de six secondes, procéder à un rappel sériel. L'amélioration des performances de rappel en présence d'un rythme auditif isochrone durant l'intervalle de rétention, comparé à une condition silencieuse, suggérait une amélioration du maintien en mémoire de travail par la présence d'une structure temporelle régulière (expérience 1a). Lorsque le rythme auditif était irrégulier, les performances de rappel n'étaient pas améliorées (expérience 1b), suggérant que le bénéfice de la présence du rythme sur le maintien en mémoire de travail observé dans l'expérience 1a est bien dû à la régularité temporelle de la présentation des sons. Le bénéfice des régularités temporelles auditives persistait lorsqu'une tâche de suppression articulatoire était imposée aux participants (expérience 2). La tâche de suppression articulatoire empêche l'utilisation de la répétition subvocale pour le maintien en mémoire de travail (Baddeley, 1966). Par conséquent, seul le mécanisme de rafraîchissement attentionnel était disponible pour le maintien. Il semblerait donc que le rafraîchissement attentionnel bénéficie de la présence des régularités temporelles auditives.

Dans l'Étude 3, le coût cognitif d'une tâche de traitement concurrente au maintien a été manipulé afin d'étudier l'effet des régularités temporelles en fonction de la quantité de

temps disponible pour le rafraîchissement. Diminuer le coût cognitif nous permettait d'augmenter le temps disponible pour le rafraîchissement. Lorsque davantage de rafraîchissement peut prendre place (i.e., coût cognitif faible), alors guider le rafraîchissement attentionnel devrait être encore plus bénéfique au maintien que lorsque le temps disponible pour le rafraîchissement est diminué (i.e., coût cognitif élevé). Cependant, les résultats de l'Étude 3 montraient que la présence d'un rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention améliorait les performances de rappel et que cet effet bénéfique des régularités temporelles ne différait pas selon le coût cognitif de la tâche concurrente. Ces résultats suggèrent que la présence de régularités temporelles permettait de rendre le traitement concurrent au maintien plus efficace, moins chronophage. La meilleure efficacité du traitement permet de libérer du temps qui pouvait être utilisé pour le rafraîchissement des items.

Les Études 2 et 3 suggèrent qu'il est possible d'améliorer les performances de rappel en mémoire de travail par la présence de régularités temporelles auditives. Ces résultats soulèvent de nouvelles questions, traitées dans les sections suivantes : (ii) Le bénéfice des régularités temporelles auditives est-il spécifique au rafraîchissement attentionnel ? La répétition subvocale peut-elle aussi en bénéficier ? (iii) Le bénéfice que nous avons observé est-il effectivement dû aux régularités temporelles ou à un autre facteur ? La congruence entre les patterns temporels lors de la présentation à l'encodage et le rythme auditif présenté lors du maintien, pourrait-elle contribuer aux effets observés ? (iv) Des régularités temporelles motrices pourraient-elles renforcer l'effet bénéfique des régularités auditives sur le maintien en mémoire de travail *via* le couplage auditivo-moteur ?

ii. Une amélioration du rafraîchissement attentionnel ?

Sur la base de nos résultats et des propositions de la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Large & Jones, 1999), nous faisons l'hypothèse que la présence des régularités temporelles durant le maintien en mémoire de travail bénéficie au rafraîchissement attentionnel. Deux mécanismes distincts sont impliqués dans le maintien en mémoire de travail : la répétition subvocale et le rafraîchissement attentionnel (Camos *et al.*, 2009). Le rafraîchissement attentionnel requiert davantage de ressources attentionnelles que la récapitulation subvocale (Camos & Barrouillet, 2014 ; voir Naveh-Benjamin & Jonides, 1984 pour l'implication de l'attention dans l'initiation de la récapitulation subvocale). Or, les

régularités temporelles externes permettraient de guider l'attention (Jones, 1976 ; Large & Jones, 1999). L'amélioration du maintien en mémoire de travail en présence d'une structure temporelle régulière devrait être due à un guidage temporel des ressources attentionnelles utilisées pour le maintien grâce aux régularités temporelles externes. Une structure temporelle régulière permettrait de guider le mécanisme de rafraîchissement attentionnel.

A l'appui de cette proposition, l'expérience 2 de l'Étude 1 met en évidence que la présence de régularités temporelles permet une amélioration du maintien d'informations verbales même lorsque la répétition subvocale n'est pas disponible. Lorsque la répétition subvocale est occupée par une tâche de suppression articulatoire, le bénéfice des régularités temporelles est moindre qu'en l'absence de tâche concurrente. Quatre nouvelles hypothèses peuvent alors être faites pour expliquer le bénéfice moindre des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail en présence de la tâche de suppression articulatoire comparé à un intervalle de rétention sans tâche concurrente.

Selon la première hypothèse, le bénéfice moindre en présence de la suppression articulatoire peut être due à une interférence perceptive. Les participants devaient articuler les syllabes à voix haute durant la tâche de suppression articulatoire, ce qui pourrait gêner la perception auditive du rythme. Puisque la suppression articulatoire devait être réalisée en continu et le plus rapidement possible, le rythme d'articulation des participants pouvait être plus rapide que celui du rythme auditif régulier et interférer avec la perception des régularités auditives externes.

Selon la seconde hypothèse, les régularités temporelles bénéficient à la fois au rafraîchissement attentionnel et à la répétition subvocale. En effet, les régularités temporelles auditives peuvent bénéficier au traitement d'informations verbales (Schön & Tillmann, 2015). Il semble possible que la présence de régularités temporelles puisse d'une part guider les ressources attentionnelles et bénéficier au rafraîchissement attentionnel et, d'autre part, bénéficier à la boucle phonologique, impliquée dans le traitement et le maintien d'informations verbales.

Selon la troisième hypothèse, la quantité de ressources attentionnelles disponibles pour le maintien, et donc la quantité de ressources pouvant bénéficier des régularités temporelles, est réduite par la présence de la tâche de suppression articulatoire durant l'intervalle de rétention. L'initiation d'une tâche de suppression articulatoire semble en effet

nécessiter des ressources attentionnelles (e.g., Naveh-Benjamin & Jonides, 1984). Puisque les participants devaient initier la suppression articulatoire au début de l'intervalle de rétention, la quantité de ressources attentionnelles disponibles pour le maintien était réduite en comparaison à une condition expérimentale ne requérant aucune tâche concurrente.

Selon la quatrième hypothèse, la présence d'une structure temporelle régulière peut bénéficier à la tâche concurrente au maintien, notamment en réduisant le temps nécessaire pour l'effectuer. Cette hypothèse est conforme aux résultats que nous avons obtenus dans l'Étude 3. Lorsque les participants devaient réaliser une tâche de lecture de chiffres durant l'intervalle de rétention, la présence d'un rythme auditif régulier bénéficiait aux performances de rappel. Lorsque le coût cognitif est faible plutôt qu'élevé, davantage de rafraîchissement prend place (Barrouillet *et al.*, 2007). Un effet bénéfique du rythme plus important avec un coût cognitif faible (vs. élevé) pourrait donc marquer un bénéfice spécifique au rafraîchissement attentionnel. Cependant, l'absence d'interaction entre le coût cognitif de la tâche concurrente et la présence du rythme suggérait un bénéfice dû à une diminution du temps d'exécution de la tâche de lecture en présence des régularités temporelles, libérant du temps pour le maintien. L'hypothèse d'un bénéfice des régularités temporelles sur la tâche concurrente au maintien ne permet pas d'expliquer l'amélioration des performances de rappel en présence d'un rythme auditif régulier lorsqu'aucune tâche secondaire n'est réalisée durant l'intervalle de rétention (Étude 2, expérience 1a). Plutôt que de remettre en question le bénéfice des régularités temporelles sur le rafraîchissement attentionnel, elle suggère une amélioration du traitement d'informations en présence d'une structure temporelle régulière qui pourrait masquer un bénéfice direct sur le rafraîchissement attentionnel.

Pour mieux comprendre l'effet bénéfique des régularités temporelles auditives sur le maintien en mémoire de travail (et non à la mémoire à court terme comme dans l'Étude 1, expérience 1a), il semble nécessaire de mieux comprendre l'incidence des régularités temporelles sur les tâches concurrentes au maintien. Pour tester l'hypothèse d'une diminution du temps d'exécution de la tâche concurrente au maintien en présence de régularités temporelles auditives, le paradigme expérimental de l'Étude 3 pourrait être adapté de façon à mesurer les temps de réponse à la tâche de traitement. L'utilisation d'une tâche avec réponse motrice plutôt qu'orale permettrait de s'affranchir de la potentielle gêne

perceptive due à l'articulation à voix haute. Cependant, une telle manipulation expérimentale ne permettrait pas d'occuper la répétition subvocale.

- iii. Un effet de la congruence entre les patterns temporels à l'encodage et lors du maintien ?

Nous avons fait l'hypothèse que l'effet bénéfique d'un rythme auditif régulier serait dû à la présence de régularités temporelles auditives. En effet, d'après la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999), les régularités temporelles pourraient entraîner les oscillations internes et, par conséquent, guider l'attention. En présence d'une structure temporelle régulière, il est possible de prédire le moment d'occurrence d'un événement futur et d'allouer davantage de ressources attentionnelles à ce moment précis (Large & Jones, 1999). Dans les Études 2 à 4, nous faisons l'hypothèse que la régularité du rythme auditif permet de guider le mécanisme de rafraîchissement attentionnel. A l'appui de notre hypothèse, l'Étude 2 (expérience 1b) montre qu'un rythme auditif irrégulier ne bénéficie pas aux performances de rappel.

Il convient cependant de relever que la différence entre rythmes isochrones et irréguliers ne réside pas uniquement dans leur régularité, mais aussi dans la similarité de leurs patterns temporels avec le pattern temporel de présentation des lettres lors de l'encodage. Le pattern temporel du rythme isochrone (i.e., un battement par seconde) était identique à celui de présentation des lettres à l'encodage (i.e., une lettre par seconde), mais cela n'est pas le cas du rythme auditif irrégulier. Cette similarité de patterns temporels lors de l'encodage et du maintien pourrait être centrale dans le bénéfice du rythme auditif régulier.

Un modèle récent (*Bottom-Up Multiscale Populations oscillators*, ou *BUMP*, Hartley *et al.*, 2016) a été proposé pour expliquer les meilleures performances de mémoire pour les séquences langagières temporellement régulières plutôt qu'irrégulières (voir, par exemple, Povel & Essens, 1985 ; Silverman & Schwartzberg, 2014 ; Tillmann & Dowling, 2007, pour un bénéfice des structures temporelles régulières dans l'encodage d'informations verbales). D'après le modèle de Hartley et collaborateurs (2016), chaque item serait associé lors de son encodage à un signal temporel contextuel. Au moment du rappel, les états successifs du signal temporel contextuel créé à l'encodage sont rejoués, et l'association d'un item avec son signal temporel contextuel permet la réactivation de l'item. Le signal temporel serait supporté par les oscillations d'un groupe de neurones déchargeant à une fréquence donnée. Si les

fluctuations temporelles du signal lors de l'encodage (i.e., le rythme de présentation des items) sont proches de la fréquence d'oscillations du groupe de neurones, alors la réponse des neurones sera de plus grande amplitude, résultant en un lien plus fort entre l'item et son signal contextuel temporel. Partant des propositions de ce modèle, nous faisons l'hypothèse que si le pattern temporel présenté durant l'intervalle de rétention est similaire au pattern temporel de l'encodage, alors le signal temporel contextuel associé à la séquence de lettres devrait être réactivé et résulter en un renforcement du lien entre l'item et son signal contextuel temporel. Par conséquent, la réactivation de l'item lors du rappel grâce à la réinstanciation du signal temporel contextuel qui lui est associé serait facilitée, et les performances de rappel améliorées. Cette hypothèse ne remet pas en question l'effet bénéfique des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail mais propose une explication alternative de la cause de ce bénéfice. Le bénéfice de la présence d'un rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention pourrait être dû à un renforcement des traces mnésiques *via* la réactivation des signaux temporels contextuels par le rythme, plutôt qu'à un guidage du rafraîchissement attentionnel en présence d'une structure temporelle régulière.

Pour tester l'hypothèse de la congruence entre les patterns temporels à l'encodage et lors du maintien, une étude complémentaire (Étude complémentaire A, présentée en Annexe A) a été réalisée. Dans cette étude, le rythme auditif régulier pouvait être congruent ou non avec le rythme de présentation des lettres (i.e., lettres et sons présentés au tempo d'un battement par secondes ou lettres à un battement par secondes et sons à un battement toutes les 600 millisecondes, respectivement). Ces deux conditions étaient comparées à un intervalle de rétention silencieux (Figure 5, voir Annexe A pour une présentation plus détaillée de la méthode et des résultats). Les résultats ne mettent pas en évidence d'effet du rythme auditif : non seulement le rythme auditif non-congruent n'améliore pas les performances de rappel, mais en plus l'effet bénéfique du rythme régulier congruent à la présentation des lettres sur les performances de rappel, précédemment observé dans l'Étude 2 (expérience 1a) n'est plus présent. Les résultats de l'Étude complémentaire A n'ont donc pas permis de valider ou de réfuter l'hypothèse d'un effet bénéfique dû à la congruence du rythme. L'Étude complémentaire A ne diffère de l'Étude 2 que par l'introduction d'une condition expérimentale supplémentaire, ce qui semble faire disparaître l'effet bénéfique d'un rythme auditif régulier sur le maintien en mémoire de travail. De précédentes études testant l'effet

des régularités temporelles sur le traitement du langage (e.g., Przybylski *et al.*, 2013) mettent en évidence que le bénéfice d'un rythme auditif régulier présenté au début d'un bloc d'essais persiste d'un essai à l'autre. Par conséquent, il est possible que les deux rythmes auditifs réguliers aux caractéristiques temporelles différentes (i.e., un battement toutes les 600 millisecondes et un battement toutes les 1000 millisecondes), bien que présentés par blocs d'essais, aient interférés entre eux, rendant l'effet bénéfique des régularités temporelles plus difficile à observer. Il est aussi possible d'imaginer que les participants ont plutôt tenté d'ignorer ou inhiber les informations auditives dès lors qu'ils ont constaté que le rythme auditif non-congruent gênait le maintien en mémoire de travail, ne leur permettant donc pas de bénéficier des régularités temporelles, et ce même dans la condition congruente. De plus, le contrebalancement des trois conditions expérimentales résultait en six ordres de présentation possibles et seulement six participants par ordre, empêchant de tester rigoureusement les effets d'ordres de présentation des conditions expérimentales. Pour mieux comprendre l'effet de la congruence entre le rythme de présentations à l'encodage et le rythme auditif lors du maintien, il serait intéressant de manipuler le facteur rythme au sein de deux expériences distinctes en contrastant (1) la présence d'un rythme congruent avec le rythme de présentation des lettres à un intervalle de rétention silencieux (i.e., ce qui reviendrait à répliquer l'Étude 2) et (2) la présence d'un rythme auditif non-congruent avec un intervalle silencieux.

Une expérience comparant la présence d'un rythme auditif régulier congruent au rythme de présentation des lettres durant l'intervalle de rétention à un intervalle de rétention silencieux (Étude complémentaire B, présentée en Annexe B) suggère que la congruence entre les patterns temporels n'est pas suffisante pour expliquer l'effet bénéfique des régularités temporelles. En effet, dans cette étude, les performances de rappel en présence du rythme auditif régulier congruent au rythme de présentation des lettres ne différaient pas de la condition silence. Il est important de relever toutefois que le rythme de présentation des lettres et des sons utilisé dans cette expérience a été modifié par rapport aux Études 2 à 4 (un événement toutes les 600 millisecondes vs. un événement toutes les 1000 millisecondes, respectivement ; Figure 5). La congruence entre les patterns temporels à l'encodage et durant le maintien ne semble donc pas suffisante pour expliquer l'effet bénéfique du rythme auditif régulier sur le maintien en mémoire de travail. Il convient cependant de noter que, dans

l'Étude complémentaire B, davantage d'événements étaient présentés durant l'intervalle de rétention (i.e., dix sons) que lors de l'encodage (i.e., six lettres). Pour pouvoir définitivement écarter l'hypothèse de la similarité des patterns temporels entre encodage et maintien, il semble nécessaire d'utiliser des caractéristiques temporelles (i.e., délai entre la présentation de chaque événement et le nombre d'événement) strictement similaires durant l'encodage et durant le maintien (Étude future I, Figure 5).

Les résultats de l'Étude complémentaire B ne répliquent pas ceux observés dans l'Étude 2. Deux explications à cela nous semblent possible : (1) le rythme de présentation des lettres, plus rapide dans l'Étude complémentaire B que dans l'Étude 2, rend l'encodage plus difficile et (2) seul le rythme auditif au tempo 1000 millisecondes bénéficie au maintien en mémoire de travail. D'après la première explication, le rythme de présentation des lettres, plus rapide que dans l'Étude 2 (i.e., 600 millisecondes vs. 1000 millisecondes), rendrait l'encodage plus difficile. Cependant, les performances de rappel ne sont pas altérées dans l'Étude complémentaire B par rapport à l'Étude 2 (dans l'Étude complémentaire B, 4,37 lettres sont correctement rappelées en moyenne dans la condition silence ; dans l'Étude 2, 4,05 et 3,63 lettres sont correctement rappelées en moyenne dans les conditions silence des expériences 1a et 1b respectivement). D'après la deuxième explication, seul le rythme auditif au tempo de 1000 millisecondes bénéficie au maintien en mémoire de travail. Les régularités temporelles permettent de canaliser les oscillations attentionnelles au moment de la présentation des régularités, mais aussi aux subdivisions de ces régularités (Jones, 2009 ; Large & Jones, 1999) grâce au couplage hiérarchique des oscillateurs internes (Jones, 2011). Le temps nécessaire au rafraîchissement d'un item verbal serait de 43 millisecondes (Vergauwe *et al.*, 2014, mais voir Fanuel *et al.*, 2018 pour une estimation différente). Le rafraîchissement de la séquence de six lettres présentée dans chacune des études devrait donc nécessiter environ 258 millisecondes (Plancher *et al.*, 2018). Dans les Études 2 à 4, le rythme utilisé (i.e., un battement toutes les secondes) peut être subdivisé en intervalles de 500 et 250 millisecondes. Le rythme de rafraîchissement des séquences de lettres est congruent avec les subdivisions du rythme auditif présenté durant l'intervalle de rétention. Les régularités temporelles présentées à un rythme adapté à celui du rafraîchissement pourraient permettre de structurer la mise en place du rafraîchissement durant l'intervalle de rétention et ainsi expliquer le bénéfice des régularités temporelles auditives sur le maintien en mémoire de

travail. Des études complémentaires semblent nécessaires pour tester l'hypothèse d'un effet bénéfique lié aux caractéristiques temporelles du rythme. Si l'hypothèse de l'occurrence du rafraîchissement aux subdivisions du rythme est exacte, alors (1) un rythme auditif isochrone au rythme de deux pulsations par seconde (i.e., un son toutes les 500 millisecondes, dont l'oscillateur de niveau hiérarchique supérieur est à un rythme de 1000 millisecondes, Jones, 2011, et dont les subdivisions sont 250 et 125 millisecondes) devrait aussi bénéficier au maintien en mémoire de travail des séquences de six lettres (Étude future II, Figure 5) et (2) l'effet bénéfique d'un rythme à un tempo donné devrait dépendre du nombre d'items à maintenir. À titre d'exemple, un rythme au tempo d'un battement toutes les 700 millisecondes devrait être bénéfique au maintien de séquences de quatre lettres puisque les subdivisions de ce rythme sont à 350 et 175 millisecondes et que le rafraîchissement de quatre lettres nécessiterait environ 172 millisecondes (Étude future III, Figure 5)..

Une autre façon de tester l'hypothèse de la congruence des patterns temporels de l'encodage et du maintien serait de tester l'effet d'un rythme auditif régulier pendant l'intervalle de rétention alors que la présentation des lettres est irrégulière. D'après le modèle *BUMP* (Hartley *et al.*, 2016), si le contexte temporel de présentation à l'encodage est irrégulier mais identique au rythme de présentation des sons, alors les performances de rappel devraient être améliorées en comparaison à un intervalle de rétention silencieux (Étude future IV, Figure 5). En revanche, un rythme auditif régulier suivant une présentation de lettres irrégulière ne devrait pas bénéficier aux performances de rappel en comparaison à une condition silence (Étude future V, Figure 5). D'après la théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999), l'hypothèse inverse peut être formulée : le rythme auditif irrégulier pendant l'intervalle de rétention ne devrait pas bénéficier au maintien en mémoire de travail, et ce malgré la congruence avec le rythme de présentation des lettres. Une telle manipulation expérimentale permettrait donc de tester les prédictions des deux modèles (*BUMP*, Hartley *et al.*, 2016 ; et théorie de l'attention dynamique, Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999) et permettrait de plus de s'affranchir d'un potentiel bénéfique des régularités temporelles lors de l'encodage. Enfin, en contrastant les performances mnésiques lors de la présentation d'informations à mémoriser suivant un rythme régulier ou non, il serait possible de mettre en évidence un potentielle

amélioration des performances de mémoire de travail grâce à l'implémentation de régularités temporelles dans le matériel à mémoriser.

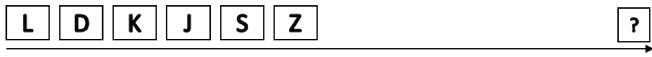
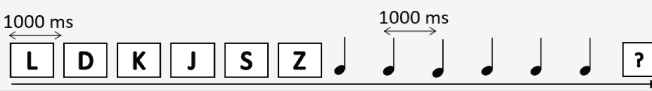
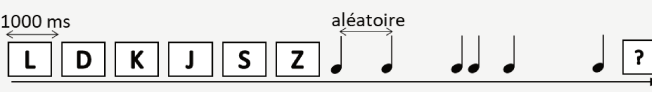
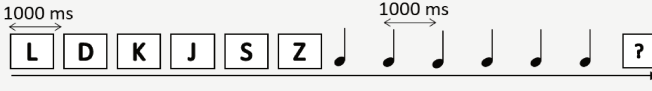
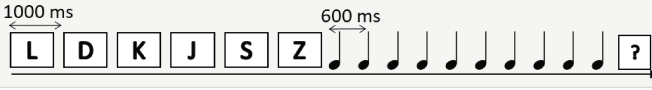
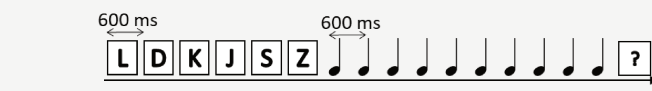
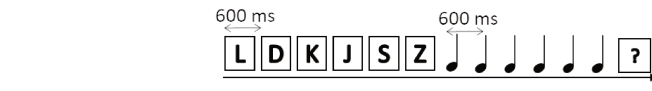
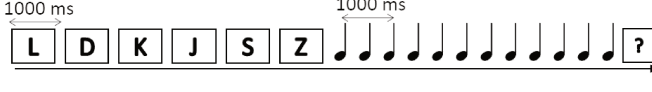
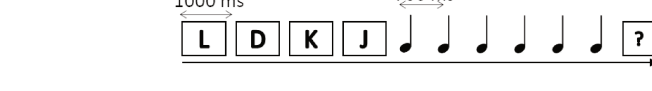
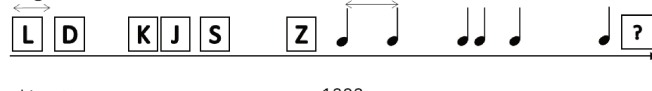
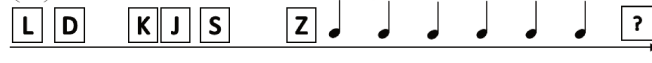
Ligne de base	Le temps de présentation des lettres et la durée de l'intervalle de rétention sont identiques à ceux de la condition rythme associée.  Seule la présence du rythme diffère de la ligne de base	Hypothèses		
		Congruence	Subdivisions	
Étude 2 Exp. 1a		+	+	
Étude 2 Exp. 1b		=	=	
Étude Complémentaire A Annexe A		+	+	
		+	=	
Étude Complémentaire B Annexe B		+	=	
Études futures	I		+	=
	II		=	+
	III		=	+
	IV		+	=
	V		=	+

Figure 1. Représentation schématique des études réalisées et des études futures nécessaires pour tester l'hypothèse de la congruence entre le rythme de présentation à l'encodage et le rythme auditif (hypothèse Congruence) et l'hypothèse de la congruence entre les subdivisions du rythme auditif et le rythme de rafraîchissement (hypothèse Subdivisions). Les symboles « + » et « = » représentent la prédiction d'une augmentation ou d'une absence d'augmentation en présence d'un rythme auditif en comparaison à une ligne de base en tous point identique (durée de présentation des lettres, durée de l'intervalle de rétention) à l'exception d'un intervalle de rétention silencieux. Les symboles colorés en vert représentent la validation de l'hypothèse, les symboles colorés en rouge signifient que l'hypothèse n'a pas été validée.

En résumé, même si la présence d'un rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention semble bénéficier au maintien en mémoire de travail, de futures études devraient permettre de mieux comprendre les caractéristiques temporelles du rythme permettant d'améliorer le maintien en mémoire de travail.

iv. Un bénéfice des régularités temporelles motrices ?

Le système de prédiction temporelle proposé comme mécanisme sous-jacent au bénéfice des régularités temporelles auditives semble en lien étroit avec le système moteur (Arnal & Giraud, 2012 ; Grahn & Brett, 2007 ; Morillon, Hackett, Kajikawa, & Schroeder, 2015 ; Morillon, Schroeder, & Wyart, 2014 ; Morillon & Schroeder, 2015). Les oscillations neurales dans les bandes de fréquences bêta, typiquement associées aux fonctions motrices (Engel & Fries, 2010), se synchronisent en présence d'une séquence auditive régulière (Fujioka *et al.*, 2012). D'autres études mettent en évidence que la production d'un rythme moteur bénéficie à l'extraction de la structure temporelle d'une séquence auditive (Su & Pöppel, 2012). En effet, le système moteur aiderait la synchronisation des fluctuations temporelles de l'attention sur le rythme de l'environnement, permettant une meilleure segmentation temporelle de l'information auditive (Morillon *et al.*, 2014). Par conséquent, le mouvement permettrait une meilleure synchronisation entre rythme interne et rythme externe (Chemin, Mouraux, & Nozaradan, 2014) qui reflèterait les interactions étroites entre les systèmes auditifs et moteurs (Zatorre, Chen, & Penhune, 2007).

En nous basant sur des études mettant en évidence un rôle du système moteur dans les mécanismes de prédiction temporelle grâce au couplage entre les systèmes auditifs et moteurs (Large, Herrera, & Velasco, 2015), nous faisons l'hypothèse que le bénéfice des régularités temporelles auditives durant le maintien devrait être plus important si un rythme moteur est produit en même temps plutôt que lors de l'écoute passive du rythme auditif. Une étude complémentaire (Étude complémentaire C, présentée en Annexe C) a été menée pour tester cette hypothèse. Dans un paradigme expérimental similaire à celui des Études 2 à 4, nous avons manipulé la présence ou non d'un rythme auditif (de façon identique aux manipulations expérimentales des Études 2 à 4) et la présence ou non d'un rythme moteur durant l'intervalle de rétention (voir Annexe C pour une présentation plus détaillée de la méthode et des résultats). Pour limiter la possible contamination des conditions expérimentales entre elles, quatre groupes de participants étaient assignés à une condition expérimentale chacun (sans rythme, rythme auditif seul, rythme moteur seul, rythmes auditif et moteur). Nous nous attendions à observer (1) de meilleures performances de rappel en présence du rythme auditif régulier plutôt qu'en son absence, répliquant les résultats de l'Étude 2, (2) de meilleures performances de rappel en présence du rythme moteur durant

l'intervalle de rétention plutôt qu'en son absence et (3) un effet d'interaction entre les régularités auditives et motrices, avec un bénéfice du rythme auditif amplifié en présence de régularités motrices.

Contrairement à nos hypothèses, la présence de régularités motrices durant l'intervalle de rétention semble délétère au maintien en mémoire de travail. Cependant, trois critiques majeures peuvent être faites à l'Étude complémentaire C. Premièrement, le design expérimental inter-participants, choisi ici pour limiter une possible contamination des conditions expérimentales entre elles, n'est pas idéal pour observer un bénéfice du rythme. Pour contrôler les différences inter-individuelles dans les capacités de mémoire de travail, l'empan mnésique des participants a été mesuré et utilisé comme covariable. Cependant, il semble tout à fait possible que d'autres facteurs interindividuels (e.g., les capacités de perception ou de production du rythme), que nous n'avons pas mesuré et contrôlé, interviennent dans le bénéfice du rythme. Cela pourrait également expliquer que les résultats de cette étude ne répliquent pas ceux de l'Étude 2 (absence d'effet bénéfique du rythme auditif, voir Annexe C pour davantage de détails). Les études futures devront systématiquement évaluer les capacités de perception du rythme et de production motrice des participants, notamment *via* la *Battery for the Assessment of Auditory Sensorimotor and Timing Abilities* (BAASTA, Dalla Bella *et al.*, 2017). Deuxièmement, le rythme de la production motrice n'était pas enregistré, ne permettant pas de nous assurer que la production motrice était régulière et/ou synchronisée avec rythme auditif. Il est donc possible que les participants n'aient pas été dans la situation expérimentale escomptée de production motrice régulière. Troisièmement, les tâches motrices semblent difficiles et la synchronisation motrice à un rythme donné pourrait nécessiter de l'attention, résultant en une situation de double tâche (maintien et production motrice), et ce particulièrement lorsque la motricité doit être synchronisée aux régularités auditives. En effet, lorsqu'une synchronisation entre les régularités auditives et motrices est requise, un *feedback* sensoriel est impliqué pour permettre une correction de l'erreur commise (Repp, 2005), nécessitant des ressources attentionnelles. De plus, lorsque le rythme auditif était absent, les participants avaient pour instruction d'adopter un rythme moteur donné (i.e., un battement par seconde), pouvant aussi nécessiter un *feedback* sensoriel pour contrôler la vitesse du rythme moteur. Pour tester l'hypothèse d'une diminution des performances de rappel lors de la production d'un rythme

moteur dû à une utilisation des ressources attentionnelles pour le contrôle de la production motrice, nous avons comparé la production d'un rythme moteur régulier à un tempo imposé (un battement par seconde) et à un tempo libre (Étude complémentaire D, voir Annexe D pour davantage de détails sur la méthode et les résultats de cette étude). Une condition sans rythme était utilisée comme situation contrôle. Les performances de rappel étaient moins bonnes lors de la production motrice à un tempo imposé comparé à la situation contrôle et à la production motrice à un tempo libre. Toutefois, une étude très récente a mis en évidence que la production de gestes en réponse à un signal visuel apparaissant à un rythme isochrone peut bénéficier au maintien en mémoire de travail (Plancher, Mazeres, & Vallet, sous presse). Dans cette étude, aucune consigne n'était donnée quant à la régularité de la production motrice ou la synchronisation visuomotrice, suggérant que la production motrice non contrainte par la nécessité d'une production régulière peut améliorer le maintien en mémoire de travail. Ces études (Étude complémentaire D et Plancher *et al.*, sous presse) suggèrent que l'effet délétère d'une production motrice sur le maintien en mémoire de travail pourrait être dû la taxation des ressources attentionnelles par la production volontaire d'un rythme moteur régulier.

La production d'un rythme moteur semble nécessiter des ressources attentionnelles qui, par conséquent, ne sont pas disponibles pour le maintien en mémoire de travail (Barrouillet *et al.*, 2007). Les futures investigations d'un rôle bénéfique de la motricité durant le maintien en mémoire de travail devront permettre de s'affranchir de l'utilisation des ressources attentionnelles pour la production du rythme. L'initiation d'une séquence motrice, plutôt que son exécution, requiert des ressources attentionnelles (Norman & Shallice, 1986). Demander aux participants d'effectuer la tâche motrice tout au long de l'essai et non uniquement durant les intervalles de maintien devrait diminuer la quantité de ressources attentionnelles requises par l'initiation de la tâche motrice au détriment du maintien. Cette solution n'est cependant pas idéale car (1) l'initiation de la tâche motrice au début de l'essai pourrait gêner l'encodage et (2) elle ne permettrait pas de distinguer l'effet des régularités motrices sur l'encodage, le maintien et la récupération. Une autre solution pourrait être d'entraîner les participants à produire un rythme moteur en amont de la tâche de mémoire (Cason *et al.*, 2015). Un tel entraînement permettrait d'automatiser la production en réduisant la quantité de ressources attentionnelles qui lui est nécessaire (Ruthruff, Van Selst, Johnston,

& Remington, 2006). Il pourrait également être utile de solliciter des participants musiciens. En effet, les interactions auditivo-motrices sont centrales dans la pratique musicale (Zatorre *et al.*, 2007). Les participants musiciens sont donc déjà entraînés à synchroniser leur production motrice à un rythme auditif, et devraient donc nécessiter moins de ressources attentionnelles pour effectuer la tâche de synchronisation auditivo-motrice. Puisque moins de ressources attentionnelles seraient allouées à la production du rythme, il serait possible d'étudier l'effet des régularités motrices sur le maintien en mémoire de travail chez cette population spécifique.

Pour résumer, les travaux menés dans le cadre de cette thèse décrivent un phénomène nouveau : la présence de régularités temporelles permet d'améliorer le maintien en mémoire de travail. De nombreuses études seront nécessaires pour mieux comprendre les facteurs temporels (tempo du rythme, congruence temporelle) et sensoriels (modalité auditive, motrice) impliqués dans le bénéfice du rythme. À la lumière de nos résultats chez les adultes jeunes, il semble que la présence d'un rythme auditif régulier congruent au rythme de présentation des lettres et à la vitesse de rafraîchissement de la séquence de lettres permette d'améliorer le maintien attentionnel en mémoire de travail. Ce rythme pourrait être utilisé pour tenter d'améliorer les mécanismes de maintien chez des populations présentant une altération de la mémoire de travail. Dans le cadre de cette thèse, cette technique a été appliquée aux personnes âgées.

2. Des résultats prometteurs pour compenser le déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement

La problématique du vieillissement de la mémoire de travail était au cœur des travaux de cette thèse, avec deux objectifs principaux : (1) étudier les facteurs liés au déclin de la mémoire de travail dans le vieillissement (Étude 1) et (2) tenter de contrecarrer l'altération du déficit en mémoire de travail à l'aide des régularités temporelles (Étude 4).

L'objectif de l'Étude 1 était de tester l'hypothèse d'un déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement. Pour cela, des adultes jeunes et âgés devaient mémoriser un nombre variable d'informations visuo-spatiales (i.e., la localisation de carrés) puis les rappeler dans l'ordre. Entre la présentation des items et leur rappel, les participants devaient effectuer une tâche de traitement dont le rythme variait en fonction de leurs temps de

réponse. Les temps de réponse des adultes jeunes étaient d'autant plus longs que le nombre d'informations à mémoriser était important, ce qui reflèterait le temps nécessaire au rafraîchissement attentionnel d'une information supplémentaire (Vergauwe *et al.*, 2014). Une augmentation des temps de réponse avec l'augmentation du nombre d'informations à mémoriser plus forte chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes aurait mis en évidence un ralentissement du temps nécessaire au rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement. Cependant, nos résultats mettent en évidence que (1) les temps de réponses à la tâche de traitement sont plus lents chez les adultes âgés comparés aux adultes jeunes et (2) les temps de réponses des adultes âgés ne varient pas en fonction du nombre de memoranda.

L'observation d'un ralentissement des temps de réponse à la tâche de traitement chez les adultes âgés comparé aux adultes jeunes est en accord avec la théorie du ralentissement cognitif général (Salthouse, 1994). Cependant, cette théorie ne permet pas d'expliquer l'absence de ralentissement des temps de réponse avec l'augmentation du nombre d'information à mémoriser. Bien que cette théorie ne propose aucune hypothèse spécifique quant à la vitesse du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement, elle suggère un ralentissement général du fonctionnement cognitif. Par conséquent, si une hypothèse devait être faite à partir de ce cadre théorique, elle proposerait un ralentissement du rafraîchissement attentionnel. Bien que l'Étude 1 n'écarte pas la possibilité d'un ralentissement du rafraîchissement attentionnel, elle suggère toutefois que le ralentissement à lui seul ne peut pas expliquer l'altération de la mémoire de travail chez les adultes âgés.

L'absence d'augmentation des temps de réponses avec la charge mnésique chez les adultes âgés peut être interprétée en lien avec la théorie d'une diminution des ressources attentionnelles. La théorie d'un déficit des ressources attentionnelles propose que l'altération de la mémoire de travail dans le vieillissement est due à une diminution de la quantité de ressources attentionnelles ou à une difficulté croissante de partage des ressources attentionnelles entre deux tâches avec l'avancée en âge (Maquestiaux, 2016 ; Rabinowitz *et al.*, 1982). Les adultes âgés seraient particulièrement déficitaires lorsque les ressources attentionnelles doivent être réparties entre deux tâches, par rapport à une situation de simple tâche (Wasylyshyn *et al.*, 2011). Dans l'Étude 1, les participants devaient répartir leur attention entre les activités de maintien et la tâche de traitement. Les adultes âgés ne semblaient pas mettre en place l'alternance entre ces deux activités puisqu'ils ne montraient

pas de signe comportemental de maintien actif des informations. Il a été montré que le déficit des adultes âgés en situation de double tâche est particulièrement visible lorsqu'ils doivent se souvenir du moment auquel ils doivent changer de tâche (Kramer *et al.*, 1999). Dans l'Étude 1, aucune indication n'était donnée quant au moment où le rafraîchissement attentionnel devait prendre place. L'absence d'indication quant au moment d'occurrence du rafraîchissement devait rendre la répartition des ressources attentionnelles entre maintien et traitement particulièrement difficile pour les adultes âgés, à tel point qu'ils ne semblent pas avoir été capables d'initier le maintien attentionnel des informations en mémoire de travail.

En nous appuyant sur les propositions de Johnson et collaborateurs d'un mécanisme de rafraîchissement attentionnel composé d'un premier sous-processus d'initiation et d'un second sous-processus de rafraîchissement *per se* (Johnson, McCarthy, Muller, Brudner, & Johnson, 2015 ; Raye, Johnson, Mitchell, Greene, & Johnson, 2007), il semblerait que le processus d'initiation du rafraîchissement soit altéré dans le vieillissement. Cette observation permet de réconcilier les travaux apparemment contradictoires mettant en évidence, d'une part, un déficit du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés (Hoareau *et al.*, 2016 ; Jarjat *et al.*, 2018 ; Johnson *et al.*, 2002 ; Plancher *et al.*, 2017) et, d'autre part, un mécanisme préservé du rafraîchissement attentionnel (Loaiza & Souza, 2018 ; Souza, 2016). Le rafraîchissement semble déficitaire lorsqu'il doit prendre place de manière spontanée. Cependant, les adultes âgés seraient capables de rafraîchir en présence d'un indice guidant le rafraîchissement sur les informations à maintenir. La présence d'un indice pour guider le rafraîchissement attentionnel pourrait permettre de pallier le déficit d'initiation du rafraîchissement en fournissant un support environnemental. En effet, la présence d'un support environnemental permettrait de compenser le déficit lié à l'auto-initiation des processus dans le vieillissement (Craik, 1983 ; Craik *et al.*, 1986 ; Luo & Craik, 2008). Par conséquent, il est possible d'imaginer que les adultes âgés ne sont capables d'initier le mécanisme de rafraîchissement qu'en présence d'un tel support.

Les résultats issus de l'Étude 4 semblent aussi aller dans ce sens. Dans cette étude, nous avons mis en évidence qu'un certain profil d'adultes âgés pouvait bénéficier de la présence de régularités temporelles auditives présentées durant le maintien. La présence du rythme auditif régulier pourrait servir de support environnemental aidant l'initiation du rafraîchissement attentionnel. Comme le propose la théorie de l'attention dynamique, la

présence de régularités temporelles auditives permet une meilleure allocation des ressources attentionnelles au moment attendu (Jones, 1976, 2009 ; Jones & Boltz, 1989), permettant notamment d'améliorer le maintien en mémoire de travail (Plancher *et al.*, 2018). La présentation temporellement régulière des sons pourrait permettre aux adultes âgés d'allouer leurs ressources attentionnelles de façon plus efficace lors de la présentation des indices permettant l'initiation du rafraîchissement (i.e., les sons).

L'avancée en âge semble altérer non seulement les processus auto-initiés tels que le rafraîchissement, mais également le choix et l'exécution de stratégies (Lemaire, 2010). Les adultes âgés n'utilisent pas les mêmes stratégies que les jeunes, choisissent des stratégies moins appropriées et sont moins efficaces pour exécuter la stratégie choisie (voir Lemaire, 2010 pour une revue de la littérature sur les stratégies cognitives dans le vieillissement). Les indices utilisés dans les études de Souza et collaboratrices (Loaiza & Souza, 2018 ; Souza, 2016) étaient accompagnés de consignes quant à leur utilisation. Les adultes âgés n'avaient pas à choisir la stratégie cognitive à utiliser et la stratégie suggérée était identique pour les adultes jeunes et les adultes âgés. Dans l'Étude 4 de cette thèse, aucune indication n'était donnée aux participants, ni concernant le mécanisme de maintien (i.e., la stratégie cognitive) à utiliser ni concernant l'utilisation qui devait être faite des sons. La présence du rythme régulier a tout de même permis d'améliorer le maintien en mémoire de travail de certains adultes âgés, suggérant que le rythme a pu constituer une forme de support environnemental implicite.

Les travaux menés dans le cadre de cette thèse ont mis en évidence une altération du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement. Tandis que nous nous attendions à ce que cette altération consiste en un ralentissement de ce mécanisme comme d'autres travaux le proposent (Hoareau *et al.*, 2016 ; Johnson *et al.*, 2002 ; Plancher *et al.*, 2017), nos résultats suggèrent plutôt un déficit de l'initiation du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés. Puisque le rafraîchissement attentionnel ne semble pas avoir été initié, il n'a pas été possible de mesurer le temps nécessaire à son action chez les adultes âgés. Par conséquent, nos résultats ne remettent pas strictement en question l'hypothèse d'un ralentissement du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement. Pour mieux comprendre l'altération du rafraîchissement dans le vieillissement, il semble nécessaire d'utiliser des méthodes expérimentales permettant de distinguer l'initiation du rafraîchissement et le rafraîchissement *per se*. Les travaux récents de Souza et collaboratrices (Loaiza & Souza, 2018 ;

Souza, 2016) amorcent cette dynamique de recherche par l'utilisation de paradigmes de rétro-indiçage, suggérant une capacité de rafraîchissement préservé lorsque le processus d'initiation du rafraîchissement est allégé par la présence d'un rétro-indice. Cependant, aucune mesure temporelle du rafraîchissement n'est effectuée dans de tels paradigmes, et les participants disposent du temps qu'ils veulent pour effectuer la tâche de reconnaissance. L'utilisation des paradigmes de rétro-indiçage couplée à des mesures du temps de rafraîchissement pourrait constituer une méthode plus adaptée à l'investigation de l'hypothèse du ralentissement du rafraîchissement attentionnel avec l'avancée en âge.

Le deuxième résultat important issu de nos travaux est la mise en évidence d'une possible amélioration du rafraîchissement attentionnel chez une partie des adultes âgés malgré son altération dans le vieillissement (Étude 1). Dans l'Étude 4, aucune tâche de traitement n'était présentée durant l'intervalle de rétention (vs. Étude 1 où les participants âgés devaient réaliser une tâche de jugement de parité). Il est possible que dans l'Étude 4, les adultes âgés aient été capables de rafraîchir des informations car suffisamment de temps était à leur disposition (Jarjat *et al.*, 2018 ; Loaiza & McCabe, 2013b). La présence d'un rythme auditif régulier durant l'intervalle de rétention semble avoir permis d'améliorer le rafraîchissement attentionnel. Cette observation revêt une importance majeure pour l'accompagnement du vieillissement cognitif. Le déficit de la mémoire de travail avec l'avancée en âge pourrait être dû à une altération du mécanisme de rafraîchissement attentionnel. Trouver un moyen de guider ce mécanisme pour en améliorer l'efficacité permet d'imaginer des possibilités d'améliorer le fonctionnement cognitif quotidien des adultes âgés. En effet, l'altération de la mémoire de travail avec l'avancée en âge pourrait être un médiateur de l'altération d'autres fonctions cognitives dans le vieillissement (Park *et al.*, 2002 ; Salthouse, 1995).

La portée de ces résultats peut également aller au-delà du cadre spécifique au vieillissement normal puisque les mécanismes de mémoire de travail sont altérés dans différentes pathologies. La mémoire de travail semble atteinte dans les démences liées à l'âge (Baddeley, Logie, Bressi, Sala, & Spinnler, 1986). Plus particulièrement, les fonctions en lien avec l'administrateur central plutôt que celles liées à la boucle phonologique semblent atteintes dans la maladie de Parkinson (Lewis *et al.*, 2003), les démences à corps de Lévi (Calderon *et al.*, 2001) et la maladie d'Alzheimer (Baddeley, Bressi, Della Sala, Logie, &

Spinnler, 1991 ; Huntley & Howard, 2010 ; Morris, 1994). Des atteintes de la mémoire de travail ont aussi été observées dans d'autres pathologies non liées au vieillissement. Les troubles de l'attention avec hyperactivité pourraient être dus à une altération de l'administrateur central (Rapport *et al.*, 2008), impliqué dans la répartition des ressources attentionnelles entre les activités de maintien et de traitement (Baddeley, 2000). La présence d'une structure temporelle régulière, en permettant une meilleure distribution des ressources attentionnelles, pourrait bénéficier aux capacités de mémoire de travail de ces patients. Les enfants et adultes présentant des troubles des apprentissages seraient déficitaires à la fois dans les mécanismes liés à la boucle phonologique, mais également aux processus attentionnels impliqués dans la mémoire de travail (Swanson & Siegel, 2001). Enfin, l'altération de la mémoire de travail est proposée comme un dysfonctionnement central dans la schizophrénie (Lee & Park, 2005 ; Starc *et al.*, 2017).

Dans la plupart de ces pathologies, les altérations de la mémoire de travail semblent en lien avec les mécanismes attentionnels impliqués dans la mémoire de travail plutôt qu'avec un mécanisme verbal spécifique (e.g., Ahissar, 2007 ; Calderon *et al.*, 2001 ; de Jong, 1998 ; Huntley & Howard, 2010 ; Lee & Park, 2005 ; Lewis *et al.*, 2003 ; Rapport *et al.*, 2008 ; Swanson & Siegel, 2001). Étudier ces déficits à la lumière de conceptions théoriques de la mémoire de travail récentes permettrait une description plus précise et fonctionnelle de l'atteinte des mécanismes attentionnels de la mémoire de travail (e.g., Barrouillet & Camos, 2007 ; Cowan *et al.*, 2005). Si les troubles de la mémoire de travail étaient spécifiquement dus à une altération du rafraîchissement attentionnel dans certaines pathologies, comme cela a été proposé pour la schizophrénie par exemple (Grillon *et al.*, 2013), alors il semblerait intéressant d'étudier l'effet de la présence d'une structure temporelle régulière sur le maintien en mémoire de travail dans cette population pour pouvoir ensuite imaginer des techniques de remédiation se basant sur l'effet bénéfique des régularités temporelles.

Pour mieux comprendre le bénéfice des régularités temporelles pour le rafraîchissement attentionnel, il semble dans un premier temps nécessaire de proposer une mesure plus directe du rafraîchissement attentionnel. La théorie de l'attention dynamique (Jones, 1976 ; Jones & Boltz, 1989 ; Large & Jones, 1999) suggère que le bénéfice des régularités temporelles est dû à la synchronisation des oscillations attentionnelles en présence d'une structure temporelle régulière. L'investigation des oscillations neurales

impliquées lors du maintien en mémoire de travail pourrait permettre d'identifier un marqueur électrophysiologique du rafraîchissement attentionnel pour, à plus long terme, étudier l'effet des régularités temporelles sur ces oscillations neurales.

3. Des pistes pour un marqueur électrophysiologique du rafraîchissement ?

Le troisième objectif de cette thèse était l'identification d'un indice électrophysiologique du rafraîchissement attentionnel en nous intéressant particulièrement aux oscillations neurales. Sur la base des données existantes dans la littérature, plusieurs hypothèses ont été proposées : (1) la désynchronisation dans les bandes de fréquence alpha serait liée au maintien des informations visuo-spatiales et la synchronisation alpha serait liée à l'inhibition de l'interférence, (2) les oscillations thêta constitueraient un mécanisme de contrôle cognitif permettant la transmission des informations à maintenir dans et entre les régions cérébrales et (3) les oscillations bêta seraient liées au maintien d'informations en mémoire de travail et pourraient refléter le rafraîchissement attentionnel. Pour l'ensemble de ces bandes de fréquence, les oscillations induites ont été spécifiquement étudiées dans l'Étude 5. Les oscillations induites reflèteraient plutôt des processus endogènes en comparaison avec les oscillations évoquées qui reflèteraient plutôt des processus exogènes (Bastiaansen & Hagoort, 2003 ; Tallon-Baudry & Bertrand, 1999).

i. Les oscillations alpha, une difficile distinction entre inhibition et maintien

L'Étude 5 met en évidence une augmentation de la désynchronisation alpha dans les régions occipito-pariétales durant la rétention d'informations visuo-spatiales. L'augmentation de la désynchronisation alpha dépendait de la nécessité de maintenir ou non des informations, mais pas du nombre d'informations à mémoriser. Ces résultats confortent l'hypothèse d'une implication de la désynchronisation alpha dans le maintien d'informations visuo-spatiales (de Vries *et al.*, 2017 ; Fukuda & Woodman, 2017 ; Myers *et al.*, 2015). Étant donné (1) l'absence de différence en fonction du nombre d'items à mémoriser et (2) l'occurrence précoce de l'effet de la charge mnésique durant l'intervalle de rétention, la désynchronisation alpha durant le maintien pourrait refléter la consolidation de la trace

mnésique ou le traitement perceptif du dernier item présenté plutôt que le maintien de l'ensemble des informations.

La synchronisation alpha dans les régions occipitales droites semble dépendante du nombre d'informations à mémoriser. Deux hypothèses du rôle de la synchronisation alpha coexistent dans la littérature, proposant un rôle direct dans les processus de maintien (Jensen *et al.*, 2002 ; Obleser *et al.*, 2012 ; Tuladhar *et al.*, 2007) ou un rôle indirect dans les processus inhibiteurs des informations concurrentes au maintien (Bastiaansen *et al.*, 2002 ; Bonnefond & Jensen, 2012 ; Freunberger *et al.*, 2011 ; Jensen & Mazaheri, 2010). Durant un intervalle de rétention ne contenant pas d'informations à traiter, l'inhibition ne semble pas nécessaire à première vue. Toutefois, lorsque plusieurs informations doivent être mémorisées, les représentations des items mémorisés peuvent interférer les unes avec les autres (Farrell & Lewandowsky, 2002 ; Lewandowsky & Farrell, 2008 ; Oberauer *et al.*, 2012 ; Sperling & Speelman, 1970). La plus grande synchronisation alpha lors de l'augmentation du nombre d'informations à mémoriser pourrait ainsi refléter les processus d'inhibition nécessaires pour éviter l'interférence entre informations mémorisées.

Les travaux de Bonnefond et Jensen (2012) testent explicitement l'hypothèse d'un rôle de la synchronisation alpha dans l'inhibition. Dans une tâche de Sternberg, les participants devaient mémoriser une séquence de quatre lettres puis effectuer une tâche de reconnaissance. Juste avant la reconnaissance, un item distracteur était présenté et ne devait pas être mémorisé. Cet item pouvait être similaire ou non aux informations à mémoriser (i.e., une lettre ou un symbole). La similarité du distracteur avec les items à mémoriser était prévisible puisqu'elle était manipulée par blocs. L'amplitude des oscillations alpha précédant les distracteurs fortement interférents (une lettre) était plus importante que celles précédant un distracteur faiblement interférent (un symbole). Cette augmentation d'amplitude alpha est interprétée comme la mise en place d'un mécanisme d'inhibition en prévention de l'apparition d'un distracteur fortement interférent. La localisation occipitale de l'augmentation de la synchronisation alpha avant la présentation d'un distracteur (Bonnefond & Jensen, 2012) est similaire à celle observée dans notre étude. Nos résultats peuvent donc être expliqués à la lumière de l'hypothèse de l'inhibition : lors de l'augmentation du nombre d'informations à mémoriser, davantage d'informations peuvent interférer les unes avec les autres, nécessitant davantage d'inhibition (Farrell & Lewandowsky, 2002 ; Lewandowsky &

Farrell, 2008 ; Oberauer *et al.*, 2012 ; Sperling & Speelman, 1970) reflétée par une augmentation de la synchronisation alpha dans les régions occipitales (Bonfond & Jensen, 2012).

Pour résumer, les oscillations alpha semblent jouer un rôle dans le maintien en mémoire de travail. Tandis que la désynchronisation alpha dans les régions occipito-pariétales reflèteraient le maintien d'informations visuo-spatiales, le processus cognitif lié à la synchronisation alpha reste à être précisé. Une plus grande synchronisation alpha durant l'intervalle de rétention alors que seule la quantité d'informations à mémoriser est manipulée semble en faveur d'un rôle direct de la synchronisation alpha dans les processus de maintien. Cependant, un plus grand nombre d'informations à maintenir pourrait nécessiter davantage d'inhibition pour éviter qu'elles n'interfèrent entre elles. Nos résultats peuvent donc être interprétés en lien avec l'hypothèse d'une implication de la synchronisation alpha dans les processus d'inhibition, ne permettant pas de réfuter cette hypothèse.

ii. Les oscillations thêta, une surprenante absence d'effet

L'Étude 5 n'a mis en évidence aucune différence de puissance dans l'activité oscillatoire thêta fronto-médiane entre l'intervalle de rétention et la ligne de base. Ce résultat semble surprenant au regard de la littérature existante proposant la composante thêta fronto-médiane comme impliquée dans un mécanisme de contrôle cognitif (Cavanagh & Frank, 2014 ; Nigbur *et al.*, 2011), reflétant la « difficulté » de la tâche (Caplan *et al.*, 2001).

Les notions de contrôle cognitif et de difficulté de la tâche sont mal définies, il est par conséquent difficile de dire à quel point la tâche utilisée dans l'Étude 5 nécessitait un contrôle cognitif, ou à quel point elle était « difficile ». À ce propos, il semble intéressant de mettre en avant que les participants ont été inclus à l'Étude 5 sur la base de leurs excellentes performances mnésiques au cours d'une première expérience comportementale. La tâche proposée pour la sélection nécessitait d'une part le maintien d'informations en mémoire de travail (entre un et cinq memoranda) et, d'autre part, le traitement d'informations durant l'intervalle de rétention (i.e., chiffres dont il fallait juger la parité ; voir Étude 1 pour une description détaillée de la procédure expérimentale). Pour pouvoir participer à l'étude en électroencéphalographie, les participants devaient rappeler parfaitement au moins la moitié des essais à un, deux, trois et quatre memoranda. Cette procédure de sélection, mise en place

pour permettre de réduire le nombre d'essais non réussis lors de la tâche en électroencéphalographie, peut cependant influencer les résultats. Seulement un quart des participants évalués lors de la première phase comportementale a atteint le critère de sélection. La population étudiée durant l'Étude 5 était donc une population ayant de particulièrement bonnes capacités de mémoire de travail. La tâche analysée dans l'étude électroencéphalographique nécessitait moins de ressources attentionnelles que la tâche comportementale de sélection puisqu'il s'agissait d'une tâche d'empan simple, ne nécessitant pas de traitement concurrent à la mémorisation. Partant du postulat que la « difficulté » d'une tâche est liée à la quantité de ressources attentionnelles qu'elle requiert, la tâche d'empan simple effectuée durant l'enregistrement électroencéphalographique était plus « facile » que la tâche de mémoire de travail réalisée pendant la sélection. Les performances de rappel sont proches du plafond dans les deux conditions expérimentales ($100\% \pm 0\%$ et $97.3\% \pm 3.8\%$ de rappel correct pour les essais à deux et quatre memoranda, respectivement), suggérant qu'elles étaient faciles pour ces participants à hautes capacités mnésiques. La tâche d'empan simple n'était peut-être pas assez « difficile » pour observer une modulation de l'activité thêta fronto-médiane chez ces participants aux excellentes capacités de maintien en mémoire de travail. La sélection de la population de notre étude pourrait donc expliquer l'absence de modulation de la composante thêta fronto-médiane avec l'augmentation de la charge mnésique. Pour tester cette hypothèse, il serait particulièrement intéressant de mesurer la puissance des oscillations thêta fronto-médianes chez cette population en augmentant la demande mnésique pour être au plus proche de leurs capacités maximales. Également, comparer la puissance des oscillations thêta fronto-médianes en fonction des capacités de mémoire de travail des participants permettrait de mieux comprendre le rôle de ces oscillations dans le maintien en mémoire de travail. Si la puissance thêta fronto-médiane reflète la quantité de ressources attentionnelles requises pour un individu donné pour effectuer une tâche cognitive, cette puissance devrait être plus importante chez les individus avec de moins bonnes capacités de mémoire de travail en comparaison avec des participants aux excellentes capacités pour atteindre un même niveau de performances.

Un deuxième point à soulever concernant l'absence d'augmentation de puissance de la composante thêta fronto-médiane avec l'augmentation de la charge mnésique est la définition de la ligne de base utilisée pour la normalisation des données. L'intervalle de temps

sélectionné pour la ligne de base ainsi que l'intervalle de temps présent entre la fin de la ligne de base et le début de l'essai sont des paramètres cruciaux et dépendent de la bande de fréquence étudiée (Herrmann, Grigutsch, & Busch, 2005). Plus la fréquence des oscillations est faible, plus la durée de la ligne de base et de l'intervalle ligne de base/début de l'essai doit être longue. Avec les paramètres utilisés dans notre étude (i.e., la définition de la bande de fréquence thêta entre 4 et 8 Hz et l'utilisation d'une famille d'ondelette de huit cycles de largeur), une ligne de base de 400 millisecondes est nécessaire pour étudier les oscillations à 8 Hz (borne supérieure de la bande de fréquence thêta étudiée), et une ligne de base de 600 millisecondes est nécessaire pour les oscillations à 4 Hz (borne inférieure de la bande de fréquence thêta étudiée). Or, la ligne de base utilisée était de 500 millisecondes. Des analyses complémentaires seront nécessaires pour s'assurer que l'absence d'effet de la charge mnésique sur la composante thêta fronto-médiane n'est pas due à un choix de ligne de base inapproprié. Une analyse en temps-fréquence sur l'intervalle de temps utilisé comme ligne de base devra être effectuée pour vérifier que les oscillations thêta sont stables durant les intervalles temporels proches de la ligne de base.

Il semble important de relever que le couplage thêta-gamma n'a pas été analysé dans la présente étude. La plupart des études mettant en évidence un rôle du couplage thêta-gamma dans le maintien en mémoire de travail ont utilisé des techniques d'enregistrement intracrânien tandis que les enregistrements électrophysiologiques réalisés durant l'Étude 5 ont été effectués à partir de l'activité électrique du scalp. Il semble possible d'utiliser les enregistrements au niveau du scalp pour analyser le couplage entre les bandes de fréquence, et particulièrement le couplage thêta-gamma (Demiralp *et al.*, 2007). Cependant, le signal électrophysiologique a été enregistré hors d'une cage de Faraday, rendant la contamination du signal (notamment par le courant électrique à 50 Hz) trop probable pour une analyse fiable du signal dans les bandes de fréquences élevées. Certaines études ont observé un effet de la charge mnésique différent sur le couplage thêta-gamma en comparaison à l'effet sur la puissance des oscillations thêta et gamma analysées séparément (e.g., Goodman *et al.*, 2018 ; Rajji *et al.*, 2017). Il semble donc nécessaire de tester l'hypothèse du rôle du couplage thêta-gamma dans le maintien en mémoire de travail en réitérant notre étude dans de meilleures conditions d'enregistrement.

- iii. Les oscillations bêta, un candidat électrophysiologique pour le rafraîchissement

L'Étude 5 a mis en évidence une augmentation de la désynchronisation des oscillations bêta induites avec l'augmentation de la charge mnésique. Au début de l'intervalle de rétention, la désynchronisation augmentait dans les régions pariétales droites et gauches avec l'augmentation de la charge mnésique. Plus précisément, les modulations bêta latéralisées à droite dépendaient du nombre d'items mémorisés tandis que les modulations à gauche dépendaient de l'implication du maintien ou non. Cet effet persistait durant le reste de l'intervalle uniquement à gauche. La désynchronisation des oscillations bêta dans les régions pariétales semble liée aux processus impliqués dans le maintien en mémoire de travail.

La localisation de ces effets est en accord avec le rôle des structures pariétales, particulièrement autour des sillons intra-pariétaux, dans le maintien des informations en mémoire de travail (Majerus *et al.*, 2010, 2016). Le maintien de l'ordre repose à la fois sur les régions pariétales droites et gauche, le maintien de l'item repose uniquement sur les régions gauches (Majerus *et al.*, 2010). Les régions pariétales semblent par ailleurs impliquées dans les réseaux attentionnels (Corbetta & Shulman, 2002). Les modulations oscillatoires bêta dans les régions pariétales pourraient donc être dues à la demande attentionnelle requise par le maintien en mémoire de travail (Deiber *et al.*, 2007).

Cependant, la désynchronisation bêta plus forte lors du maintien observée dans l'Étude 5 n'est pas en accord avec l'étude de Deiber et collaborateurs (2007) mettant en évidence une augmentation de la synchronisation bêta avec l'augmentation de la charge mnésique. La plus forte synchronisation bêta avec l'augmentation du nombre d'informations à maintenir en mémoire de travail (Deiber *et al.*, 2007) pouvait être mise en lien avec l'hypothèse du *status quo* (Engel & Fries, 2010), proposant qu'une synchronisation bêta plus forte reflète le maintien de l'état cognitif actuel. Cette hypothèse est basée sur le constat d'une augmentation de la synchronisation bêta lorsqu'il est nécessaire de maintenir un état cognitif ou moteur donné (e.g., maintenir en mémoire l'item qui doit être cherché au cours d'une tâche de recherche visuelle, Buschman & Miller, 2007). A l'inverse, si un nouvel événement apparaît, le statut cognitif actuel est perturbé, résultant en une synchronisation bêta moins forte. Dans l'étude de Deiber et collaborateurs (2007), les participants devaient maintenir en mémoire les lettres présentées précédemment pour les comparer à la lettre

actuelle. La force de la synchronisation bêta augmentait avec le nombre d'informations à maintenir, suggérant qu'elle reflète le maintien d'informations en mémoire de travail.

La plus forte désynchronisation bêta n'a quant à elle jamais été étudiée en lien avec la mémoire de travail. En revanche, la désynchronisation bêta semble liée aux processus d'encodage et de récupération en mémoire à long terme (Hanslmayr *et al.*, 2012). Se basant sur des modélisations mathématiques, Hanslmayr et collaborateurs (2012) la désynchronisation des oscillations augmenterait l'entropie de l'information encodée et serait par conséquent avantageuse pour la mémorisation. Les études électrophysiologiques de la mémoire à long terme suggèrent également que la désynchronisation bêta est liée à un encodage réussi (Hanslmayr *et al.*, 2009 ; Sederberg *et al.*, 2003) et au niveau de performance de reconnaissance (Burgess & Gruzelier, 2000 ; Khader & Rösler, 2011). La désynchronisation bêta pourrait permettre d'indexer la réactivation des caractéristiques sensorielles des traces mnésiques (Burgess & Gruzelier, 2000 ; Khader & Rösler, 2011 ; Waldhauser, Johansson, & Hanslmayr, 2012). Cette hypothèse fait particulièrement écho à la suggestion d'un mécanisme de rafraîchissement attentionnel impliqué dans l'encodage de traces épisodiques (Camos & Portrat, 2015) consistant en la réactivation des traces mnésiques (Vergauwe & Cowan, 2015) et de leurs propriétés perceptives (Rey *et al.*, sous presse).

L'objectif de l'Étude 5 était d'identifier un indice électrophysiologique du maintien attentionnel en mémoire de travail. Au regard de nos résultats mettant en évidence une modulation de la désynchronisation bêta lors du maintien d'informations (vs. condition sans mémorisation) durant la totalité de l'intervalle et de la localisation pariétale de ces modulations, les oscillations induites bêta semblent être un candidat potentiel. Plus précisément, la désynchronisation bêta dans les régions pariétales gauches pourrait refléter le maintien des items. Le fait que cette désynchronisation ne dépende pas du nombre d'items à mémoriser peut être expliquée par le recrutement des participants sur la base de leurs excellentes performances mnésiques (voir également la section 3.iii. pour une interprétation similaire de l'absence de modulation de l'activité thêta fronto-médiane avec la charge mnésique). Par conséquent, la différence de charge mnésique entre les conditions à deux et quatre memoranda a pu être insuffisante pour causer des modulations d'activité bêta chez ces participants. Les études futures devront tester l'hypothèse d'une modulation de l'activité bêta en fonction du nombre d'items à mémoriser en (1) comparant l'effet de la charge

mnésique sur la désynchronisation bêta chez des participants aux moins bonnes capacités mnésiques et (2) augmentant le nombre d'items à mémoriser chez les participants à hautes capacités mnésiques.

iv. Perspectives : De nouvelles analyses et d'autres méthodes d'étude

Au cours de l'Étude 5, nous avons enregistré l'activité électroencéphalographique des participants durant l'intervalle de rétention d'une tâche de mémoire de travail manipulant le nombre d'informations à mémoriser. L'intervalle de rétention pouvait être vide (i.e., sans tâche concurrente au traitement, analysée dans l'Étude 5) ou une tâche de jugement de chiffres était présentée. Dans ce cas, deux versions de la tâche de jugement de parité étaient proposées. Dans une première version, le rythme de présentation des chiffres dépendait de la vitesse de réponses des participants (i.e., un nouveau chiffre apparaissait dès la réponse au chiffre précédent). Cette tâche a été sélectionnée puisqu'elle permet une mesure comportementale du temps nécessaire au rafraîchissement attentionnel prenant place entre chaque chiffre (Étude 1, Fanuel *et al.*, 2018 ; Vergauwe *et al.*, 2014). Cette procédure nous semblait particulièrement adaptée pour obtenir de façon concomitante des mesures du rafraîchissement attentionnel comportementales (i.e., en analysant les temps de réponse à la tâche de traitement, retardés par l'augmentation du nombre d'items à mémoriser ; Fanuel *et al.*, 2018 ; Vergauwe *et al.*, 2014) et électrophysiologiques. L'objectif était d'analyser l'activité électrophysiologique durant les intervalles de temps séparant chaque chiffre, avec l'hypothèse d'une occurrence du rafraîchissement à ce moment précis. Cependant, le rythme de présentation dépendant de la vitesse de réponse des participants peut être considéré comme problématique pour les analyses de l'activité électrophysiologique ayant lieu entre chaque chiffre car la durée de présentation des items peut influencer l'activité neurale (Herrmann *et al.*, 2005). De plus, les intervalles de temps variaient entre les essais et les participants, le moyennage de ces intervalles de temps aurait été peu fiable. La deuxième version de la tâche avec jugement de parité avait pour objectif de pallier le problème de temps et de rythme de présentation. Elle était identique en tous points à la première version à l'exception d'un temps de présentation fixe et à un rythme isochrone, basé sur les temps de réponses moyens dans une tâche identique (Vergauwe *et al.*, 2014), gérés par l'ordinateur.

Les analyses des réponses électrophysiologiques lors du traitement des chiffres et de l'activité électrophysiologique au cours de l'intervalle de rétention des deux tâches avec

jugement de parité devraient être particulièrement informatives en deux sens. Premièrement, si l'augmentation du nombre d'items à mémoriser nécessite davantage de temps de rafraîchissement comme suggéré par les données comportementales (Fanuel *et al.*, 2018 ; Vergauwe *et al.*, 2014), alors (1) les temps de réponses à la tâche de traitement (au moins lorsque le rythme de présentation dépend de la vitesse de réponse des participants) devraient croître avec l'augmentation du nombre d'informations à mémoriser et (2) la latence du potentiel évoqué suivant la présentation du chiffre (i.e., une composante N170 suivi d'une composante P300) devrait être retardée avec l'augmentation de la charge mnésique. Un tel résultat permettrait de conforter l'hypothèse de l'occurrence du rafraîchissement entre deux chiffres.

Deuxièmement, si le rafraîchissement attentionnel prend effectivement place entre le traitement de deux chiffres, alors les oscillations reflétant le rafraîchissement attentionnel devraient être modulées durant les intervalles de temps séparant la fin du traitement du chiffre et le début de la réponse électrophysiologique au second chiffre. L'Étude 5 suggère que les oscillations alpha et bêta induites sont impliquées dans le maintien en mémoire à court terme et pourraient refléter le rafraîchissement attentionnel. Le pattern temporel de modulation de ces oscillations durant les intervalles entre les chiffres pourrait permettre de mieux comprendre leur rôle dans le maintien en mémoire de travail. Les résultats comportementaux n'ont cependant pas répliqué les études précédentes. Les analyses de variance bayésienne sur les temps de jugement de parité (hors premier item qui pourrait contenir d'autres processus tels que la consolidation ou le changement de tâche, voir Fanuel *et al.*, 2018 pour plus de détails sur la procédure d'analyse des données) avec la charge mnésique (0, 2 ou 4 items à mémoriser) comme facteur intra-sujet mettent en évidence une absence d'effet de la charge mnésique (l'effet de la charge mnésique est associé à $BF_{10} = 0,24$ et $BF_{10} = 0,17$ pour la tâche avec le rythme de présentation géré par le participant et par l'ordinateur, respectivement¹). L'augmentation des temps de réponse avec l'augmentation de la charge mnésique étant proposée comme un marqueur de l'occurrence du rafraîchissement,

¹ Un facteur bayésien associé à l'hypothèse nulle H_0 contre l'hypothèse alternative H_1 (BF_{01}) correspond à l'inverse du facteur bayésien associé à l'hypothèse alternative H_1 contre l'hypothèse nulle H_0 (BF_{10}), soit $BF_{01} = 1/BF_{10}$. Ici, l'effet du rythme est associé à $BF_{01} = 4,17$ et $BF_{01} = 5,88$ pour la tâche avec rythme de présentation géré par le participant et pour la tâche avec le rythme géré par l'ordinateur, respectivement, correspondant tous deux à une preuve positive en faveur de l'hypothèse nulle.

nos résultats comportementaux suggèrent que le rafraîchissement n'a pas eu lieu entre les chiffres.

L'utilisation de l'électrophysiologie pour étudier le mécanisme de rafraîchissement attentionnel dans le maintien en mémoire de travail en est à ses prémises, et de nombreuses études seront nécessaires pour mieux comprendre le rôle des oscillations neurales dans le maintien attentionnel en mémoire de travail. Comme présenté dans le premier chapitre introductif (Fanuel *et al.*, en préparation), il existe un nombre croissant d'études comportementales permettant de mettre en évidence le recours à un mécanisme attentionnel au service du maintien en mémoire de travail. Les études électrophysiologiques futures devront s'appuyer sur des effets comportementaux déjà bien établis pour étudier le rôle des oscillations neurales dans le maintien en mémoire de travail. Par exemple, le paradigme d'empan complexe semble particulièrement robuste pour mettre en évidence l'utilisation du rafraîchissement attentionnel en manipulant le coût cognitif de la tâche concurrente (e.g., Barrouillet *et al.*, 2007). La puissance des oscillations reflétant le rafraîchissement attentionnel devrait être modulée par le coût cognitif de la tâche concurrente. Plus précisément, si la variation de la désynchronisation bêta reflète une mise en œuvre du rafraîchissement attentionnel, alors une diminution du coût cognitif devrait provoquer une augmentation de la désynchronisation bêta. De nombreux contrôles devront cependant être effectués pour s'assurer que le signal analysé n'est pas contaminé par la réponse motrice aux items à traiter ou par le rythme de présentation des items de la tâche d'empan complexe.

La manipulation du coût cognitif de la tâche concurrente au maintien pourra aussi aider à distinguer les différents rôles des oscillations alpha dans le maintien en mémoire de travail et dans l'inhibition. Dans une tâche d'empan complexe manipulant le coût cognitif par le nombre d'items à traiter tout en maintenant constant la durée de l'intervalle de rétention, il serait possible de distinguer les oscillations impliquées dans l'inhibition (ou la prévention de l'interférence) des oscillations liées au rafraîchissement attentionnel. Si l'augmentation de la synchronisation alpha reflète l'inhibition de stimuli non pertinents pour la tâche de mémorisation, alors elle devrait augmenter avec l'augmentation du nombre d'items à traiter dans la tâche secondaire, c'est-à-dire lorsque le coût cognitif est élevé. A l'inverse, si la synchronisation des oscillations alpha reflète l'allocation des ressources attentionnelles aux mécanismes de maintien (i.e., au rafraîchissement), alors elle devrait être plus forte lorsque

le coût cognitif est faible plutôt qu'élevé puisque davantage de rafraîchissement peut avoir lieu avec un coût cognitif faible. Pour tester ces hypothèses, il sera nécessaire de distinguer les oscillations induites des oscillations évoquées. Les oscillations évoquées sont temporellement verrouillées sur le moment d'apparition des stimuli (Bastiaansen & Hagoort, 2003 ; Tallon-Baudry & Bertrand, 1999). Par conséquent, elles pourraient refléter l'exécution d'un processus cognitif lié à l'apparition des stimuli à traiter, tel que leur inhibition. Les oscillations induites reflèteraient plutôt les processus à l'initiation endogène (Bastiaansen & Hagoort, 2003 ; Tallon-Baudry & Bertrand, 1999), tels que le rafraîchissement (Johnson, 1992 ; Raye *et al.*, 2007).

PERSPECTIVES FUTURES

Les travaux menés dans le cadre de cette thèse se sont intéressés au rafraîchissement attentionnel en se questionnant sur son altération dans le vieillissement, sur la possibilité de l'améliorer en présence de régularités temporelles externes et, enfin, en étudiant ses corrélats électrophysiologiques. Nos résultats suggèrent (1) un déficit de l'initiation du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement, (2) un bénéfice des régularités temporelles sur le rafraîchissement attentionnel chez les adultes jeunes et certains adultes âgés, et (3) que les oscillations neurales, particulièrement dans les bandes de fréquence bêta, pourraient refléter le rafraîchissement. Sur la base de ces résultats, la suite idéale serait d'étudier les modifications électrophysiologiques liées à l'âge lors du maintien en mémoire de travail et l'effet de la présence de régularités temporelles auditives sur les oscillations neurales impliquées dans le maintien en mémoire de travail. Cela nous permettra de proposer des mesures plus directes du déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement et de mettre en évidence un rôle de la synchronisation des oscillations neurales sous-tendant le rafraîchissement dans le bénéfice des régularités temporelles.

Les perspectives dégagées par les travaux menés dans le cadre de cette thèse seront présentées dans les pages suivantes. Premièrement, l'électrophysiologie nous paraît être une

technique particulièrement pertinente pour étudier les altérations de la mémoire de travail dans le vieillissement. Deuxièmement, cette technique devrait permettre de mieux comprendre comment la présence de régularités temporelles bénéficie au maintien en mémoire de travail en supposant que les oscillations neurales impliquées dans le rafraîchissement pourraient se synchroniser à une structure externe temporellement régulière. Enfin, et à plus long terme, nos études mettant en évidence un meilleur maintien en mémoire de travail en présence de régularités temporelles confortent l'intérêt de l'utilisation de techniques interventionnelles pour pallier les altérations de la mémoire de travail, et ce notamment dans le vieillissement. Nous proposons que l'électroencéphalographie serait un outil utile pour évaluer l'impact de ces interventions sur le fonctionnement de la mémoire de travail.

1. Études électrophysiologiques du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement

L'électrophysiologie est un outil utile à l'investigation des processus cognitifs notamment pour une meilleure appréhension des altérations cognitives dues au vieillissement. Les travaux menés dans le cadre de cette thèse suggèrent que les oscillations bêta pourraient refléter le rafraîchissement attentionnel. À notre connaissance, une seule étude s'est intéressée aux modifications des oscillations bêta dans le vieillissement (Missonnier *et al.*, 2007). Elle suggère que les oscillations dans ces bandes de fréquence pourraient permettre de prédire la dégradation du fonctionnement cognitif, et spécifiquement mnésique, chez des adultes âgés présentant des troubles cognitifs légers. Davantage d'études ont été menées dans le vieillissement en mesurant les oscillations thêta et leur couplage avec les oscillations gamma. Bien que les travaux de cette thèse n'aient pas pu étudier le couplage thêta-gamma pour des raisons techniques, il semble important de relever que ce couplage est proposé comme étant impliqué dans le maintien en mémoire de travail (Lisman & Idiart, 1995 ; Lisman & Jensen, 2013). Enfin, il semble important de rapporter les études centrées sur les oscillations alpha dans le vieillissement, bien que le rôle de ces oscillations dans la mémoire de travail ne soit pas encore clair. Tandis que la plupart des études proposent que les oscillations alpha reflètent des mécanismes inhibiteurs (Mathewson

et al., 2011), d'autres suggèrent qu'elles auraient un rôle direct dans le maintien en mémoire de travail (e.g., Obleser *et al.*, 2012).

- i. Les oscillations bêta, marqueur d'un déficit spécifique de mémoire de travail

Dans la lignée de l'étude de Deiber et collaborateurs (2007, voir le Chapitre 4. Section 3, pour une présentation des résultats chez les jeunes) sur les oscillations au cours d'une tâche de *n*-back verbale, Missonnier et collaborateurs (2007) se sont intéressés aux oscillations neurales d'adultes âgés sains ou présentant un trouble cognitif léger ou une démence de type Alzheimer. Un examen de suivi avait lieu un an après les enregistrements électroencéphalographiques. À la suite de l'examen de suivi, les adultes âgés présentant un trouble cognitif léger étaient répartis en deux groupes en fonction de la stabilisation ou de la détérioration de leurs capacités cognitives. La synchronisation bêta dans les régions pariétales différait entre les populations lorsque la charge mnésique de la tâche était élevée (i.e., en fonction de la valeur de *n* dans la tâche de *n*-back, *n* = 2 pour la charge mnésique élevée, *n* = 1 pour la charge mnésique faible). Chez les patients présentant une démence de type Alzheimer et les patients dont le trouble cognitif léger s'était détérioré, la synchronisation était moins forte que chez les adultes âgés sains ou présentant des troubles cognitifs légers stables ; ces deux derniers groupes (adultes âgés sains et troubles cognitifs stables) ne différaient par ailleurs pas entre eux. L'amplitude de la synchronisation bêta, en association avec deux autres indices électrophysiologiques (les potentiels P200 et N200 évoqués par les stimuli visuels de la tâche de *n*-back) permettaient de prédire un déclin cognitif rapide. Ces différences de synchronisation bêta entre les groupes étaient seulement visibles au cours de la tâche de mémoire de travail, mais ni au repos, ni durant une tâche de détection, suggérant un déficit spécifique aux processus impliqués dans la mémoire de travail.

L'étude de Missonnier et collaborateurs (2007) soutient l'hypothèse d'une altération spécifique des processus de la mémoire de travail dans les pathologies liées au vieillissement. Elle ne permet cependant pas d'expliquer l'altération de la mémoire de travail dans le vieillissement sain. L'enregistrement électrophysiologique ne permet pas non plus de prédire le développement de troubles cognitifs chez des adultes âgés sains lors du suivi un an après. Si, comme le suggère notre étude en électroencéphalographie (Étude 5), les oscillations bêta sont un marqueur du rafraîchissement attentionnel, alors un déficit de ce mécanisme dans le

vieillesse devrait être associé à des modifications de l'activité oscillatoire dans les bandes de fréquence bêta. Pour tester cette hypothèse, il sera nécessaire d'utiliser un paradigme expérimental permettant de cibler spécifiquement le maintien en mémoire de travail (ce que ne permet pas un paradigme de *n*-back), et donc le rafraîchissement attentionnel. De plus, une comparaison entre adultes jeunes et âgés semble nécessaire pour comprendre l'altération du fonctionnement cognitif dans le vieillissement. Enfin, une étude longitudinale, incluant des adultes âgés suivis régulièrement pour identifier la potentielle survenue de troubles cognitifs, permettrait d'identifier un indice électrophysiologique qui pourrait être utilisé pour prédire l'apparition de troubles cognitifs pathologiques liés à l'âge tout en s'affranchissant des différences inter-individuelles inhérentes aux comparaisons inter-groupes.

ii. Les oscillations thêta et le couplage thêta-gamma pour mieux comprendre le déclin cognitif lié à l'âge

Plusieurs études se sont intéressées à l'effet du vieillissement sur les modulations d'amplitudes de la composante thêta fronto-médiane (Kardos, Tóth, Boha, File, & Molnár, 2014 ; McEvoy, Pellouchoud, Smith, & Gevins, 2001). McEvoy et collaborateurs (2001) ont mis en évidence que l'amplitude de la composante thêta fronto-médiane n'est pas modulée par la charge mnésique chez les adultes âgés, alors qu'elle augmente avec l'augmentation de la charge mnésique chez les adultes jeunes (Gevins *et al.*, 1997). La tâche de *n*-back utilisée dans cette étude manipulait la charge mnésique en demandant aux participants de comparer la position spatiale du stimulus actuel avec celui présenté au début de l'essai (charge mnésique faible) ou de comparer le stimulus actuel avec celui présenté trois essais précédemment (charge mnésique élevée). Comme nous l'avons déjà suggéré, l'utilisation d'une tâche *n*-back ne permet pas de distinguer le maintien des autres processus impliqués dans la mémoire de travail (e.g., encodage, récupération, comparaison). *A fortiori*, McEvoy et collaborateurs (2001) ne manipulent pas uniquement la quantité d'informations à maintenir en mémoire de travail mais également la nécessité de mettre à jour ou non le contenu de la mémoire de travail.

Kardos et collaborateurs (2014) ont étudié les modulations d'amplitude thêta durant l'intervalle de rétention d'une tâche de reconnaissance visuelle retardée demandant le maintien d'informations visuelles (e.g., la couleur de carrés) et durant une tâche de *odd-ball*,

proposée comme mettant en jeu les processus d'attention spatiale. La puissance thêta fronto-médiane (1) est moins forte chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes pour les deux tâches et (2) ne dépend pas de la charge mnésique de la tâche de mémorisation chez les adultes âgés, contrairement aux adultes jeunes qui présentent une augmentation de puissance avec l'augmentation de la charge mnésique. En s'appuyant sur les propositions de Reuter-Lorenz (2002), les auteurs suggèrent que la puissance thêta fronto-médiane n'augmente pas chez les adultes âgés avec l'augmentation de la charge mnésique car la quantité maximale de réponse thêta disponible aurait déjà été atteinte. En d'autres termes, l'efficacité neurale des adultes âgés serait moindre que celle des adultes jeunes. L'étude de Kardos et collaborateurs (2014) met également en évidence un lien entre les corrélats neuraux de l'attention soutenue (i.e., au cours d'une tâche de *odd-ball*) et le maintien en mémoire, suggérant que la composante thêta fronto-médiane reflète des ressources attentionnelles générales plutôt qu'un mécanisme spécifique impliqué dans le maintien en mémoire de travail.

Un entraînement basé sur le *neurofeedback* ciblant la composante thêta fronto-médiane permet d'améliorer les performances attentionnelles et les performances de mémoire de travail d'adultes jeunes et âgés sains (Wang & Hsieh, 2013). Le *neurofeedback* consiste à enregistrer l'activité électrique cérébrale des participants et à leur donner un retour sur cette activité de manière à leur apprendre à l'influencer. En comparaison à un entraînement cognitif sans *neurofeedback*, les performances attentionnelles et de mémoire de travail étaient améliorées après le suivi d'un entraînement avec *neurofeedback*. Cet entraînement permettait, de plus, d'améliorer l'activité thêta fronto-médiane au repos chez les adultes âgés. En lien avec les propositions d'un rôle de la composante thêta fronto-médiane dans les processus de contrôle cognitif (Cavanagh & Frank, 2014 ; Nigbur *et al.*, 2011) et la relation entre ces oscillations au repos et les performances attentionnelles, exécutives et de mémoire de travail chez les adultes âgés (Finnigan & Robertson, 2011), ces résultats sont particulièrement prometteurs pour proposer des pistes de remédiation cognitive des altérations de la mémoire de travail liées au vieillissement.

Toutefois, aucune de ces études n'a mesuré le couplage entre les oscillations thêta et les oscillations gamma qui est proposé comme un indicateur électrophysiologique du maintien en mémoire de travail (Lisman & Idiart, 1995 ; Lisman & Jensen, 2013), et pourrait être lié au

rafraîchissement attentionnel (Vergauwe & Cowan, 2014). L'effet du vieillissement sain sur le couplage thêta-gamma a été peu étudié chez l'humain mais des travaux chez le rat (Jacobson *et al.*, 2013) suggèrent une diminution de la puissance du couplage thêta-gamma avec l'avancée en âge lors du parcours d'un labyrinthe familier (supposé refléter la récupération en mémoire) et d'un labyrinthe nouveau (supposé refléter l'encodage de nouvelles informations). La diminution de la puissance thêta-gamma avec l'âge ne serait pas seulement due à une diminution de la puissance thêta, mais bien à une altération du couplage avec les oscillations gamma qui pourrait refléter les processus mnésiques hippocampiques (Jacobson *et al.*, 2013).

Une très récente étude s'est intéressée au couplage thêta-gamma dans le vieillissement pathologique chez l'humain, en comparant des adultes âgés sains et des adultes âgés présentant un trouble cognitif léger ou une démence de type Alzheimer (Goodman *et al.*, 2018). Durant une tâche de *n*-back verbale, le couplage thêta-gamma était plus faible chez les patients présentant un trouble cognitif léger, et encore plus faible chez les patients présentant une démence de type Alzheimer, en comparaison à des adultes âgés sains. De plus, la force du couplage était le meilleur prédicteur des performances mnésiques, comparé à l'amplitude des oscillations thêta et celle des oscillations gamma considérées séparément.

Moretti et collaborateurs (2009) ont évalué diverses fonctions cognitives (mémoire verbale et non-verbale immédiate et différée, raisonnement abstrait, planification motrice, habiletés praxiques et visuo-constructives), et mesuré le couplage thêta-gamma au repos chez des patients présentant un trouble cognitif léger. La mise en relation des mesures cognitives et électrophysiologiques a montré un lien entre la force du couplage thêta-gamma et les tâches de mémoire, avec un couplage plus faible chez les patients présentant de moins bonnes performances. La force du couplage enregistrée au moment du diagnostic de troubles cognitifs légers permet également de prédire le développement d'une démence ou non trois ans plus tard (Moretti *et al.*, 2011).

La force du couplage thêta-gamma semble liée à l'altération des capacités mnésiques dans le vieillissement pathologique. L'étude du couplage thêta-gamma dans le vieillissement sain pourrait permettre de mieux comprendre l'altération du maintien en mémoire de travail, et potentiellement du rafraîchissement attentionnel, chez les adultes âgés. Pour cela, il semble nécessaire de comparer la puissance du couplage thêta-gamma chez des adultes

jeunes et âgés au cours du maintien d'informations en mémoire de travail. D'après la théorie du code neural thêta-gamma (Lisman & Idiart, 1995 ; Lisman & Jensen, 2013), chaque cycle gamma imbriqué dans une oscillation thêta reflèterait le maintien d'une représentation en mémoire de travail. Vergauwe et Cowan (2014) mettent en relation la vitesse supposée du rafraîchissement d'une information (entre 30 et 50 millisecondes) et la fréquence d'un cycle gamma (25 Hz = 40 millisecondes). Si le rafraîchissement attentionnel est effectivement plus lent chez les adultes âgés, et qu'un cycle gamma reflète le rafraîchissement d'une représentation en mémoire de travail, alors à nombre d'informations maintenues égales la force du couplage thêta-gamma devrait être plus faible chez les adultes âgés que chez les adultes jeunes.

iii. Les oscillations alpha, préservées dans le vieillissement ?

Dans une revue de littérature, Klimesch (1999) met en évidence une modification de la fréquence des oscillations alpha qui augmente de l'enfance à la puberté puis diminue avec l'avancée en âge. Bien qu'il soit proposé dans cette revue que les modifications de la fréquence alpha liées à l'âge soient un indicateur des performances cognitives et mnésiques, une étude plus récente (Richard Clark *et al.*, 2004) suggère que, dans le cadre du vieillissement à l'âge adulte, les modifications de fréquence des oscillations alpha ne sont pas liées à l'âge. L'étude indique que la fréquence des oscillations alpha enregistrées au repos est liée aux performances de mémoire de travail (évaluée par une tâche d'empan de chiffres envers). Cependant, les facteurs « âge » et « fréquence alpha » contribuent tous deux à la prédiction des performances de mémoire de travail, suggérant que ces deux facteurs influencent de façon distincte les performances mnésiques sans pour autant être liés (Richard Clark *et al.*, 2004). Cette observation peut sembler surprenante au regard des hypothèses d'une implication des oscillations alpha dans le maintien en mémoire de travail et d'une atteinte des mécanismes de maintien dans le vieillissement : si les oscillations alpha reflètent effectivement le maintien en mémoire de travail et que le vieillissement altère ces mécanismes, alors le vieillissement devrait modifier les oscillations alpha. Il semble cependant intéressant de mettre en relation les propositions concernant le rôle précis des oscillations alpha dans le maintien en mémoire de travail et les études comportementales de l'effet de l'âge sur la mémoire de travail pour tenter d'apporter des pistes de compréhension. La désynchronisation alpha serait liée au maintien d'informations dans les régions cérébrales

liées au traitement sensoriel de ces informations (e.g., Fukuda & Woodman, 2017 pour le maintien d'informations visuelles ; Kaiser *et al.*, 2007 pour le maintien d'informations auditives). Or, des études comportementales s'intéressant au vieillissement mettent en évidence une préservation de certains mécanismes de maintien spécifiques à une modalité (i.e., la récapitulation subvocale, Loaiza & McCabe, 2013). La synchronisation alpha est, quant à elle, proposée comme reflétant des mécanismes d'inhibition (e.g., Bonnefond & Jensen, 2012). Or, une récente méta-analyse incluant près de 200 études suggère que les mécanismes d'inhibition ne seraient pas altérés dans le vieillissement (Rey-Mermet & Gade, 2017). L'étude de l'effet du vieillissement sur les oscillations alpha pourrait permettre de mieux comprendre le rôle de ces oscillations dans la mémoire de travail, et particulièrement le lien entre la synchronisation alpha et les mécanismes impliqués dans le maintien, soit directement *via* le maintien actif des informations ou, soit indirectement *via* l'inhibition d'informations interférentes.

D'autres études se sont intéressées aux modifications des oscillations alpha avec l'avancée en âge au cours de tâches de mémoire de travail (McEvoy *et al.*, 2001 ; Sander, Werkle-Bergner, & Lindenberger, 2012). Au cours d'une tâche de *n*-back, une désynchronisation alpha frontale est observée chez les adultes âgés mais pas chez les adultes jeunes et reflèterait l'utilisation d'une stratégie différente chez les adultes âgés, plus coûteuse et contrôlée, reposant sur les aires frontales (McEvoy *et al.*, 2001). Cette observation est en accord avec l'hypothèse de la compensation, suggérant une réorganisation des fonctions cérébrales (notamment frontales) pour contrecarrer les altérations dues à l'avancée en âge (Cabeza, 2002 ; Cabeza *et al.*, 1997 ; Cabeza, Anderson, Locantore, & McIntosh, 2002), et avec les propositions de l'utilisation de stratégies différentes chez les adultes jeunes et les adultes âgés (Dunlosky & Hertzog, 2001 ; Duverne & Lemaire, 2004 ; voir Lemaire, 2010 pour une revue de la littérature).

Durant le maintien d'informations visuelles, les adultes âgés recruteraient les mêmes réseaux que les adultes jeunes lorsque la charge mnésique est inférieure ou égale à leurs capacités d'empan (Sander *et al.*, 2012). Dans cette étude, des carrés étaient présentés à l'écran et les participants devaient mémoriser seulement ceux situés dans l'un des deux hémichamps de présentation (indiqué préalablement par une flèche). Le nombre d'informations à mémoriser (i.e., des carrés de couleurs présenté d'un côté de l'écran) variait

d'un essai à l'autre et était adapté aux capacités mnésiques moyennes de chaque groupe d'âge : une charge mnésique proche de la capacité d'empan moyenne du groupe, une charge mnésique plus faible et une charge mnésique plus élevée. La différence entre la puissance alpha pariétale controlatérale et ipsilatérale à l'hémichamp d'intérêt augmentait avec l'augmentation de la charge mnésique chez les adultes jeunes et âgés. Cependant, cette différence de puissance disparaissait chez les adultes âgés (mais pas chez les adultes jeunes) lorsque la charge mnésique excédait leurs capacités (Sander *et al.*, 2012). La différence de puissance alpha entre les régions pariétales controlatérales et ipsilatérales pourrait refléter les processus de contrôle inhibiteur (Freunberger *et al.*, 2011) ou de sélection attentionnelle (Thut *et al.*, 2006). Il semble donc difficile de conclure à une altération spécifique des mécanismes inhibiteurs ou de maintien attentionnel dans le vieillissement.

Avant de pouvoir utiliser les oscillations alpha comme un indice d'un déficit lié à la mémoire de travail dans le vieillissement, il semble nécessaire de mieux comprendre leur rôle dans le fonctionnement de la mémoire de travail. Une variation du paradigme utilisé par Sander et collaborateurs (2012) pourrait permettre de démêler le rôle des oscillations alpha dans les processus de maintien et/ou de suppression de l'interférence. Dans cette étude, le nombre d'informations à mémoriser varie d'un essai à l'autre, mais autant d'informations sont présentées à gauche et à droite de l'écran. Autant d'informations à mémoriser et à inhiber sont donc présentées. Une manipulation orthogonale du nombre d'informations à mémoriser et du nombre d'informations à inhiber permettrait de distinguer l'activité liée au maintien d'informations de celle impliquée dans la suppression des informations non pertinentes. Une différence entre la puissance alpha pariétale controlatérale et ipsilatérale à l'hémichamp d'intérêt lorsque le nombre d'informations à inhiber augmente mais que le nombre d'informations à mémoriser ne varie pas indiquerait une implication des oscillations alpha dans les processus d'inhibition. A l'inverse, une différence entre la puissance alpha pariétale controlatérale et ipsilatérale à l'hémichamp d'intérêt lorsque le nombre d'informations à mémoriser augmente alors que le nombre d'informations à inhiber reste constant suggérerait un rôle des oscillations alpha dans les processus directement impliqués dans le maintien en mémoire de travail. Une telle étude, d'abord chez les adultes jeunes puis chez les adultes âgés, permettrait de mieux comprendre le rôle des oscillations alpha dans le maintien en mémoire de travail puis d'étudier l'altération des mécanismes qu'elles reflètent dans le vieillissement.

Les études électrophysiologiques du maintien en mémoire de travail semblent une voie prometteuse pour mieux comprendre les altérations de la mémoire de travail liées au vieillissement sain, mais aussi pour mieux prédire et diagnostiquer les déficits cognitifs liés au vieillissement pathologique. L'étude des oscillations neurales peut également constituer une porte d'entrée pour construire des programmes d'interventions visant à améliorer les fonctions cognitives et remédier aux altérations dues au vieillissement.

2. Des modulations du marqueur électrophysiologique du rafraîchissement en présence d'un rythme auditif régulier ?

Comme nous l'avons mis en évidence au cours de cette thèse (Études 2 à 4), la présence d'une structure temporelle auditive régulière permet d'améliorer le maintien en mémoire de travail à la fois chez les adultes jeunes et âgés. Il semble utile d'étudier l'influence de la présence d'un rythme auditif régulier sur les oscillations neurales pour identifier les processus sous-jacents au bénéfice des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail. Cela permettrait également de mieux comprendre comment tirer profit de ces régularités pour pallier les altérations de la mémoire de travail liées au vieillissement.

Une étude très récente s'est intéressée à l'effet de la régularité temporelle d'apparition du stimulus à mémoriser sur le déclin temporel des traces en mémoire de travail en mesurant les oscillations neurales dans les bandes de fréquence alpha (Wilsch, Henry, Herrmann, Herrmann, & Obleser, 2018). Le délai entre la présentation de la note à mémoriser et de la note à reconnaître était manipulé ainsi que le moment d'apparition de la note à mémoriser, qui pouvait être prévisible ou non (i.e., le temps entre la présentation de l'indice visuel indiquant le début de l'essai et la présentation de la note à mémoriser était fixe ou non), permettant aux participants de développer des attentes temporelles. Aucun stimulus n'était présenté entre ces deux notes. Les performances de rappel diminuaient à mesure que la durée du délai augmentait, suggérant un déclin de la trace mnésique avec le temps (voir Cowan, Wood, Nugent, & Treisman, 1997 ; Posner & Keele, 1967 pour des résultats similaires). A durée égale de l'intervalle de rétention, les performances de rappel étaient meilleures lorsque la note à mémoriser arrivait au moment attendu, suggérant que les attentes temporelles permettaient de contrecarrer le déclin de la trace mnésique. Les analyses électrophysiologiques centrées sur l'intervalle de rétention mettent en évidence (1) une

diminution de la puissance alpha dans les régions occipito-pariétales et (2) une augmentation de la puissance alpha dans les régions temporales gauches, particulièrement dans le gyrus temporal supérieur préalablement associé au maintien d'informations auditives (Grimault *et al.*, 2009 ; Kumar *et al.*, 2016 ; Sabri, Kareken, Dzemidzic, Lowe, & Melara, 2004), au fur et à mesure de l'augmentation de la durée de l'intervalle de rétention. Ces deux observations sont proposées comme reflétant la diminution de l'inhibition des aires visuelles et de l'augmentation de la quantité de ressources allouées au maintien des informations auditives au fur et à mesure de l'intervalle de rétention, respectivement. L'effet du délai sur la puissance alpha dans les régions occipito-pariétales était modulée par la prévisibilité d'apparition du stimulus à encoder. Lorsque le moment de présentation du stimulus à reconnaître n'était pas prévisible, la diminution de la puissance alpha avec l'augmentation du délai était plus forte comparée à la présentation temporellement attendue. Ces résultats suggèrent un lien entre les oscillations alpha et le déclin des traces mnésiques en mémoire de travail. Plus précisément, les auteurs proposent que l'augmentation de la puissance alpha dans les régions temporales reflète « l'allocation de ressources additionnelles qui rafraichissent la représentation maintenue en mémoire » (Wilsch *et al.*, 2018, p. 19). L'allocation de ressources au rafraîchissement des traces mnésiques serait plus importante lorsque le stimulus à encoder est présenté à un moment attendu plutôt qu'inattendu résultant en un moindre déclin des traces mnésiques, comme en atteste comportementalement les meilleures performances de rappel lors de la présentation attendue de la note à encoder.

Bien que les manipulations expérimentales de Wilsch et collaborateurs (2018) et celles de l'Étude 5 ne soient pas identiques, il semble intéressant de mettre en perspective les résultats de ces deux études. Toutes deux mettent en évidence une diminution de la puissance alpha dans les régions liées à la modalité sensorielle des informations à mémoriser (i.e., dans les régions temporales pour Wilsch *et al.* et dans les régions occipito-pariétale dans l'Étude 5) qui reflèterait le maintien en mémoire de travail. La diminution de la puissance alpha pourrait donc refléter l'implication des régions cérébrales spécifiques à la modalité sensorielle de présentation des informations. L'augmentation de la puissance alpha a cependant lieu dans les aires occipito-pariétales, liées au traitement d'informations visuelles, quelle que soit la nature des informations à mémoriser (i.e., auditive dans l'étude de Wilsch *et al.*, visuelle dans l'Étude 5). Tandis que les résultats de Wilsch et collaborateurs (2018) sont en accord avec

l'hypothèse d'une diminution de l'allocation des ressources aux régions non liées à la tâche marquée par l'augmentation de la puissance alpha dans ces régions, nos résultats semblent plutôt aller à l'encontre de cette hypothèse car l'augmentation de la puissance alpha est observée dans les régions occipitales, associées au traitement d'informations visuelles. Il semble intéressant de noter que, dans notre étude, plusieurs informations à mémoriser étaient présentées (deux ou quatre selon la condition) et pouvaient donc interférer entre elles (pour plus de détails sur cette hypothèse, voir *Retour sur les objectifs de la thèse*, section 3.i.). Les informations pouvant nécessiter une inhibition étaient de nature visuelle, ce qui pourrait expliquer une augmentation de la puissance alpha dans les régions liées au traitement des informations de cette nature. L'augmentation de puissance alpha pourrait donc refléter l'inhibition active des informations potentiellement interférentes plutôt que l'inhibition des régions cérébrales liées au traitement des informations sensorielles.

L'étude de Wilsch et collaborateurs (2018) offre un nouvel éclairage sur le rôle des oscillations alpha dans le maintien en mémoire de travail et l'impact des attentes temporelles lors de l'encodage sur les performances de rappel. Cette étude n'apporte cependant pas d'élément de réponse sur l'influence des attentes temporelles développées en présence de régularités temporelles sur le *maintien* en mémoire de travail. Les travaux menés dans le cadre de cette thèse suggèrent un rôle des oscillations bêta dans le maintien attentionnel en mémoire de travail. Les oscillations bêta semblent également impliquées dans le codage prédictif permettant le développement des attentes temporelles. Plus précisément, en présence d'un rythme auditif régulier, les oscillations bêta se synchronisent sur la pulsation du rythme (Fujioka, Trainor, Large, & Ross, 2009, 2012). La synchronisation bêta semble liée à la prédiction du moment d'occurrence d'un événement futur tandis que la désynchronisation bêta serait impliquée dans la prédiction du contenu de cet événement (Chang, Bosnyak, & Trainor, 2018). Pour être capable de prédire l'occurrence d'événements futurs au sein d'une séquence régulière, il est nécessaire d'avoir en mémoire les informations temporelles données par la régularité de la séquence. Une plus grande désynchronisation bêta pourrait par conséquent refléter un maintien en mémoire de travail plus efficace. Si, comme nous le proposons, (1) la présence d'un rythme auditif régulier permet de guider le rafraîchissement attentionnel et de le rendre plus efficace, et (2) la désynchronisation bêta dans les régions pariétales reflète le rafraîchissement attentionnel, alors nous faisons l'hypothèse que la

présence d'un rythme auditif régulier présenté durant le maintien en mémoire de travail augmenterait la désynchronisation bêta.

L'électrophysiologie semble un outil particulièrement utile pour mieux comprendre l'amélioration du maintien en mémoire de travail en présence de structures temporelles régulières. À plus long terme, la compréhension des mécanismes cognitifs sous-jacents à un tel bénéfice pourrait permettre la mise en place de techniques de remédiation et de réhabilitation de la mémoire de travail à destination de populations présentant une altération de cette fonction.

3. Application à la vie quotidienne : La musique comme outil de remédiation

Les études menées au cours de cette thèse mettent en évidence un bénéfice des structures temporelles auditives régulières sur le maintien en mémoire de travail chez les adultes jeunes et âgés. Les régularités temporelles auditives sont inhérentes à la musique, qui pourrait donc être utilisée comme un outil de réhabilitation de la mémoire de travail chez les adultes âgés. En faveur de cette hypothèse, la pratique musicale au cours de la vie semble bénéficier aux capacités de mémoire de travail – les musiciens ont une meilleure mémoire que les non-musiciens (Talamini, Altoè, Carretti, & Grassi, 2017) –, un bénéfice qui persiste avec l'avancée en âge. Les modifications cognitives observées lors de la pratique musicale pourraient être dues à des changements cérébraux (Wan & Schlaug, 2010), suggérant une relation causale entre la pratique de la musique et l'amélioration du fonctionnement cognitif. La pratique de la musique, même débutée à un âge avancé, peut également constituer une perspective intéressante pour contrecarrer les altérations cognitives liées à l'âge et offrir des pistes de développement d'outils de remédiation.

- i. Bénéfice de la pratique musicale au cours de la vie : Études comparées des musiciens et non-musiciens

La pratique de la musique requiert un ensemble de fonctions cognitives telles que le contrôle du focus attentionnel (Duke, Cash, & Allen, 2011), l'intégration sensorimotrice (Münste, Altenmüller, & Jäncke, 2002), la planification et la gestion de la performance (Palmer & Drake, 1997). Solliciter ces fonctions sensorielles, cognitives et motrices au cours de la

pratique d'un instrument améliorerait le fonctionnement cognitif des adultes âgés (Fauvel, Groussard, Desgranges, & Platel, 2012), et semble également être associé à une diminution du risque de développement de déficits cognitifs légers (Wilson, Boyle, Yang, James, & Bennett, 2015) et à de meilleures capacités d'apprentissage de matériel musical chez des patients atteints de démence de type Alzheimer (Baird, Samson, Miller, & Chalmers, 2017).

Une revue de la littérature récente s'est intéressé à l'effet de la pratique musicale sur la mémoire d'adultes jeunes (Talamini *et al.*, 2017). Les performances de mémoire à court terme (i.e., impliquant uniquement le maintien d'informations) et de mémoire de travail (i.e., impliquant à la fois le maintien et le traitement d'informations) sont meilleures chez les musiciens que chez les non-musiciens pour les stimuli musicaux et verbaux. Les performances de mémoire à court-terme (mais pas de mémoire de travail) pour les informations visuo-spatiales sont également meilleures chez les musiciens que les non-musiciens. Dans l'ensemble, les adultes jeunes pratiquant la musique semblent avoir une meilleure mémoire que les non-musiciens.

Très peu d'études se sont intéressées aux différences mnésiques liées à la pratique de la musique au cours de la vie chez les adultes âgés. Amer et collaborateurs (Amer, Kalender, Hasher, Trehub, & Wong, 2013) ont étudié les profils neuropsychologiques d'adultes âgés de 50 ans et plus, musiciens professionnels ou non-musiciens, en évaluant leurs capacités dans des tâches impliquant le traitement auditif (i.e., Stroop auditif²) ou non (i.e., blocs de Corsi³, tâches de Simon⁴, de Go/No-Go⁵ et de lecture avec distraction⁶, évaluant respectivement

² Dans le Stroop auditif, les participants doivent indiquer si un signal sonore est aigu ou grave. Les mots « aigu » et « grave » sont présentés auditivement à une fréquence aiguë ou grave. Le mot et sa fréquence peuvent être congruents (e.g., le mot « aigu » présenté à une fréquence aiguë) ou non (e.g., le mot « aigu » présenté à une fréquence basse). Pour mesurer l'effet d'interférence, deux conditions contrôle sont utilisées : un son est présenté à une fréquence aiguë ou grave ; les mots « aigu » et « grave » sont présentés tous deux à la même fréquence.

³ Dans le test des blocs de Corsi, une séquence de positions spatiales est présentée et les participants doivent rappeler ces positions dans l'ordre de présentation. Le nombre de positions spatiales varie et les séquences sont présentées par ordre croissant de nombre d'items à mémoriser (de quatre à sept positions).

⁴ Voir Chapitre 4, page 70 (note de bas de page 3) pour une description du paradigme de Simon.

⁵ Voir Chapitre 2, page 23 (note de bas de page 7) pour une description du paradigme de Go/No-Go.

⁶ Dans la tâche de lecture avec distraction, les participants doivent lire un extrait d'un texte narratif. Le texte à lire est écrit en italique et entrecoupé de texte non pertinent et non-italique. Le niveau d'interférence du texte non pertinent est manipulé. Dans une condition faiblement interférente, le texte non pertinent consiste en des séquences de « x ». Dans une condition fortement interférente, le texte non pertinent consiste en des mots ou phrases liés au contenu de l'histoire.

l'empan visuo-spatial à court-terme, la résolution de conflit, l'inhibition de réponse et la résistance à la distraction). Les musiciens professionnels avaient de meilleures performances que les non-musiciens dans des tâches neuropsychologiques impliquant le traitement auditif. Ce résultat n'est pas surprenant étant donné le bénéfice de la pratique musicale sur le traitement auditif chez les adultes âgés (Parbery-Clark, Strait, Anderson, Hittner, & Kraus, 2011 ; Zendel & Alain, 2012). Les musiciens avaient également un empan visuo-spatial plus élevé, de meilleures capacités de résolution de conflit et de résistance à la distraction que les non-musiciens (Amer *et al.*, 2013). Le bénéfice de la pratique professionnelle de la musique semble donc s'étendre au-delà d'un bénéfice dans le traitement auditif.

Les travaux d'Hanna-Pladdy et Mackay (2011) distinguent quant à eux deux catégories de musiciens en fonction du nombre d'années de pratique de la musique (i.e., entre un et neuf ans vs. dix ans et plus). Les adultes âgés avec une longue pratique musicale ont de meilleures performances que les non-musiciens dans des tâches mesurant notamment les capacités de mémoire visuo-spatiale (mais aussi de dénomination, vitesse visuomotrice, séquençage visuomoteur et flexibilité mentale). Les performances mnésiques ne semblent en revanche pas différer en fonction du nombre d'années de pratique.

Les études contrastant les musiciens et les non-musiciens ne sont pas idéales pour mettre en évidence un bénéfice de la pratique de la musique sur la cognition. Il est impossible de déterminer si les bénéfices sont effectivement dus à la pratique de la musique ou à d'autres variables inter-individuelles. Par exemple, est-ce que les musiciens ont de meilleures capacités de mémoire de travail grâce à leur pratique ou est-ce parce qu'ils ont de bonnes capacités de mémoire de travail qu'ils pratiquent la musique ? Les études longitudinales et centrées sur l'effet de programmes interventionnels peuvent permettre de mieux comprendre la nature (causale ou non) de la relation entre pratique de la musique et amélioration des performances cognitives.

ii. Bénéfice cognitif de l'entraînement musical

Les programmes d'interventions centrés sur la pratique de la musique semblent bénéficier au fonctionnement cognitif, et ce notamment chez les adultes âgés (Bugos, Perlstein, McCrae, Brophy, & Bedenbaugh, 2007 ; Degé & Kerkovius, 2018). Les évaluations pré- et post-tests suggèrent une amélioration des capacités de flexibilité mentale, de vitesse perceptive et de mémoire de travail d'adultes âgés après un programme d'éducation musicale

(i.e., cours de piano) individualisé durant six mois à raison de trente minutes de cours et trois heures de pratique indépendante par semaine (Bugos *et al.*, 2007). Cependant, lors de l'évaluation de suivi trois mois après la fin de l'intervention, le bénéfice observé en mémoire de travail ne semble pas avoir persisté si la pratique musicale a été arrêtée. Parmi les principales limites de cette étude, les participants du groupe contrôle n'ont reçu aucun traitement, participé à aucune activité en plus de leurs activités quotidiennes habituelles. Il semble donc difficile de distinguer les bénéfices de la pratique musicale de ceux liés à l'engagement dans une nouvelle activité. Une étude plus récente incluant un groupe contrôle avec un programme d'entraînement littéraire en plus du groupe sans entraînement suggère cependant que la composante musicale incluse dans l'entraînement est nécessaire pour un bénéfice des performances mnésiques des adultes âgés (Degé & Kerkovius, 2018). Après un entraînement musical de 15 semaines, les mesures d'empan verbal et visuo-spatial des adultes âgés sont améliorées. Cette amélioration n'est observée dans aucun des groupes contrôles (avec entraînement littéraire ou sans entraînement). Il semble intéressant de relever que l'entraînement musical proposé dans l'étude de Degé et Kerkovius (2018) comprenait la pratique du chant et d'instruments à percussion, accentuant par conséquent la composante rythmique inhérente à la musique. La mémoire de travail des adultes âgés semble donc bénéficier spécifiquement d'un entraînement musical (voir aussi Clément, Tonini, Khatir, Schiaratura, & Samson, 2012 pour un bénéfice spécifique aux interventions musicales sur le bien-être des patients atteints d'une démence de type Alzheimer).

L'une des explications sous-jacentes au transfert de compétences entre la pratique musicale et d'autres domaines cognitifs est la plasticité cérébrale : l'écoute et la pratique de la musique provoquent des changements dans le cerveau qui peuvent modifier les performances dans d'autres domaines (voir Moussard, Rochette, & Bigand, 2012 ; Wan & Schlaug, 2010 pour des revues de littérature). De façon particulièrement intéressante au regard des travaux présentés et menés au cours de cette thèse, la pratique de la musique provoque des changements structurels et fonctionnels dans les régions proches des sillons intra-pariétaux (Wan & Schlaug, 2010). Étant donné le rôle de ces régions dans les processus attentionnels (Corbetta & Shulman, 2002) et le maintien en mémoire de travail (Majerus *et al.*, 2010, 2016), il semble d'autant plus intéressant d'étudier l'effet de la pratique musicale sur l'efficacité du rafraîchissement attentionnel. Puisque la plasticité cérébrale persiste à l'âge

adulte (Wan & Schlaug, 2010), l'utilisation des entraînements musicaux comme outil de remédiation cognitive chez les adultes âgés pourrait permettre une amélioration du fonctionnement cognitif et, en particulier, de la mémoire de travail. À la lumière des travaux menés dans le cadre de cette thèse mettant en évidence que les régularités temporelles bénéficient au fonctionnement de la mémoire de travail, des programmes de remédiation spécifiquement centrés sur la composante rythmique (e.g., Degé & Kerkovius, 2018), inhérente à la musique, pourraient être particulièrement efficaces dans une perspective de maintien voire d'amélioration des capacités de la mémoire de travail des adultes âgés.

Ce n'est pas seulement la pratique mais aussi l'écoute de la musique qui semble bénéficier au fonctionnement cognitif des adultes âgés, et notamment à leur mémoire. Les mesures d'empan de chiffres ou de fluence verbale des adultes âgés bénéficient de la présentation concomitante d'une musique, en comparaison à un bruit blanc ou au silence (Mammarella, Fairfield, & Cornoldi, 2007). La présentation de musique simultanément à la présentation de listes de mots à mémoriser améliore les performances de rappel de ces mots comparativement à une condition en silence (Ferreri *et al.*, 2014). Dans cette étude de Ferreri et collaborateurs (2014), l'activité cérébrale d'adultes âgés était enregistrée en imagerie spectroscopique proche infrarouge (i.e., une technique consistant à mesurer le niveau d'oxygénation du sang pour en déduire l'activité cérébrale) durant l'encodage des mots, mettant en évidence un engagement des régions préfrontales dorsolatérales moindre durant l'encodage en musique en comparaison à l'encodage silencieux.

Les recherches sur les techniques de remédiation et de réhabilitation par le biais de la musique peuvent aussi s'étendre aux pathologies atteignant la mémoire de travail, et notamment à des pathologies liées au vieillissement. Le premier argument à la mise en place de telles techniques est une amélioration du bien-être des patients avec une démence de type Alzheimer suivant une intervention musicale. En comparaison à une intervention centrée sur les activités non-musicales (cuisine ou peinture), l'effet bénéfique d'une intervention musicale sur le bien-être des patients persiste à long-terme (Clément *et al.*, 2012 ; Narme *et al.*, 2012). Bien que de telles interventions améliorent les troubles comportementaux des patients (réduisant notamment leur agitation, Narme *et al.*, 2014), un bénéfice des entraînements musicaux sur le fonctionnement cognitif n'est pas toujours observé (Narme *et al.*, 2014 ; voir aussi Ueda, Suzukamo, Sato, & Izumi, 2013 pour une méta-analyse). D'après Samson et

collaborateurs (Samson, Clément, Narme, Schiaratura, & Ehrlé, 2015), la différence de résultats entre ces deux études (Clément *et al.*, 2012 ; Narme *et al.*, 2014) serait due à la relation entre l'évaluateur et les patients, puisque le thérapeute était également l'évaluateur dans l'étude de Clément et collaborateurs (Clément *et al.*, 2012) mais pas dans l'étude de Narme et collègues (Narme *et al.*, 2014). Pour évaluer le bénéfice des interventions musicales, il semble crucial de contrôler les interactions entre les évaluateurs et les patients et s'assurer de la non-connaissance de la répartition des patients dans les différents groupes expérimentaux par les évaluateurs (Samson *et al.*, 2015). Les études futures centrées sur les interventions non médicamenteuses devront également inclure des groupes contrôles sans intervention (i.e., suivant uniquement la prise en charge habituelle) pour une meilleure évaluation des bénéfices des interventions (Samson *et al.*, 2015).

Le second argument à la mise en place de techniques de remédiation par le biais de la musique est l'apparente préservation des capacités de perception et de mémoire musicale chez les patients atteints de démence (voir Baird & Samson, 2009, 2015 pour des revues de littérature). La reconnaissance de paroles de chansons, présentées simultanément visuellement et auditivement, est meilleure lorsque la présentation auditive est chantée plutôt que parlée (Simmons-Stern, Budson, & Ally, 2010). De façon particulièrement intéressante pour les perspectives de réhabilitation appliquées à la vie quotidienne, lorsque les paroles des chansons portent sur des activités quotidiennes (e.g., boutonner sa chemise), l'accompagnement des paroles écrites par le chant des paroles (vs. leur lecture) bénéficie à la mémorisation du contenu général des paroles (Simmons-Stern *et al.*, 2012). Le bénéfice mnésique d'une présentation chantée (vs. parlée) peut également persister à long terme (i.e., 4 semaines après l'apprentissage, Moussard, Bigand, Belleville, & Peretz, 2014).

L'entraînement musical, qu'il soit effectué au cours de la vie ou plus tardivement au cours d'interventions, semble bénéficier au fonctionnement cognitif, et particulièrement au fonctionnement mnésique des adultes âgés et des patients atteints de démences (voir Ferreri, Moussard, Bigand, & Tillmann, en révision, pour une revue). L'entraînement musical semble causer des modifications cérébrales, notamment dans des régions liées au rafraîchissement attentionnel (cortex préfrontal dorsolatéral, Ferreri *et al.*, 2014 ; et sillon intra-pariétaux, Wan & Schlaug, 2010), suggérant un intérêt particulier à utiliser la musique comme outil de réhabilitation de la mémoire de travail. Pour tester le bénéfice de la pratique musicale sur le

rafraîchissement attentionnel, il serait pertinent de combiner des études comportementales et électrophysiologiques. La littérature comparant les performances des musiciens et des non-musiciens dans des tâches de mémoire de travail tend à suggérer de meilleures capacités chez les musiciens (Amer *et al.*, 2013 ; Hanna-Pladdy & MacKay, 2011). Il serait intéressant d'étudier les différences entre ces deux populations au niveau de la modulation des oscillations neurales lors du maintien d'informations en mémoire de travail. Si une différence est observée entre ces deux populations, une étude longitudinale permettrait de confirmer la relation causale entre la pratique de la musique et les différences de modulations des oscillations neurales entre les musiciens et les non-musiciens. Pour mieux comprendre l'effet d'une intervention à visée de remédiation cognitive musicale sur la mémoire de travail, il serait également utile de mesurer les changements dans la synchronisation des oscillations neurales au cours du maintien en mémoire de travail avant et après une telle intervention.

CONCLUSION

Les travaux menés dans le cadre de cette thèse se sont centrés sur un mécanisme particulier de la mémoire de travail : le rafraîchissement attentionnel. Nous avons mis en évidence (1) une altération de l'initiation du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement, (2) la possibilité d'améliorer l'efficacité du rafraîchissement attentionnel grâce à la présence de régularités temporelles auditives et (3) de nouvelles pistes pour identifier un marqueur électrophysiologique du rafraîchissement. Nos travaux ouvrent de nouvelles perspectives d'études des déficits de la mémoire de travail liés à l'âge, notamment *via* l'électrophysiologie. L'utilisation de l'électrophysiologie pourrait également permettre de mieux comprendre comment les régularités temporelles bénéficient au maintien en mémoire de travail, en supposant une synchronisation des oscillations neurales impliquées dans le rafraîchissement attentionnel avec une structure temporelle externe et régulière. À plus long terme, les interventions à visée de remédiation centrées sur les entraînements musicaux

et/ou rythmiques pourraient permettre de pallier les altérations de la mémoire de travail, et ce notamment dans le vieillissement.

Les études menées dans le cadre de cette thèse se sont cependant restreintes à l'étude du maintien d'informations simples : des lettres et des positions spatiales. Étant donné le rôle central de la mémoire de travail dans la plupart de nos activités cognitives quotidiennes, il n'est pas surprenant que le rafraîchissement attentionnel soit proposé comme impliqué dans le maintien d'informations beaucoup plus riches et complexes (Plancher, Gyselinck, & Piolino, 2018). Les techniques de réalité virtuelle permettent la création et la présentation d'environnement complexes et réalistes tout en conservant un fort contrôle expérimental sur, par exemple, la présentation des informations ou la plus ou moins grande taxation des ressources attentionnelles par une tâche concurrente au maintien. L'utilisation de la réalité virtuelle, une technique d'étude permettant d'utiliser une situation et du matériel plus écologique, semble une piste prometteuse pour mieux comprendre le fonctionnement du rafraîchissement attentionnel (e.g., Fanuel, Orriols, Piolino, & Plancher, en préparation ; Plancher, Gyselinck, *et al.*, 2018).

En conclusion, un déficit du rafraîchissement attentionnel semble pouvoir expliquer l'altération de la mémoire de travail dans le vieillissement. Étant donné le rôle majeur de la mémoire de travail dans le fonctionnement cognitif, le déficit du rafraîchissement attentionnel dans le vieillissement pourrait constituer un facteur déterminant des déclin cognitifs liés à l'âge. Par conséquent, trouver des moyens d'améliorer le fonctionnement de la mémoire de travail des adultes âgés pourrait permettre d'améliorer leurs performances dans d'autres tâches cognitives. À l'issue des travaux de cette thèse, l'utilisation de techniques de remédiation basées sur du contenu musical semble une piste d'investigation prometteuse pour améliorer le fonctionnement cognitif des adultes âgés. Nous nous sommes ici spécifiquement intéressés à l'impact d'une structure temporelle régulière sur un mécanisme attentionnel de maintien en mémoire de travail. D'autres études suggèrent un bénéfice de la présence d'une structure temporelle régulière dans l'encodage d'informations en mémoire de travail, et ce même lorsque l'encodage est incident (e.g., Thavabalasingam, O'Neil, Zeng, & Lee, 2016), améliorant la qualité de la reconnaissance des stimuli et modulant l'activité électrophysiologique qui y est associée (Jones & Ward, 2018). Les études futures devront mieux comprendre les facteurs (temporels ou sensoriels, mais aussi la persistance dans le

temps) impliqués dans le bénéfice des régularités temporelles sur le maintien et étendre les questions posées dans le cadre de cette thèse à d'autres processus impliqués dans la mémoire de travail, tels que l'encodage ou la récupération. Cela permettrait d'imaginer des techniques interventionnelles ciblant l'amélioration de différents processus de la mémoire de travail, ce qui pourrait potentialiser les effets bénéfiques de ces interventions. De telles études offriraient alors de nouvelles perspectives pour mettre en place des méthodes de remédiation visant à une amélioration du fonctionnement cognitif grâce à la musique.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Adrian, E. D., & Matthews, B. H. (1934). The Berger rhythm: potential changes from the occipital lobes in man. *Brain*, *57*(4), 355–385.
- Ahissar, M. (2007). Dyslexia and the anchoring-deficit hypothesis. *Trends in cognitive sciences*, *11*(11), 458–465.
- Albouy, P., Bouet, R., Sanchez, G., Caclin, A., & Tillmann, B. (2012, 26 août). Altered alpha-activity related to impaired short-term memory of tone sequences in congenital amusia [Poster]. Poster communication présentée au 18th International conference on Biomagnetism, Paris.
- Albouy, P., Mattout, J., Bouet, R., Maby, E., Sanchez, G., Aguera, P.-E., ... Tillmann, B. (2013). Impaired pitch perception and memory in congenital amusia: the deficit starts in the auditory cortex. *Brain*, *136*(5), 1639-1661. <https://doi.org/10.1093/brain/awt082>
- Allen, P. A., Smith, A. F., Vires-Collins, H., & Sperry, S. (1998). The psychological refractory period: Evidence for age differences in attentional time-sharing. *Psychology and Aging*, *13*(2), 218.
- Amer, T., Kalender, B., Hasher, L., Trehub, S. E., & Wong, Y. (2013). Do older professional musicians have cognitive advantages? *PloS one*, *8*(8), e71630.
- Arnal, L. H., Doelling, K. B., & Poeppel, D. (2014). Delta–beta coupled oscillations underlie temporal prediction accuracy. *Cerebral Cortex*, *25*(9), 3077–3085.
- Arnal, L. H., & Giraud, A.-L. (2012). Cortical oscillations and sensory predictions. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(7), 390-398. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.05.003>
- Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes1. Dans *Psychology of learning and motivation* (Vol. 2, pp. 89–195). (S.I.) : Elsevier.
- Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1971). The control of short-term memory. *Scientific American*, *225*(2), 82–91.
- Axmacher, N., Henseler, M. M., Jensen, O., Weinreich, I., Elger, C. E., & Fell, J. (2010). Cross-frequency coupling supports multi-item working memory in the human hippocampus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(7), 3228–3233.
- Baddeley, A. D. (1966). Short-term memory for word sequences as a function of acoustic, semantic and formal similarity. *Quarterly journal of experimental psychology*, *18*(4), 362–365.
- Baddeley, A. D. (1986). *Working memory*. Oxford : Calendron Press.
- Baddeley, A. D. (1992). Working memory. *Science*, *255*(5044), 556–559.
- Baddeley, A. D. (1996). Exploring the central executive. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *49*(1), 5–28.
- Baddeley, A. D. (2000). The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends in cognitive sciences*, *4*(11), 417–423.

- Baddeley, A. D. (2012). Working Memory: Theories, Models, and Controversies. *Annual Review of Psychology*, 63(1), 1-29. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-120710-100422>
- Baddeley, A. D., Bressi, S., Della Sala, S., Logie, R., & Spinnler, H. (1991). The decline of working memory in Alzheimer's disease: A longitudinal study. *Brain*, 114(6), 2521–2542.
- Baddeley, A. D., & Hitch, G. (1974). Working memory. Dans *The psychology of learning and motivation* (Vol. 8, pp. 47-89). (S.l.) : (s.n.).
- Baddeley, A. D., Lewis, V., & Vallar, G. (1984). Exploring the articulatory loop. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 36(2), 233-252. <https://doi.org/10.1080/14640748408402157>
- Baddeley, A. D., Logie, R., Bressi, S., Sala, S. D., & Spinnler, H. (1986). Dementia and working memory. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 38(4), 603–618.
- Baddeley, A. D., & Logie, R. H. (1999). Working memory: The multiple-component model. Dans A. Miyake & P. Shah (Éds), *Models of Working Memory: Mechanisms of active maintenance and executive control* (pp. 28-61). New York : Cambridge University Press.
- Baddeley, A. D., Thomson, N., & Buchanan, M. (1975). Word length and the structure of short-term memory. *Journal of verbal learning and verbal behavior*, 14(6), 575–589.
- Baird, A., & Samson, S. (2015). Music and dementia. Dans *Progress in brain research* (Vol. 217, pp. 207–235). (S.l.) : Elsevier.
- Baird, A., Samson, S., Miller, L., & Chalmers, K. (2017). Does music training facilitate the mnemonic effect of song? An exploration of musicians and nonmusicians with and without Alzheimer's dementia. *Journal of clinical and experimental neuropsychology*, 39(1), 9–21.
- Barnes, R., & Jones, M. R. (2000). Expectancy, Attention, and Time. *Cognitive Psychology*, 41(3), 254-311. <https://doi.org/10.1006/cogp.2000.0738>
- Barrouillet, P., Bernardin, S., & Camos, V. (2004). Time Constraints and Resource Sharing in Adults' Working Memory Spans. *Journal of Experimental Psychology: General*, 133(1), 83-100. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.133.1.83>
- Barrouillet, P., Bernardin, S., Portrat, S., Vergauwe, E., & Camos, V. (2007). Time and cognitive load in working memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 33(3), 570-585. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.33.3.570>
- Barrouillet, P., & Camos, V. (2001). Developmental Increase in Working Memory Span: Resource Sharing or Temporal Decay? *Journal of Memory and Language*, 45(1), 1-20. <https://doi.org/DOI: 10.1006/jmla.2001.2767>
- Barrouillet, P., & Camos, V. (2007). The time-based resource-sharing model of working memory. *The cognitive neuroscience of working memory*, 59–80.
- Barrouillet, P., & Camos, V. (2012). As Time Goes By: Temporal Constraints in Working Memory. *Current Directions in Psychological Science*, 21(6), 413-419. <https://doi.org/10.1177/0963721412459513>

- Barrouillet, P., & Camos, V. (2015). *Working Memory: Loss and Reconstruction*. Hove : Psychology Press.
- Barrouillet, P., Portrat, S., & Camos, V. (2011). On the law relating processing to storage in working memory. *Psychological Review*, *118*(2), 175-192. <https://doi.org/10.1037/a0022324>
- Basak, C., & Verhaeghen, P. (2011). Aging and Switching the Focus of Attention in Working Memory: Age Differences in Item Availability But Not in Item Accessibility. *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences*, *66B*(5), 519-526. <https://doi.org/10.1093/geronb/gbr028>
- Başar, E., Başar-Eroğlu, C., Karakaş, S., & Schürmann, M. (2000). Brain oscillations in perception and memory. *International journal of psychophysiology*, *35*(2-3), 95–124.
- Başar, E., Başar-Eroglu, C., Karakaş, S., & Schürmann, M. (2001). Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes. *International Journal of Psychophysiology*, *39*(2-3), 241-248. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(00\)00145-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(00)00145-8)
- Bastiaansen, M. C., Böcker, K. B., Brunia, C. H., De Munck, J. C., & Spekreijse, H. (2001). Event-related desynchronization during anticipatory attention for an upcoming stimulus: a comparative EEG/MEG study. *Clinical Neurophysiology*, *112*(2), 393–403.
- Bastiaansen, M. C., & Hagoort, P. (2003). Event-induced theta responses as a window on the dynamics of memory. *Cortex*, *39*(4-5), 967–992.
- Bastiaansen, M. C., Posthuma, D., Groot, P. F., & De Geus, E. J. (2002). Event-related alpha and theta responses in a visuo-spatial working memory task. *Clinical neurophysiology*, *113*(12), 1882–1893.
- Bastuji, H., García-Larrea, L., Franc, C., & Mauguière, F. (1995). Brain processing of stimulus deviance during slow-wave and paradoxical sleep: a study of human auditory evoked responses using the oddball paradigm. *Journal of clinical neurophysiology: official publication of the American Electroencephalographic Society*, *12*(2), 155–167.
- Bégel, V., Verga, L., Benoit, C.-E., Kotz, S. A., & Dalla Bella, S. (2018). Test-retest reliability of the Battery for the Assessment of Auditory Sensorimotor and Timing Abilities (BAASTA). *Annals of physical and rehabilitation medicine*.
- Beier, E. J., & Ferreira, F. (2018). The Temporal Prediction of Stress in Speech and Its Relation to Musical Beat Perception. *Frontiers in Psychology*, *9*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00431>
- Berger, H. (1929). Über das elektrenkephalogramm des menschen. *Archiv für psychiatrie und nervenkrankheiten*, *87*(1), 527–570.
- Bertrand, O., Bohorquez, J., & Pernier, J. (1994). Time-frequency digital filtering based on an invertible wavelet transform: an application to evoked potentials. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, *41*(1), 77-88. <https://doi.org/10.1109/10.277274>
- Bolger, D., Coull, J. T., & Schön, D. (2014). Metrical rhythm implicitly orients attention in time as indexed by improved target detection and left inferior parietal activation. *Journal of cognitive neuroscience*, *26*(3), 593–605.
- Bolger, D., Trost, W., & Schön, D. (2013). Rhythm implicitly affects temporal orienting of attention across modalities. *Acta psychologica*, *142*(2), 238–244.

- Bonnefond, M., & Jensen, O. (2012). Alpha Oscillations Serve to Protect Working Memory Maintenance against Anticipated Distracters. *Current Biology*, 22(20), 1969-1974. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.029>
- Bopp, K. L., & Verhaeghen, P. (2005). Aging and verbal memory span: A meta-analysis. *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences*, 60(5), 223–233.
- Borella, E., Carretti, B., & De Beni, R. (2008). Working memory and inhibition across the adult life-span. *Acta psychologica*, 128(1), 33–44.
- Breitmeyer, B. G., & Ogmen, H. (2000). Recent models and findings in visual backward masking: A comparison, review, and update. *Perception & Psychophysics*, 62(8), 1572-1595. <https://doi.org/10.3758/BF03212157>
- Broadbent, D. E. (1958). *Perception and communication*. Elmsford : Pergamon Press. <https://doi.org/10.1037/10037-000>
- Brown, J. (1958). Some tests of the decay theory of immediate memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 10(1), 12-21. <https://doi.org/10.1080/17470215808416249>
- Bugos, J. A., Perlstein, W. M., McCrae, C. S., Brophy, T. S., & Bedenbaugh, P. H. (2007). Individualized Piano Instruction enhances executive functioning and working memory in older adults. *Aging & Mental Health*, 11(4), 464-471. <https://doi.org/10.1080/13607860601086504>
- Burgess, A. P., & Gruzelier, J. H. (2000). Short duration power changes in the EEG during recognition memory for words and faces. *Psychophysiology*, 37(5), 596–606.
- Burgess, P. W., & Shallice, T. (1996). Response suppression, initiation and strategy use following frontal lobe lesions. *Neuropsychologia*, 34(4), 263–272.
- Buschman, T. J., & Miller, E. K. (2007). Top-down versus bottom-up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices. *science*, 315(5820), 1860–1862.
- Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry reduction in older adults: the HAROLD model. *Psychology and aging*, 17(1), 85.
- Cabeza, R., Anderson, N. D., Locantore, J. K., & McIntosh, A. R. (2002). Aging Gracefully: Compensatory Brain Activity in High-Performing Older Adults. *NeuroImage*, 17(3), 1394-1402. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1280>
- Cabeza, R., Grady, C. L., Nyberg, L., McIntosh, A. R., Tulving, E., Kapur, S., ... Craik, F. I. (1997). Age-related differences in neural activity during memory encoding and retrieval: a positron emission tomography study. *Journal of neuroscience*, 17(1), 391–400.
- Calderon, J., Perry, R. J., Erzinclioglu, S. W., Berrios, G. E., Dening, Tr., & Hodges, J. R. (2001). Perception, attention, and working memory are disproportionately impaired in dementia with Lewy bodies compared with Alzheimer's disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 70(2), 157–164.
- Camos, V. (2015). Storing Verbal Information in Working Memory. *Current Directions in Psychological Science*, 24(6), 440-445. <https://doi.org/10.1177/0963721415606630>

- Camos, V. (2017). Domain-Specific Versus Domain-General Maintenance in Working Memory: Reconciliation Within the Time-Based Resource Sharing Model. Dans *Psychology of Learning and Motivation* (Vol. 67, pp. 135–171). (S.l.) : Elsevier.
- Camos, V., & Barrouillet, P. (2014). Attentional and non-attentional systems in the maintenance of verbal information in working memory: the executive and phonological loops. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 1-11.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00900>
- Camos, V., Johnson, M., Loaiza, V., Portrat, S., Souza, A., & Vergauwe, E. (2018). What is attentional refreshing in working memory?: What is attentional refreshing? *Annals of the New York Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1111/nyas.13616>
- Camos, V., Lagner, P., & Barrouillet, P. (2009). Two maintenance mechanisms of verbal information in working memory. *Journal of Memory and Language*, 61(3), 457–469.
- Camos, V., Lagner, P., & Loaiza, V. M. (2017). Maintenance of item and order information in verbal working memory. *Memory*, 25(8), 953–968.
- Camos, V., Mora, G., & Barrouillet, P. (2013). Phonological similarity effect in complex span task. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 66(10), 1927-1950.
<https://doi.org/10.1080/17470218.2013.768275>
- Camos, V., Mora, G., & Oberauer, K. (2011). Adaptive choice between articulatory rehearsal and attentional refreshing in verbal working memory. *Memory & Cognition*, 39(2), 231-244. <https://doi.org/10.3758/s13421-010-0011-x>
- Camos, V., & Portrat, S. (2015). The impact of cognitive load on delayed recall. *Psychonomic Bulletin & Review*, 22(4), 1029-1034. <https://doi.org/10.3758/s13423-014-0772-5>
- Cao, R., Busey, T. A., Nosofsky, R. M., Shiffrin, R. M., & Woodman, G. F. (2018). Tracking the Development of Automaticity in Memory Search with Human Electrophysiology. *Proceedings of the 40th Annual Meeting of the Cognitive Science Society*.
- Caplan, J. B., Madsen, J. R., Raghavachari, S., & Kahana, M. J. (2001). Distinct patterns of brain oscillations underlie two basic parameters of human maze learning. *Journal of Neurophysiology*, 86(1), 368–380.
- Cason, N., Astésano, C., & Schön, D. (2015). Bridging music and speech rhythm: Rhythmic priming and audio–motor training affect speech perception. *Acta Psychologica*, 155, 43-50. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2014.12.002>
- Cason, N., & Schön, D. (2012). Rhythmic priming enhances the phonological processing of speech. *Neuropsychologia*, 50(11), 2652–2658.
- Cavanagh, J. F., & Frank, M. J. (2014). Frontal theta as a mechanism for cognitive control. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(8), 414-421.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.04.012>
- Chang, A., Bosnyak, D. J., & Trainor, L. J. (2018). Beta oscillatory power modulation reflects the predictability of pitch change. *Cortex*.
<https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.06.008>
- Chemin, B., Mouraux, A., & Nozaradan, S. (2014). Body Movement Selectively Shapes the Neural Representation of Musical Rhythms. *Psychological Science*, 25(12), 2147-2159.
<https://doi.org/10.1177/0956797614551161>

- Clément, S., Tonini, A., Khatir, F., Schiaratura, L., & Samson, S. (2012). Short and longer term effects of musical intervention in severe Alzheimer's disease. *Music Perception: An Interdisciplinary Journal*, 29(5), 533–541.
- Cohen, J. D., Perlstein, W. M., Braver, T. S., Nystrom, L. E., Nolls, D. C., Jonides, J., & Smith, E. E. (1997). Temporal dynamics of brain activation during a working memory task. *Nature*, 386, 604-607.
- Cohn, N. B., Dustman, R. E., & Bradford, D. C. (1984). Age-related decrements in Stroop Color Test performance. *Journal of Clinical Psychology*, 40(5), 1244-1250.
- Comalli, P. E., Wapner, S., & Werner, H. (1962). Interference effects of Stroop color-word test in childhood, adulthood, and aging. *The Journal of Genetic Psychology*, 100, 47-53.
- Conway, A. R., & Engle, R. W. (1994). Working memory and retrieval: a resource-dependent inhibition model. *Journal of Experimental Psychology: General*, 123(4), 354.
- Cooper, N. R., Croft, R. J., Dominey, S. J., Burgess, A. P., & Gruzelier, J. H. (2003). Paradox lost? Exploring the role of alpha oscillations during externally vs. internally directed attention and the implications for idling and inhibition hypotheses. *International Journal of Psychophysiology*, 47(1), 65–74.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature reviews neuroscience*, 3(3), 201.
- Coull, J. T., & Nobre, A. C. (1998). Where and when to pay attention: the neural systems for directing attention to spatial locations and to time intervals as revealed by both PET and fMRI. *Journal of Neuroscience*, 18(18), 7426–7435.
- Coull, J. T., & Nobre, A. C. (2008). Dissociating explicit timing from temporal expectation with fMRI. *Current opinion in neurobiology*, 18(2), 137–144.
- Cowan, N. (1988). Evolving conceptions of memory storage, selective attention, and their mutual constraints within the human information-processing system. *Psychological Bulletin*, 104(2), 163-191.
- Cowan, N. (1992). Verbal memory span and the timing of spoken recall. *Journal of Memory and Language*, 31(5), 668-684. [https://doi.org/10.1016/0749-596X\(92\)90034-U](https://doi.org/10.1016/0749-596X(92)90034-U)
- Cowan, N. (1995). *Attention and memory: An integrated framework*. Oxford : Oxford University Press.
- Cowan, N. (1999). An Embedded-Processes Model of Working Memory. Dans A. Miyake & P. Shah (Éds), *Models of Working Memory* (pp. 62-101). Cambridge : Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139174909.006>
- Cowan, N. (2001). The magical number 4 in short term memory. A reconsideration of storage capacity. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(4), 87-186. <https://doi.org/10.1017/S0140525X01003922>
- Cowan, N. (2005). *working memory capacity*. Hove, East Sussex, UK : Psychology Press. <https://doi.org/10.4324/9780203342398>
- Cowan, N. (2010). The Magical Mystery Four. *Current Directions in Psychological Science*, 19(1), 51-57. <https://doi.org/10.1177/0963721409359277>

- Cowan, N. (2017). Working Memory: The Information You Are Now Thinking of. Dans *Learning and Memory: A Comprehensive Reference* (pp. 147-161). (S.l.) : Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809324-5.21040-7>
- Cowan, N., Chen, Z., & Rouder, J. N. (2003). Constant Capacity in Immediate Recall. *Psychological Science, 15*(1956), 1-30. <https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2004.00732.x>
- Cowan, N., Elliott, E. M., Scott Saults, J., Morey, C. C., Mattox, S., Hismjatullina, A., & Conway, A. R. A. (2005). On the capacity of attention: Its estimation and its role in working memory and cognitive aptitudes. *Cognitive Psychology, 51*(1), 42-100. <https://doi.org/10.1016/j.cogpsych.2004.12.001>
- Cowan, N., Wood, N. L., Nugent, L. D., & Treisman, M. (1997). There are two word-length effects in verbal short-term memory: Opposed effects of duration and complexity. *Psychological Science, 8*(4), 290–295.
- Cowan, N., Wood, N. L., Wood, P. K., Keller, T. A., Nugent, L. D., & Keller, C. V. (1998). Two separate verbal processing rates contributing to short-term memory span. *Journal of Experimental Psychology: General, 127*(2), 141-160.
- Craik, F. I. (1983). On the transfer of information from temporary to permanent memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 341–359*.
- Craik, F. I., & Byrd, M. (1982). Aging and cognitive deficits. Dans *Aging and cognitive processes* (pp. 191–211). (S.l.) : Springer.
- Craik, F. I., Klix, F., & Hagendorf, H. (1986). *A functional account of age differences in memory*. (S.l.) : (s.n.).
- Craik, F. I., & Salthouse, T. A. (2011). *The handbook of aging and cognition*. (S.l.) : Psychology Press. Repéré à <https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=YeJ4AgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR1&dq=working+memory+aging+review&ots=THFRLDEIIE&sig=yCUklKe0t9dWAViSmS2VVcKmQos>
- Cravo, A. M., Rohenkohl, G., Wyart, V., & Nobre, A. C. (2013). Temporal Expectation Enhances Contrast Sensitivity by Phase Entrainment of Low-Frequency Oscillations in Visual Cortex. *Journal of Neuroscience, 33*(9), 4002-4010. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4675-12.2013>
- Dalla Bella, S., Farrugia, N., Benoit, C.-E., Begel, V., Verga, L., Harding, E., & Kotz, S. A. (2017). BAASTA: Battery for the assessment of auditory sensorimotor and timing abilities. *Behavior research methods, 49*(3), 1128–1145.
- Daneman, M., & Carpenter, P. A. (1980). Individual differences in working memory and reading. *Journal of verbal learning and verbal behavior, 19*(4), 450–466.
- de Jong, P. F. (1998). Working memory deficits of reading disabled children. *Journal of experimental child psychology, 70*(2), 75–96.
- de Vries, X. I. E., van Driel, X. J., & Olivers, X. C. N. (2017). Posterior EEG Dynamics Dissociate Current from Future Goals in Working Memory-Guided Visual Search. *The Journal of Neuroscience, 37*(6), 1591–1603.

- Degé, F., & Kerkovius, K. (2018). The effects of drumming on working memory in older adults. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1423*(1), 242-250. <https://doi.org/10.1111/nyas.13685>
- Deiber, M.-P., Missonnier, P., Bertrand, O., Gold, G., Fazio-Costa, L., Ibanez, V., & Giannakopoulos, P. (2007). Distinction between perceptual and attentional processing in working memory tasks: a study of phase-locked and induced oscillatory brain dynamics. *Journal of cognitive neuroscience*, *19*(1), 158–172.
- Delorme, A., Sejnowski, T., & Makeig, S. (2007). Enhanced detection of artifacts in EEG data using higher-order statistics and independent component analysis. *NeuroImage*, *34*(4), 1443-1449. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.11.004>
- Demiralp, T., Bayraktaroglu, Z., Lenz, D., Junge, S., Busch, N. A., Maess, B., ... Herrmann, C. S. (2007). Gamma amplitudes are coupled to theta phase in human EEG during visual perception. *International Journal of Psychophysiology*, *64*(1), 24-30. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2006.07.005>
- Doherty, J. R., Rao, A., Mesulam, M.-M., & Nobre, A. C. (2005). Synergistic Effect of Combined Temporal and Spatial Expectations on Visual Attention. *Journal of Neuroscience*, *25*(36), 8259-8266. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1821-05.2005>
- Dronkers, N. F. (1996). A new brain region for coordinating speech articulation. *Nature*, *384*(6605), 159-161. <https://doi.org/10.1038/384159a0>
- Duke, R. A., Cash, C. D., & Allen, S. E. (2011). Focus of attention affects performance of motor skills in music. *Journal of Research in Music Education*, *59*(1), 44–55.
- Dunlosky, J., & Hertzog, C. (2001). Measuring strategy production during associative learning: The relative utility of concurrent versus retrospective reports. *Memory & cognition*, *29*(2), 247–253.
- Duverne, S., & Lemaire, P. (2004). Age-related differences in arithmetic problem-verification strategies. *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences*, *59*(3), P135–P142.
- Engel, A. K., & Fries, P. (2010). Beta-band oscillations—signalling the status quo? *Current opinion in neurobiology*, *20*(2), 156–165.
- Escoffier, N., Herrmann, C. S., & Schirmer, A. (2015). Auditory rhythms entrain visual processes in the human brain: evidence from evoked oscillations and event-related potentials. *Neuroimage*, *111*, 267–276.
- Escoffier, N., Sheng, D. Y. J., & Schirmer, A. (2010). Unattended musical beats enhance visual processing. *Acta Psychologica*, *135*(1), 12-16. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2010.04.005>
- Falk, S., & Dalla Bella, S. (2016). It is better when expected: aligning speech and motor rhythms enhances verbal processing. *Language, Cognition and Neuroscience*, *31*(5), 699–708.
- Fanuel, L., Jarjat, G., Tillmann, B., Hot, P., Plancher, G., & Portrat, S. (en préparation). Maintien en mémoire de travail : Le rôle de l'attention.

- Fanuel, L., Orriols, E., Piolino, P., & Plancher, G. (en préparation). Using naturalistic events for a better understanding of the attentional refreshing of complex scenes. *Frontiers in Psychology*.
- Fanuel, L., Plancher, G., Monsaingeon, N., Tillmann, B., & Portrat, S. (2018). Temporal dynamics of maintenance in young and old adults. *Annals of the New-York Academy of Sciences*.
- Farrell, S., & Lewandowsky, S. (2002). An endogenous distributed model of ordering in serial recall. *Psychonomic bulletin & review*, 9(1), 59–79.
- Fauvel, B., Groussard, M., Desgranges, B., & Platel, H. (2012). Pratique musicale et plasticité cérébrale: l'expertise musicale permet-elle de se préserver du vieillissement neurocognitif? *Revue de neuropsychologie*, 4(2), 131–137.
- Ferreri, L., Bigand, E., Perrey, S., Muthalib, M., Bard, P., & Bugajska, A. (2014). Less effort, better results: how does music act on prefrontal cortex in older adults during verbal encoding? An fNIRS study. *Frontiers in human neuroscience*, 8, 301.
- Ferreri, L., Moussard, A., Bigand, E., & Tillmann, B. (en révision). Music and the Aging Brain. Dans *The Oxford Handbook of Music and the Brain: The Neural Basis of Music Perception, Performance, Learning, and Music in Therapy and Medicine*. (S.I.) : Michael Thaut and Don Hodges.
- Finnigan, S., & Robertson, I. H. (2011). Resting EEG theta power correlates with cognitive performance in healthy older adults: Resting theta EEG correlates with cognitive aging. *Psychophysiology*, 48(8), 1083-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2010.01173.x>
- Foster, J. J., Sutterer, D. W., Serences, J. T., Vogel, E. K., & Awh, E. (2016). The topography of alpha-band activity tracks the content of spatial working memory. *Journal of Neurophysiology*, 115(1), 168-177. <https://doi.org/10.1152/jn.00860.2015>
- Foster, N. E. V., Halpern, A. R., & Zatorre, R. J. (2013). Common parietal activation in musical mental transformations across pitch and time. *Neuroimage*, 75, 27–35.
- Foster, N. E. V., & Zatorre, R. J. (2010). A role for the intraparietal sulcus in transforming musical pitch information. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 20(6), 1350-1359. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp199>
- Freunberger, R., Fellinger, R., Sauseng, P., Gruber, W., & Klimesch, W. (2009). Dissociation between phase-locked and nonphase-locked alpha oscillations in a working memory task. *Human Brain Mapping*, 30(10), 3417-3425. <https://doi.org/10.1002/hbm.20766>
- Freunberger, R., Werkle-Bergner, M., Griesmayr, B., Lindenberger, U., & Klimesch, W. (2011). Brain oscillatory correlates of working memory constraints. *Brain Research*, 1375, 93-102. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.12.048>
- Fries, P. (2005). A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(10), 474-480. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.08.011>
- Fuentemilla, L., Penny, W. D., Cashdollar, N., Bunzeck, N., & Düzel, E. (2010). Theta-Coupled Periodic Replay in Working Memory. *Current Biology*, 20(7), 606-612. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.01.057>

- Fujioka, T., Trainor, L. J., Large, E. W., & Ross, B. (2009). Beta and gamma rhythms in human auditory cortex during musical beat processing. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1169(1), 89–92.
- Fujioka, T., Trainor, L. J., Large, E. W., & Ross, B. (2012). Internalized Timing of Isochronous Sounds Is Represented in Neuromagnetic Beta Oscillations. *Journal of Neuroscience*, 32(5), 1791-1802. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4107-11.2012>
- Fukuda, K., & Woodman, G. F. (2017). Visual working memory buffers information retrieved from visual long-term memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(20), 5306-5311. <https://doi.org/10.1073/pnas.1617874114>
- Fuster, J. M. (1991). Role of Prefrontal Cortex in Delay Tasks: Evidence from Reversible Lesion and Unit. *Frontal lobe function and dysfunction*, 59.
- Garavan, H. (1998). Serial attention within working memory. *Memory & cognition*, 26(2), 263-76. <https://doi.org/10.3758/BF03201138>
- Gazzaley, A., Cooney, J. W., McEvoy, K., Knight, R. T., & D’esposito, M. (2005). Top-down enhancement and suppression of the magnitude and speed of neural activity. *Journal of cognitive neuroscience*, 17(3), 507–517.
- Gazzaley, A., Cooney, J. W., Rissman, J., & D’esposito, M. (2005). Top-down suppression deficit underlies working memory impairment in normal aging. *Nature neuroscience*, 8(10), 1298–1300.
- Geiser, E., Notter, M., & Gabrieli, J. D. E. (2012). A Corticostriatal Neural System Enhances Auditory Perception through Temporal Context Processing. *Journal of Neuroscience*, 32(18), 6177-6182. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5153-11.2012>
- Gevins, A., Smith, M. E., McEvoy, L., & Yu, D. (1997). High-resolution EEG mapping of cortical activation related to working memory: effects of task difficulty, type of processing, and practice. *Cerebral cortex*, 7(4), 374–385.
- Glass, A., & Kwiatkowski, A. W. (1970). Power spectral density changes in the EEG during mental arithmetic and eye-opening. *Psychologische Forschung*, 33(2), 85-99. <https://doi.org/10.1007/BF00424979>
- Goldman-Rakic, P. (1997). Space and time in the mental universe. *Nature*.
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in neurosciences*, 15(1), 20–25.
- Goodman, M. S., Kumar, S., Zomorodi, R., Ghazala, Z., Cheam, A. S. M., Barr, M. S., ... Rajji, T. K. (2018). Theta-Gamma Coupling and Working Memory in Alzheimer’s Dementia and Mild Cognitive Impairment. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 10. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2018.00101>
- Grahn, J. A., & Brett, M. (2007). Rhythm and beat perception in motor areas of the brain. *Cognitive Neuroscience, Journal of*, 19(5), 893–906.
- Gratton, G. (1998). The contralateral organization of visual memory: a theoretical concept and a research tool. *Psychophysiology*, 35(6), 638–647.
- Grillon, M.-L., Oppenheim, C., Varoquaux, G., Charbonneau, F., Devauchelle, A.-D., Krebs, M.-O., ... Huron, C. (2013). Hyperfrontality and hypoconnectivity during refreshing in

- schizophrenia. *Psychiatry Research: Neuroimaging*, 211(3), 226-233.
<https://doi.org/10.1016/j.psychresns.2012.09.001>
- Grimault, S., Lefebvre, C., Vachon, F., Peretz, I., Zatorre, R., Robitaille, N., & Jolicœur, P. (2009). Load-dependent Brain Activity Related to Acoustic Short-term Memory for Pitch. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1169(1), 273–277.
- Guimond, S., Vachon, F., Nolden, S., Lefebvre, C., Grimault, S., & Jolicoeur, P. (2011). Electrophysiological correlates of the maintenance of the representation of pitch objects in acoustic short-term memory: Pitch and ASTM. *Psychophysiology*, 48(11), 1500-1509. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2011.01234.x>
- Hanna-Pladdy, B., & MacKay, A. (2011). The Relation Between Instrumental Musical Activity and Cognitive Aging. *Neuropsychology*, 25(3), 378-386.
<https://doi.org/10.1037/a0021895>
- Hanslmayr, S., Spitzer, B., & Bäuml, K.-H. (2009). Brain oscillations dissociate between semantic and nonsemantic encoding of episodic memories. *Cerebral cortex*, 19(7), 1631–1640.
- Hanslmayr, S., Staudigl, T., & Fellner, M.-C. (2012). Oscillatory power decreases and long-term memory: the information via desynchronization hypothesis. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00074>
- Harter, M. R., Miller, S. L., Price, N. J., LaLonde, M. E., & Keyes, A. L. (1989). Neural processes involved in directing attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1(3), 223–237.
- Hartley, A. A., & Little, D. M. (1999). Age-Related Differences and Similarities in Dual-Task Interference. *Journal of Experimental Psychology: General*, 128(4), 416-449.
- Hartley, T., Hurlstone, M. J., & Hitch, G. J. (2016). Effects of rhythm on memory for spoken sequences: A model and tests of its stimulus-driven mechanism. *Cognitive Psychology*, 87, 135-178. <https://doi.org/10.1016/j.cogpsych.2016.05.001>
- Hasher, L., & Zacks, R. T. (1988). Working memory, comprehension, and aging: A review and a new view. *Psychology of learning and motivation*, 22, 193–225.
- Henry, M. J., & Herrmann, B. (2014). Low-Frequency Neural Oscillations Support Dynamic Attending in Temporal Context. *Timing & Time Perception*, 2(1), 62-86.
<https://doi.org/10.1163/22134468-00002011>
- Herrmann, C. S., Grigutsch, M., & Busch, N. A. (2005). EEG oscillations and wavelet analysis. *Event-related potentials: A methods handbook*, 229.
- Higgins, J. A., & Johnson, M. K. (2009). The consequence of refreshing for access to nonselected items in young and older adults. *Memory & Cognition*, 37(2), 164-174.
<https://doi.org/10.3758/MC.37.2.164>
- Hoareau, V., Lemaire, B., Portrat, S., & Plancher, G. (2016). Reconciling two computational models of working memory in aging. *Topics in cognitive science*, 8(1), 264–278.
- Hobson, J. A., & Pace-Schott, E. F. (2002). The cognitive neuroscience of sleep: neuronal systems, consciousness and learning. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(9), 679-693.
<https://doi.org/10.1038/nrn915>

- Hoch, L., Tyler, M. D., & Tillmann, B. (2013). Regularity of unit length boosts statistical learning in verbal and nonverbal artificial languages. *Psychonomic Bulletin & Review*, *20*(1), 142-147. <https://doi.org/10.3758/s13423-012-0309-8>
- Hopf, J.-M., & Mangun, G. R. (2000). Shifting visual attention in space: an electrophysiological analysis using high spatial resolution mapping. *Clinical neurophysiology*, *111*(7), 1241–1257.
- Houx, P. J., Jolles, J., & Vreeling, F. W. (1993). Stroop interference: aging effects assessed with the Stroop Color-Word Test. *Experimental Aging Research*, *19*(3), 209-224. <https://doi.org/10.1080/03610739308253934>
- Howard, M. W. (2003). Gamma Oscillations Correlate with Working Memory Load in Humans. *Cerebral Cortex*, *13*(12), 1369-1374. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhg084>
- Hsieh, L.-T., & Ranganath, C. (2014). Frontal midline theta oscillations during working memory maintenance and episodic encoding and retrieval. *NeuroImage*, *85*, 721-729. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.08.003>
- Hudjetz, A., & Oberauer, K. (2007). The effects of processing time and processing rate on forgetting in working memory: Testing four models of the complex span paradigm. *Memory & Cognition*, *35*(7), 1675–1684.
- Hunter, I. M. . (1964). *Memory*. London : Pinguin Books.
- Huntley, J. D., & Howard, R. J. (2010). Working memory in early Alzheimer’s disease: a neuropsychological review. *International Journal of Geriatric Psychiatry: A journal of the psychiatry of late life and allied sciences*, *25*(2), 121–132.
- Jacobs, J., Hwang, G., Curran, T., & Kahana, M. J. (2006). EEG oscillations and recognition memory: theta correlates of memory retrieval and decision making. *Neuroimage*, *32*(2), 978–987.
- Jacobs, J., & Kahana, M. J. (2009). Neural representations of individual stimuli in humans revealed by gamma-band electrocorticographic activity. *Journal of Neuroscience*, *29*(33), 10203–10214.
- Jacobs, J., Kahana, M. J., Ekstrom, A. D., & Fried, I. (2007). Brain Oscillations Control Timing of Single-Neuron Activity in Humans. *Journal of Neuroscience*, *27*(14), 3839-3844. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4636-06.2007>
- Jacobsen, C. F. (1935). Functions of frontal association area in primates. *Archives of Neurology & Psychiatry*, *33*(3), 558–569.
- Jacobson, T. K., Howe, M. D., Schmidt, B., Hinman, J. R., Escabí, M. A., & Markus, E. J. (2013). Hippocampal theta, gamma, and theta-gamma coupling: effects of aging, environmental change, and cholinergic activation. *Journal of Neurophysiology*, *109*(7), 1852-1865. <https://doi.org/10.1152/jn.00409.2012>
- Jarjat, G., Hoareau, V., Plancher, G., Hot, P., Lemaire, B., & Portrat, S. (2018). What makes working memory traces stable over time? *Annals of the New York Academy of Sciences*.
- Jarjat, G., Portrat, S., & Hot, P. (2018). Aging Influences the Efficiency of Attentional Maintenance in Verbal Working Memory. *The Journals of Gerontology: Series B*.

- Jensen, O., Gelfand, J., Kounios, J., & Lisman, J. E. (2002). Oscillations in the alpha band (9–12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cerebral cortex*, *12*(8), 877–882.
- Jensen, O., & Lisman, J. E. (1998). An oscillatory short-term memory buffer model can account for data on the Sternberg task. *Journal of Neuroscience*, *18*(24), 10688–10699.
- Jensen, O., & Mazaheri, A. (2010). Shaping Functional Architecture by Oscillatory Alpha Activity: Gating by Inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00186>
- Jensen, O., & Tesche, C. D. (2002). Frontal theta activity in humans increases with memory load in a working memory task. *European Journal of Neuroscience*, *15*(8), 1395–1399.
- Jha, A. P. (2002). Tracking the time-course of attentional involvement in spatial working memory: An event-related potential investigation. *Cognitive Brain Research*, *15*(1), 61–69.
- Jha, A. P., & McCarthy, G. (2000). The influence of memory load upon delay-interval activity in a working-memory task: an event-related functional MRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*(Supplement 2), 90-105.
- Jodo, E., & Kayama, Y. (1992). Relation of a negative ERP component to response inhibition in a Go/No-go task. *Clinical Neurophysiology*, *82*(6), 477–482.
- Johnson, M. K. (1992). MEM: Mechanisms of recollection. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *4*(3), 268–280.
- Johnson, M. K., Mitchell, K. J., Raye, C. L., & Greene, E. J. (2004). An age-related deficit in prefrontal cortical function associated with refreshing information. *Psychological Science*, *15*(2), 127–132.
- Johnson, M. K., Raye, C. L., Mitchell, K. J., Greene, E. J., Cunningham, W. A., & Sanislow, C. A. (2005). Using fMRI to investigate a component process of reflection: Prefrontal correlates of refreshing a just-activated representation. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *5*(3), 339–361.
- Johnson, M. K., Reeder, J. A., Raye, C. L., & Mitchell, K. J. (2002). Second thoughts versus second looks: an age-related deficit in reflectively refreshing just-activated information. *Psychological Science*, *13*(1), 64-67.
- Johnson, M. R., McCarthy, G., Muller, K. A., Brudner, S. N., & Johnson, M. K. (2015). Electrophysiological Correlates of Refreshing: Event-related Potentials Associated with Directing Reflective Attention to Face, Scene, or Word Representations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *27*(9), 1823-1839. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00823
- Johnson, M. R., Mitchell, K. J., Raye, C. L., D’esposito, M., & Johnson, M. K. (2007). A brief thought can modulate activity in extrastriate visual areas: Top-down effects of refreshing just-seen visual stimuli. *Neuroimage*, *37*(1), 290–299.
- Jones, A., & Ward, E. (2018, septembre). Rhythmic encoding improves recognition memory [Poster]. Poster communication présentée au British Association for Cognitive Neuroscience, Glasgow.

- Jones, M. R. (1976). Time, our lost dimension: toward a new theory of perception, attention, and memory. *Psychological review*, 83(5), 323-355.
- Jones, M. R. (2009). Musical Time. Dans *The handbook of music psychology* (pp. 81-92). (S.l.) : (s.n.).
- Jones, M. R. (2011). Musical Time. Dans *Oxford Handbook of Music Psychology* (p. 81). (S.l.) : (s.n.).
- Jones, M. R., & Boltz, M. (1989). Dynamic Attending and Responses to Time. *Psychological Review*, 96(3), 459-491.
- Jones, M. R., Johnston, H. M., & Puente, J. (2006). Effects of auditory pattern structure on anticipatory and reactive attending. *Cognitive Psychology*, 53(1), 59-96.
<https://doi.org/10.1016/j.cogpsych.2006.01.003>
- Junghöfer, M., Elbert, T., Tucker, D. M., & Rockstroh, B. (2000). Statistical control of artifacts in dense array EEG/MEG studies. *Psychophysiology*, 37(4), 523-532.
- Kahana, M. J. (2006). The Cognitive Correlates of Human Brain Oscillations. *Journal of Neuroscience*, 26(6), 1669-1672. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3737-05c.2006>
- Kahana, M. J., Seelig, D., & Madsen, J. R. (2001). Theta returns. *Current opinion in neurobiology*, 11(6), 739-744.
- Kahana, M. J., Sekuler, R., Caplan, J. B., Kirschen, M., & Madsen, J. R. (1999). Human theta oscillations exhibit task dependence during virtual maze navigation. *Nature*, 399(6738), 781-784. <https://doi.org/10.1038/21645>
- Kaiser, J., Heidegger, T., Wibrall, M., Altmann, C. F., & Lutzenberger, W. (2007). Alpha synchronization during auditory spatial short-term memory. *Neuroreport*, 18(11), 1129-1132.
- Kane, M. J., Conway, A. R. A., Hambrick, D. Z., & Engle, R. W. (2007). Variation in Working Memory Capacity as Variation in Executive Attention and control. Dans A. R. A. Conway, C. Jarrold, M. J. Kane, A. Miyake, & J. N. Towse (Éds), *Variation in working memory* (pp. 21-48). Oxford : Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195168648.003.0002>
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of neuroscience*, 17(11), 4302-4311.
- Kardos, Z., Tóth, B., Boha, R., File, B., & Molnár, M. (2014). Age-related changes of frontal-midline theta is predictive of efficient memory maintenance. *Neuroscience*, 273, 152-162. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.04.071>
- Khader, P. H., Jost, K., Ranganath, C., & Rösler, F. (2010). Theta and alpha oscillations during working-memory maintenance predict successful long-term memory encoding. *Neuroscience letters*, 468(3), 339-343.
- Khader, P. H., Ranganath, C., Seemüller, A., & Rösler, F. (2007). Working memory maintenance contributes to long-term memory formation: evidence from slow event-related brain potentials. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 7(3), 212-224.

- Khader, P. H., & Rösler, F. (2011). EEG power changes reflect distinct mechanisms during long-term memory retrieval. *Psychophysiology*, *48*(3), 362–369.
- Kirova, A.-M., Bays, R. B., & Lagalwar, S. (2015). Working memory and executive function decline across normal aging, mild cognitive impairment, and Alzheimer’s disease. *BioMed Research International*, 2015.
- Klimesch, W. (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain research reviews*, *29*(2), 169–195.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., & Hanslmayr, S. (2006). Upper alpha ERD and absolute power: their meaning for memory performance. Dans C. Neuper & W. Klimesch (Éds), *Progress in Brain Research* (Vol. 159, pp. 151-165). (S.l.) : Elsevier.
[https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(06\)59010-7](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(06)59010-7)
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Schwaiger, J., Auinger, P., & Winkler, T. (1999). ‘Paradoxical’ alpha synchronization in a memory task. *Cognitive Brain Research*, *7*(4), 493-501.
[https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(98\)00056-1](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(98)00056-1)
- Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: the inhibition–timing hypothesis. *Brain research reviews*, *53*(1), 63–88.
- Klimesch, W., Schimke, H., Doppelmayr, M., Ripper, B., Schwaiger, J., & Pfurtscheller, G. (1996). Event-related desynchronization (ERD) and the Dm effect: does alpha desynchronization during encoding predict later recall performance? *International Journal of Psychophysiology*, *24*(1-2), 47–60.
- Kok, A. (1986). Effects of degradation of visual stimuli on components of the event-related potential (ERP) in go/nogo reaction tasks. *Biological psychology*, *23*(1), 21–38.
- Kramer, A. F., Hahn, S., & Gopher, D. (1999). Task coordination and aging: explorations of executive control processes in the task switching paradigm. *Acta Psychologica*, *101*(2), 339-378. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(99\)00011-6](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(99)00011-6)
- Krause, C. M., Sillanmäki, L., Koivisto, M., Saarela, C., Häggqvist, A., Laine, M., & Hämäläinen, H. (2000). The effects of memory load on event-related EEG desynchronization and synchronization. *Clinical Neurophysiology*, *111*(11), 2071-2078.
[https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(00\)00429-6](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(00)00429-6)
- Kray, J., Li, K. Z., & Lindenberger, U. (2002). Age-related changes in task-switching components: The role of task uncertainty. *Brain and cognition*, *49*(3), 363–381.
- Kray, J., & Lindenberger, U. (2000). Adult age differences in task switching. *Psychology and aging*, *15*(1), 126.
- Kumar, S., Joseph, S., Gander, P. E., Barascud, N., Halpern, A. R., & Griffiths, T. D. (2016). A Brain System for Auditory Working Memory. *Journal of Neuroscience*, *36*(16), 4492-4505. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4341-14.2016>
- Kuo, B.-C., Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2012). Attention modulates maintenance of representations in visual short-term memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*(1), 51–60.
- Lakatos, P., Chen, C.-M., O’Connell, M. N., Mills, A., & Schroeder, C. E. (2007). Neuronal oscillations and multisensory interaction in primary auditory cortex. *Neuron*, *53*(2), 279–292.

- Lakatos, P., Karmos, G., Mehta, A. D., Ulbert, I., & Schroeder, C. E. (2008). Entrainment of neuronal oscillations as a mechanism of attentional selection. *science*, *320*(5872), 110–113.
- Lakatos, P., Shah, A. S., Knuth, K. H., Ulbert, I., Karmos, G., & Schroeder, C. E. (2005). An oscillatory hierarchy controlling neuronal excitability and stimulus processing in the auditory cortex. *Journal of neurophysiology*, *94*(3), 1904–1911.
- Lange, K. (2009). Brain correlates of early auditory processing are attenuated by expectations for time and pitch. *Brain and Cognition*, *69*(1), 127-137.
<https://doi.org/10.1016/j.bandc.2008.06.004>
- Large, E. W. (2008). Resonating to musical rhythm: theory and experiment. *The psychology of time*, 189–232.
- Large, E. W., Herrera, J. A., & Velasco, M. J. (2015). Neural networks for beat perception in musical rhythm. *Frontiers in systems neuroscience*, *9*, 159.
- Large, E. W., & Jones, M. R. (1999). The dynamics of attending: how people track time-varying events. *Psychological review*, *106*(1), 119-159.
- Lecaignard, F., Bertrand, O., Gimenez, G., Mattout, J., & Caclin, A. (2015). Implicit learning of predictable sound sequences modulates human brain responses at different levels of the auditory hierarchy. *Frontiers in Human Neuroscience*, *9*.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00505>
- Lee, J., & Park, S. (2005). Working memory impairments in schizophrenia: a meta-analysis. *Journal of abnormal psychology*, *114*(4), 599.
- Lefebvre, C., Vachon, F., Grimault, S., Thibault, J., Guimond, S., Peretz, I., ... Jolicœur, P. (2013). Distinct electrophysiological indices of maintenance in auditory and visual short-term memory. *Neuropsychologia*, *51*(13), 2939-2952.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.08.003>
- Lemaire, B., Pageot, A., Plancher, G., & Portrat, S. (2017). What is the time course of working memory attentional refreshing? *Psychonomic Bulletin & Review*, 1–16.
- Lemaire, P. (2010). Cognitive strategy variations during aging. *Current Directions in Psychological Science*, *19*(6), 363–369.
- Lewandowsky, S., & Farrell, S. (2008). Short-term memory: New data and a model. *Psychology of Learning and Motivation*, *49*, 1–48.
- Lewis, S. J. G., Cools, R., Robbins, T. W., Dove, A., Barker, R. A., & Owen, A. M. (2003). Using executive heterogeneity to explore the nature of working memory deficits in Parkinson's disease. *Neuropsychologia*, *41*(6), 645-654.
[https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(02\)00257-9](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00257-9)
- Lisman, J. E., & Idiart, M. A. (1995). Storage of 7+/-2 short-term memories in oscillatory subcycles. *Science*, *267*(5203), 1512-1515.
- Lisman, J. E., & Jensen, O. (2013). The Theta-Gamma Neural Code. *Neuron*, *77*(6), 1002-1016.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.03.007>

- Loaiza, V. M., & McCabe, D. P. (2012). Temporal–contextual processing in working memory: Evidence from delayed cued recall and delayed free recall tests. *Memory & Cognition*, *40*(2), 191-203. <https://doi.org/10.3758/s13421-011-0148-2>
- Loaiza, V. M., & McCabe, D. P. (2013). The influence of aging on attentional refreshing and articulatory rehearsal during working memory on later episodic memory performance. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, *20*(4), 471-493. <https://doi.org/10.1080/13825585.2012.738289>
- Loaiza, V. M., McCabe, D. P., Youngblood, J. L., Rose, N. S., & Myerson, J. (2011). The influence of levels of processing on recall from working memory and delayed recall tasks. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *37*(5), 1258-1263. <https://doi.org/10.1037/a0023923>
- Loaiza, V. M., Rhodes, M. G., & Anglin, J. (2015). The Influence of Age-Related Differences in Prior Knowledge and Attentional Refreshing Opportunities on Episodic Memory. *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences*, *70*(5), 729-736. <https://doi.org/10.1093/geronb/gbt119>
- Loaiza, V. M., & Souza, A. S. (2018). Is refreshing in working memory impaired in older age? Evidence from the retro-cue paradigm. *Annals of the New York Academy of Sciences*.
- Logie, R. H., Della Sala, S., Wynn, V., & Baddeley, A. D. (2000). Visual similarity effects in immediate serial recall. *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *53A*(3), 626-646.
- Logie, Robert H., & Morris, R. G. (2014). *Working memory and ageing*. (S.l.) : Psychology Press. Repéré à <https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=PazcAwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=logie+morris+2014&ots=DDqaoaeyl5&sig=tGznpwgpe9gJPSeE6vOxhPUTpOU>
- Luck, S. J., & Girelli, M. (1998). Electrophysiological approaches to the study of selective attention in the human brain. Dans *The attentive brain* (pp. 71-94). Cambridge, MA, US : The MIT Press.
- Luck, S. J., Heinze, H. J., Mangun, G. R., & Hillyard, S. A. (1990). Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. II. Functional dissociation of P1 and N1 components. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, *75*(6), 528–542.
- Ludke, K. M., Ferreira, F., & Overy, K. (2014). Singing can facilitate foreign language learning. *Memory & cognition*, *42*(1), 41–52.
- Luo, L., & Craik, F. I. (2008). Aging and memory: A cognitive approach. *The Canadian Journal of Psychiatry*, *53*(6), 346–353.
- Lustig, C., Hasher, L., & Zacks, R. T. (2007). Inhibitory deficit theory: Recent developments in a “new view”. *Inhibition in cognition*, *17*, 145–162.
- Maguire, E. A. (2001). Neuroimaging studies of autobiographical event memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *356*(1413), 1441–1451.
- Majerus, S., Cowan, N., Péters, F., Van Calster, L., Phillips, C., & Schrouff, J. (2016). Cross-Modal Decoding of Neural Patterns Associated with Working Memory: Evidence for

- Attention-Based Accounts of Working Memory. *Cerebral Cortex*, 26(1), 166-179.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhu189>
- Majerus, S., D'Argembeau, A., Perez, T. M., Belayachi, S., Van der Linden, M., Collette, F., ... Maquet, P. (2010). The commonality of neural networks for verbal and visual short-term memory. *Journal of cognitive neuroscience*, 22(11), 2570–2593.
- Mammarella, N., Fairfield, B., & Cornoldi, C. (2007). Does music enhance cognitive performance in healthy older adults? The Vivaldi effect. *Aging Clinical and Experimental Research*, 19(5), 394-399. <https://doi.org/10.1007/BF03324720>
- Mangun, G. R., & Hillyard, S. A. (1991). Modulations of sensory-evoked brain potentials indicate changes in perceptual processing during visual-spatial priming. *Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance*, 17(4), 1057.
- Maquestiaux, F. (2016). Qualitative attentional changes with age in doing two tasks at once. *Psychonomic Bulletin & Review*, 23(1), 54-61. <https://doi.org/10.3758/s13423-015-0881-9>
- Maquestiaux, F., Didierjean, A., Ruthruff, E., Chauvel, G., & Hartley, A. (2013). Lost ability to automatize task performance in old age. *Psychonomic Bulletin & Review*, 20(6), 1206-1212. <https://doi.org/10.3758/s13423-013-0438-8>
- Maquestiaux, F., Laguë-Beauvais, M., Bherer, L., & Ruthruff, E. (2008). Bypassing the central bottleneck after single-task practice in the psychological refractory period paradigm: Evidence for task automatization and greedy resource recruitment. *Memory & Cognition*, 36(7), 1262–1282.
- Maquestiaux, F., Laguë-Beauvais, M., Ruthruff, E., Hartley, A., & Bherer, L. (2010). Learning to bypass the central bottleneck: Declining automaticity with advancing age. *Psychology and Aging*, 25(1), 177-192. <https://doi.org/10.1037/a0017122>
- Martin, N., & Ayala, J. (2004). Measurements of auditory-verbal STM span in aphasia: Effects of item, task, and lexical impairment. *Brain and language*, 89(3), 464–483.
- Mathewson, K. E., Fabiani, M., Gratton, G., Beck, D. M., & Lleras, A. (2010). Rescuing stimuli from invisibility: Inducing a momentary release from visual masking with pre-target entrainment. *Cognition*, 115(1), 186-191.
<https://doi.org/10.1016/j.cognition.2009.11.010>
- Mathewson, K. E., Lleras, A., Beck, D. M., Fabiani, M., Ro, T., & Gratton, G. (2011). Pulsed Out of Awareness: EEG Alpha Oscillations Represent a Pulsed-Inhibition of Ongoing Cortical Processing. *Frontiers in Psychology*, 2.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00099>
- Mathôt, S., Schreij, D., & Theeuwes, J. (2012). OpenSesame: An open-source, graphical experiment builder for the social sciences. *Behavior research methods*, 44(2), 314–324.
- McAuley, J. D., & Fromboluti, E. K. (2014). Attentional entrainment and perceived event duration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 369(1658), 20130401.
- McAuley, J. D., & Jones, M. R. (2003). Modeling Effects of Rhythmic Context on Perceived Duration: A Comparison of Interval and Entrainment Approaches to Short-Interval

- Timing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 29(6), 1102-1125. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.29.6.1102>
- McCabe, D. P. (2008). The role of covert retrieval in working memory span tasks: Evidence from delayed recall tests. *Journal of Memory and Language*, 58(2), 480-494. <https://doi.org/10.1016/j.jml.2007.04.004>
- McElree, B. (1998). Attended and Non-Attended States in Working Memory: Accessing Categorized Structures. *Journal of Memory and Language*, 38(2), 225-252. <https://doi.org/10.1006/jmla.1997.2545>
- McElree, B. (2001). Working Memory and Focal Attention. *Journal of Experimental Psychology: Learning Memory and Cognition*, 27(3), 817-835. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.27.3.817>
- McElree, B. (2006). Accessing Recent Events. *Psychology of Learning and Motivation - Advances in Research and Theory*, 46(06), 155-200. [https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(06\)46005-9](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(06)46005-9)
- McElree, B., & Doshier, B. A. (1989). Serial position and set size in short-term memory: the time course of recognition. *Journal of Experimental Psychology: General*, 118(4), 346-373.
- McEvoy, L. K., Pellouchoud, E., Smith, M. E., & Gevins, A. (2001). Neurophysiological signals of working memory in normal aging. *Cognitive Brain Research*, 11(3), 363-376.
- Miller, G. A. (1956). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological review*, 63(2), 81.
- Mishkin, M., & Ungerleider, L. G. (1982). Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-occipital cortex in monkeys. *Behavioural brain research*, 6(1), 57-77.
- Missonnier, P., Deiber, M.-P., Gold, G., Herrmann, F. R., Millet, P., Michon, A., ... Giannakopoulos, P. (2007). Working memory load-related electroencephalographic parameters can differentiate progressive from stable mild cognitive impairment. *Neuroscience*, 150(2), 346-356. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2007.09.009>
- Mora, G., & Camos, V. (2013). Two Systems of Maintenance in Verbal Working Memory: Evidence from the Word Length Effect. *PLoS ONE*, 8(7), e70026. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070026>
- Mora, G., & Camos, V. (2015). Dissociating rehearsal and refreshing in the maintenance of verbal information in 8-year-old children. *Frontiers in Psychology*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00011>
- Moretti, D. V., Fracassi, C., Pievani, M., Geroldi, C., Binetti, G., Zanetti, O., ... Frisoni, G. B. (2009). Increase of theta/gamma ratio is associated with memory impairment. *Clinical Neurophysiology*, 120(2), 295-303. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2008.11.012>
- Moretti, D. V., Frisoni, G. B., Fracassi, C., Pievani, M., Geroldi, C., Binetti, G., ... Zanetti, O. (2011). MCI patients' EEGs show group differences between those who progress and those who do not progress to AD. *Neurobiology of Aging*, 32(4), 563-571. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2009.04.003>

- Morey, C. C., & Cowan, N. (2004). When visual and verbal memories compete: Evidence of cross-domain limits in working memory. *Psychonomic Bulletin and Review*, *11*(2), 296-301. <https://doi.org/10.3758/BF03196573>
- Morillon, B., Hackett, T. A., Kajikawa, Y., & Schroeder, C. E. (2015). Predictive motor control of sensory dynamics in auditory active sensing. *Current Opinion in Neurobiology*, *31*, 230-238. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.12.005>
- Morillon, B., & Schroeder, C. E. (2015). Neuronal oscillations as a mechanistic substrate of auditory temporal prediction: Neuronal oscillations and temporal predictions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1337*(1), 26-31. <https://doi.org/10.1111/nyas.12629>
- Morillon, B., Schroeder, C. E., & Wyart, V. (2014). Motor contributions to the temporal precision of auditory attention. *Nature Communications*, *5*, 5255. <https://doi.org/10.1038/ncomms6255>
- Morris, R. G. (1994). Working memory in Alzheimer-type dementia. *Neuropsychology*, *8*(4), 544.
- Moussard, A., Bigand, E., Belleville, S., & Peretz, I. (2014). Learning sung lyrics aids retention in normal ageing and Alzheimer's disease. *Neuropsychological rehabilitation*, *24*(6), 894-917.
- Moussard, A., Rochette, F., & Bigand, E. (2012). La musique comme outil de stimulation cognitive, Abstract. *L'Année psychologique*, *112*(3), 499-542. <https://doi.org/10.4074/S0003503312003077>
- Münste, T. F., Altenmüller, E., & Jäncke, L. (2002). The musician's brain as a model of neuroplasticity. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(6), 473.
- Myers, N. E., Walther, L., Wallis, G., Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2015). Temporal Dynamics of Attention during Encoding versus Maintenance of Working Memory: Complementary Views from Event-related Potentials and Alpha-band Oscillations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *27*(3), 492-508.
- Näätänen, R., Gaillard, A. W., & Mäntysalo, S. (1978). Early selective-attention effect on evoked potential reinterpreted. *Acta psychologica*, *42*(4), 313-329.
- Näätänen, R., Paavilainen, P., Rinne, T., & Alho, K. (2007). The mismatch negativity (MMN) in basic research of central auditory processing: a review. *Clinical neurophysiology*, *118*(12), 2544-2590.
- Narme, P., Clément, S., Ehrlé, N., Schiaratura, L., Vachez, S., Courtaigne, B., ... Samson, S. (2014). Efficacy of musical interventions in dementia: evidence from a randomized controlled trial. *Journal of Alzheimer's Disease*, *38*(2), 359-369.
- Narme, P., Tonini, A., Khatir, F., Schiaratura, L., Clément, S., & Samson, S. (2012). Thérapies non médicamenteuses dans la maladie d'Alzheimer: comparaison d'ateliers musicaux et non musicaux. *Gériatrie et Psychologie Neuropsychiatrie du Vieillessement*, *10*(2), 215-224.
- Naveh-Benjamin, M., & Jonides, J. (1984). Maintenance rehearsal: A two-component analysis. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *10*(3), 369.

- Nee, D. E., & Jonides, J. (2013). Trisecting representational states in short-term memory. *Frontiers in human neuroscience*, 7, 796.
- Nees, M. A., Corrini, E., Leong, P., & Harris, J. (2017). Maintenance of memory for melodies: Articulation or attentional refreshing? *Psychonomic Bulletin & Review*, 1–7.
- Neustadter, E., Mathiak, K., & Turetsky, B. I. (2016). Chapter 13 - EEG and MEG Probes of Schizophrenia Pathophysiology. Dans T. Abel & T. Nickl-Jockschat (Éds), *The Neurobiology of Schizophrenia* (pp. 213-236). San Diego : Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801829-3.00021-5>
- Niedermeyer, E. (2005). The normal EEG of the waking adult. *Electroencephalography: Basic principles, clinical applications, and related fields*, 167, 155–164.
- Nigbur, R., Ivanova, G., & Stürmer, B. (2011). Theta power as a marker for cognitive interference. *Clinical Neurophysiology*, 122(11), 2185-2194. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2011.03.030>
- Nobre, A. C. (2004). Probing the flexibility of attentional orienting in the human brain. *Cognitive neuroscience of attention*.
- Norman, D. A., & Shallice, T. (1986). Attention to action. Dans *Consciousness and self-regulation* (pp. 1–18). (S.I.) : Springer.
- Oberauer, K. (2002). Access to information in working memory: Exploring the focus of attention. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 28(3), 411-421. <https://doi.org/10.1037//0278-7393.28.3.411>
- Oberauer, K., & Kliegl, R. (2006). A formal model of capacity limits in working memory. *Journal of Memory and Language*, 55(4), 601-626. <https://doi.org/10.1016/j.jml.2006.08.009>
- Oberauer, K., & Lewandowsky, S. (2011). Modeling working memory: A computational implementation of the Time-Based Resource-Sharing theory. *Psychonomic Bulletin & Review*, 18(1), 10–45.
- Oberauer, K., Lewandowsky, S., Farrell, S., Jarrold, C., & Greaves, M. (2012). Modeling working memory: An interference model of complex span. *Psychonomic bulletin & review*, 19(5), 779–819.
- Obleser, J., Wostmann, M., Hellbernd, N., Wilsch, A., & Maess, B. (2012). Adverse Listening Conditions and Memory Load Drive a Common Alpha Oscillatory Network. *Journal of Neuroscience*, 32(36), 12376-12383. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4908-11.2012>
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97-113. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(71\)90067-4](https://doi.org/10.1016/0028-3932(71)90067-4)
- Onton, J., Delorme, A., & Makeig, S. (2005). Frontal midline EEG dynamics during working memory. *Neuroimage*, 27(2), 341–356.
- Öztekin, I., Davachi, L., & McElree, B. (2010). Are Representations in Working Memory Distinct From Representations in Long-Term Memory? *Psychological Science*, 21(8), 1123-1133. <https://doi.org/10.1177/0956797610376651>

- Palmer, C., & Drake, C. (1997). Monitoring and planning capacities in the acquisition of music performance skills. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue canadienne de psychologie expérimentale*, 51(4), 369.
- Parbery-Clark, A., Strait, D. L., Anderson, S., Hittner, E., & Kraus, N. (2011). Musical Experience and the Aging Auditory System: Implications for Cognitive Abilities and Hearing Speech in Noise.
- 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(2), 299.
- Pashler, H. (1994). Dual-task interference in simple tasks: data and theory. *Psychological bulletin*, 116(2), 220.
- Peterson, L., & Peterson, M. J. (1959). Short-term retention of individual verbal items. *Journal of Experimental Psychology*, 58(3), 193-198.
<https://doi.org/10.1037/h0049234>
- Pfurtscheller, G. (2001). Functional brain imaging based on ERD/ERS. *Vision research*, 41(10-11), 1257–1260.
- Pitt, M. A., & Samuel, A. G. (1990). Attentional allocation during speech perception: How fine is the focus? *Journal of Memory and Language*, 29(5), 611.
- Plancher, G., Boyer, H., Lemaire, B., & Portrat, S. (2017). Under which conditions can older participants maintain information in working memory? *Experimental aging research*, 44(1).
- Plancher, G., Gyselinck, V., & Piolino, P. (2018). The Integration of Realistic Episodic Memories Relies on Different Working Memory Processes: Evidence from Virtual Navigation. *Frontiers in Psychology*, 9. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00047>
- Plancher, G., Lévêque, Y., Fanuel, L., Piquandet, G., & Tillmann, B. (2018). Boosting maintenance in working memory with temporal regularities. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*.
- Plancher, G., Mazeres, F., & Vallet, G. T. (sous presse). When motion improves working memory. *Memory*. <https://doi.org/10.1080/09658211.2018.1510012>
- Polich, J. (2007). Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clinical neurophysiology*, 118(10), 2128–2148.
- Portrat, S., & Lemaire, B. (2015). Is attentional refreshing in working memory sequential? A computational modeling approach. *Cognitive Computation*, 7(3), 333–345.
- Posner, M. I., & Keele, S. W. (1967). Decay of visual information from a single letter. *Science*, 158(3797), 137–139.
- Povel, D.-J., & Essens, P. (1985). Perception of temporal patterns. *Music perception*, 411–440.
- Przybylski, L., Bedoin, N., Krifi-Papoz, S., Herbillon, V., Roch, D., Léculier, L., ... Tillmann, B. (2013). Rhythmic auditory stimulation influences syntactic processing in children with developmental language disorders. *Neuropsychology*, 27(1), 121-131.
<https://doi.org/10.1037/a0031277>

- Purnell-Webb, P., & Speelman, C. P. (2008). Effects of music on memory for text. *Perceptual and motor skills*, *106*(3), 927–957.
- Quené, H., & Port, R. F. (2005). Effects of Timing Regularity and Metrical Expectancy on Spoken-Word Perception. *Phonetica*, *62*(1), 1-13.
<https://doi.org/10.1159/000087222>
- Rabbitt, P. M. A. (1968). Channel-capacity, intelligibility and immediate memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *20*(3), 241-248.
<https://doi.org/10.1080/14640746808400158>
- Rabinowitz, J. C., Craik, F. I., & Ackerman, B. P. (1982). A processing resource account of age differences in recall. *Canadian Journal of Psychology/Revue canadienne de psychologie*, *36*(2), 325-344.
- Raghavachari, S., Kahana, M. J., Rizzuto, D. S., Caplan, J. B., Kirschen, M. P., Bourgeois, B., ... Lisman, J. E. (2001). Gating of human theta oscillations by a working memory task. *The journal of Neuroscience*, *21*(9), 3175–3183.
- Rajji, T. K., Zomorodi, R., Barr, M. S., Blumberger, D. M., Mulsant, B. H., & Daskalakis, Z. J. (2017). Ordering Information in Working Memory and Modulation of Gamma by Theta Oscillations in Humans. *Cerebral Cortex*, *27*(2), 1482-1490.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhv326>
- Rapport, M. D., Alderson, R. M., Kofler, M. J., Sarver, D. E., Bolden, J., & Sims, V. (2008). Working memory deficits in boys with attention-deficit/hyperactivity disorder (ADHD): the contribution of central executive and subsystem processes. *Journal of abnormal child psychology*, *36*(6), 825–837.
- Ray, W. J., & Cole, H. W. (1985). EEG activity during cognitive processing: Influence of attentional factors. *International Journal of Psychophysiology*, *3*(1), 43-48.
[https://doi.org/10.1016/0167-8760\(85\)90018-2](https://doi.org/10.1016/0167-8760(85)90018-2)
- Raye, C. L., Johnson, M. K., Mitchell, K. J., Greene, E. J., & Johnson, M. R. (2007). Refreshing: A minimal executive function. *Cortex*, *43*(1), 135–145.
- Raye, C. L., Johnson, M. K., Mitchell, K. J., Reeder, J. A., & Greene, E. J. (2002). Neuroimaging a Single Thought: Dorsolateral PFC Activity Associated with Refreshing Just-Activated Information. *NeuroImage*, *15*(2), 447-453. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0983>
- Repovs, G., & Baddeley, A. D. (2006). The multi-component model of working memory: Explorations in experimental cognitive psychology. *Neuroscience*, *139*(1), 5-21.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.12.061>
- Repp, B. H. (2003). Rate limits in sensorimotor synchronization with auditory and visual sequences: The synchronization threshold and the benefits and costs of interval subdivision. *Journal of motor behavior*, *35*(4), 355–370.
- Repp, B. H. (2005). Sensorimotor synchronization: A review of the tapping literature. *Psychonomic Bulletin & Review*, *12*(6), 969-992. <https://doi.org/10.3758/BF03206433>
- Reuter-Lorenz, P. A. (2002). New visions of the aging mind and brain. *Trends in Cognitive Sciences*, *6*(9), 394-400. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(02\)01957-5](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(02)01957-5)

- Rey, A., Riou, B., Muller, D., Dabic, S., & Versace, R. (2015). "The mask who wasn't there": Visual masking effect with the perceptual absence of the mask. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *41*(2), 567.
- Rey, A., Versace, R., & Plancher, G. (sous presse). When a reactivated visual mask disrupts serial recall: Evidence that refreshing relies on memory traces reactivation in working memory. *Experimental Psychology*, *22*.
- Rey-Mermet, A., & Gade, M. (2017). Inhibition in aging: What is preserved? What declines? A meta-analysis. *Psychonomic bulletin & review*, 1–22.
- Richard Clark, C., Veltmeyer, M. D., Hamilton, R. J., Simms, E., Paul, R., Hermens, D., & Gordon, E. (2004). Spontaneous alpha peak frequency predicts working memory performance across the age span. *International Journal of Psychophysiology*, *53*(1), 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2003.12.011>
- Ricker, T. J., & Cowan, N. (2010). Loss of visual working memory within seconds: The combined use of refreshable and non-refreshable features. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *36*(6), 1355.
- Ricker, T. J., Nieuwenstein, M. R., Bayliss, D. M., & Barrouillet, P. (2018). Working memory consolidation: insights from studies on attention and working memory: An overview of working memory consolidation. *Annals of the New York Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1111/nyas.13633>
- Ricker, T. J., Vergauwe, E., & Cowan, N. (2016). Decay Theory of Immediate Memory: From Brown (1958) to Today (2014). *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *69*(10), 1969-1995. <https://doi.org/10.1080/17470218.2014.914546>
- Robert, C., Borella, E., Fagot, D., Lecerf, T., & De Ribaupierre, A. (2009). Working memory and inhibitory control across the life span: Intrusion errors in the Reading Span Test. *Memory & cognition*, *37*(3), 336–345.
- Rohenkohl, G., Cravo, A. M., Wyart, V., & Nobre, A. C. (2012). Temporal expectation improves the quality of sensory information. *Journal of Neuroscience*, *32*(24), 8424–8428.
- Roncaglia-Denissen, M. P., Schmidt-Kassow, M., & Kotz, S. A. (2013). Speech rhythm facilitates syntactic ambiguity resolution: ERP evidence. *PloS one*, *8*(2), e56000.
- Rothermich, K., Schmidt-Kassow, M., & Kotz, S. A. (2012). Rhythm's gonna get you: regular meter facilitates semantic sentence processing. *Neuropsychologia*, *50*(2), 232–244.
- Roux, F., Wibrat, M., Mohr, H. M., Singer, W., & Uhlhaas, P. J. (2012). Gamma-Band Activity in Human Prefrontal Cortex Codes for the Number of Relevant Items Maintained in Working Memory. *Journal of Neuroscience*, *32*(36), 12411-12420. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0421-12.2012>
- Roux, Frédéric, & Uhlhaas, P. J. (2014). Working memory and neural oscillations: alpha–gamma versus theta–gamma codes for distinct WM information? *Trends in Cognitive Sciences*, *18*(1), 16-25. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.10.010>
- Rumelhart, D. E., Lindsay, P. H., & Norman, D. A. (1972). A process model for long-term memory. Dans *Organization of memory*. Oxford : Academic Press.

- Ruthruff, E., Van Selst, M., Johnston, J. C., & Remington, R. (2006). How does practice reduce dual-task interference: Integration, automatization, or just stage-shortening? *Psychological Research, 70*(2), 125-142. <https://doi.org/10.1007/s00426-004-0192-7>
- Sabri, M., Kareken, D. A., Dzemidzic, M., Lowe, M. J., & Melara, R. D. (2004). Neural correlates of auditory sensory memory and automatic change detection. *NeuroImage, 21*(1), 69–74.
- Saito, S., & Miyake, A. (2004). On the nature of forgetting and the processing–storage relationship in reading span performance. *Journal of memory and Language, 50*(4), 425–443.
- Salamé, P., & Baddeley, A. D. (1986). Phonological factors in STM: Similarity and the unattended speech effect. *Bulletin of the Psychonomic Society, 24*(4), 263–265.
- Saleh, M., Reimer, J., Penn, R., Ojakangas, C. L., & Hatsopoulos, N. G. (2010). Fast and slow oscillations in human primary motor cortex predict oncoming behaviorally relevant cues. *Neuron, 65*(4), 461–471.
- Salthouse, T. A. (1991). Mediation of adult age differences in cognition by reductions in working memory and speed of processing. *Psychological Science, 2*(3), 179–183.
- Salthouse, T. A. (1992). Influence of processing speed on adult age differences in working memory. *Acta Psychologica, 79*(2), 155-170. [https://doi.org/10.1016/0001-6918\(92\)90030-H](https://doi.org/10.1016/0001-6918(92)90030-H)
- Salthouse, T. A. (1994). The aging of working memory. *Neuropsychology, 8*(4), 535-543. <https://doi.org/10.1037/0894-4105.8.4.535>
- Salthouse, T. A. (1995). Differential age-related influences on memory for verbal-symbolic information and visual-spatial information? *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences, 50*(4), P193–P201.
- Salthouse, T. A. (1996). The processing-speed theory of adult age differences in cognition. *Psychological review, 103*(3), 403.
- Salthouse, T. A., & Babcock, R. L. (1991). Decomposing adult age differences in working memory. *Developmental Psychology, 27*(5), 763-776. <https://doi.org/10.1037/0012-1649.27.5.763>
- Salthouse, T. A., & Ferrer-Caja, E. (2003). What needs to be explained to account for age-related effects on multiple cognitive variables? *Psychology and Aging, 18*(1), 91-110. <https://doi.org/10.1037/0882-7974.18.1.91>
- Salthouse, T. A., & Kersten, A. W. (1993). Decomposing adult age differences in symbol arithmetic. *Memory & Cognition, 21*(5), 699–710.
- Samson, S., & Baird, A. (2009). Memory for Music in Alzheimer’s Disease: Unforgettable? *Neuropsychol Rev, 19*1857101.
- Samson, S., Clément, S., Narme, P., Schiaratura, L., & Ehlrlé, N. (2015). Efficacy of musical interventions in dementia: methodological requirements of nonpharmacological trials. *Annals of the New York Academy of Sciences, 1337*(1), 249–255.
- Sander, M. C., Werkle-Bergner, M., & Lindenberger, U. (2012). Amplitude modulations and inter-trial phase stability of alpha-oscillations differentially reflect working memory

- constraints across the lifespan. *NeuroImage*, 59(1), 646-654.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.06.092>
- Sarnthein, J., Petsche, H., Rappelsberger, P., Shaw, G. L., & von Stein, A. (1998). Synchronization between prefrontal and posterior association cortex during human working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(12), 7092-7096. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.12.7092>
- Sauseng, P., Hoppe, J., Klimesch, W., Gerloff, C., & Hummel, F. C. (2007). Dissociation of sustained attention from central executive functions: local activity and interregional connectivity in the theta range. *European Journal of Neuroscience*, 25(2), 587–593.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Schabus, M., & Doppelmayr, M. (2005). Fronto-parietal EEG coherence in theta and upper alpha reflect central executive functions of working memory. *International Journal of Psychophysiology*, 57(2), 97–103.
- Schack, B., Vath, N., Petsche, H., Geissler, H. G., & Möller, E. (2002). Phase-coupling of theta-gamma EEG rhythms during short-term memory processing. *International Journal of Psychophysiology*, 44(2), 143-163.
- Schmidt-Kassow, M., & Kotz, S. A. (2009a). Attention and perceptual regularity in speech: *NeuroReport*, 20(18), 1643-1647. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e328333b0c6>
- Schmidt-Kassow, M., & Kotz, S. A. (2009b). Event-related brain potentials suggest a late interaction of meter and syntax in the P600. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(9), 1693–1708.
- Schmuckler, M. A., & Boltz, M. G. (1994). Harmonic and rhythmic influences on musical expectancy. *Perception & Psychophysics*, 56(3), 313–325.
- Schneider, W., & Shiffrin, R. M. (1977). Controlled and automatic human information processing: I. Detection, search, and attention. *Psychological review*, 84(1), 1.
- Schön, D., & Tillmann, B. (2015). Short- and long-term rhythmic interventions: perspectives for language rehabilitation: Rhythmic interventions for language rehabilitation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1337(1), 32-39.
<https://doi.org/10.1111/nyas.12635>
- Schwartz, M., Rothermich, K., Schmidt-Kassow, M., & Kotz, S. A. (2011). Temporal regularity effects on pre-attentive and attentive processing of deviance. *Biological psychology*, 87(1), 146–151.
- 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(34), 10809–10814.
- Selchenkova, T., Jones, M. R., & Tillmann, B. (2014). The influence of temporal regularities on the implicit learning of pitch structures. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 67(12), 2360-2380. <https://doi.org/10.1080/17470218.2014.929155>
- Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). *The Mathematical Theory of Information* (Urbana, IL. (S.I.) : University of Illinois Press.
- Silverman, M. J. (2007). The effect of paired pitch, rhythm, and speech on working memory as measured by sequential digit recall. *Journal of Music Therapy*, 44(4), 415–427.

- Silverman, M. J. (2010). The effect of pitch, rhythm, and familiarity on working memory and anxiety as measured by digit recall performance. *Journal of music therapy*, 47(1), 70–83.
- Silverman, M. J. (2012). Effects of Melodic Complexity and Rhythm on Working Memory as Measured by Digit Recall Performance. *Music and Medicine*, 4(1), 22-27.
- Silverman, M. J., & Schwartzberg, E. T. (2014). Effects of Voice Timbre and Accompaniment on Working Memory as Measured by Sequential Monosyllabic Digit Recall Performance. *Journal of Music Therapy*, 51(2), 171-185.
<https://doi.org/10.1093/jmt/thu009>
- Simmons-Stern, N. R., Budson, A. E., & Ally, B. A. (2010). Music as a Memory Enhancer in Patients with Alzheimer’s Disease. *Neuropsychologia*, 48(10), 3164-3167.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.04.033>
- Simmons-Stern, N. R., Deason, R. G., Brandler, B. J., Frustace, B. S., O’Connor, M. K., Ally, B. A., & Budson, A. E. (2012). Music-Based Memory Enhancement in Alzheimer’s Disease: Promise and Limitations. *Neuropsychologia*, 50(14), 3295-3303.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.09.019>
- Simon, J. R. (1969). Reactions toward the source of stimulation. *Journal of experimental psychology*, 81(1), 174.
- Snyder, J. S., & Large, E. W. (2005). Gamma-band activity reflects the metric structure of rhythmic tone sequences. *Cognitive brain research*, 24(1), 117–126.
- Souza, A. S. (2016). No age deficits in the ability to use attention to improve visual working memory. *Psychology and Aging*, 31(5), 456-470.
<https://doi.org/10.1037/pag0000107>
- Souza, A. S., & Oberauer, K. (2016). In search of the focus of attention in working memory: 13 years of the retro-cue effect. *Attention, Perception and Psychophysics*, 78(7), 1839.
- Souza, A. S., & Oberauer, K. (2017). Time to process information in working memory improves episodic memory. *Journal of Memory and Language*, 96, 155–167.
- Souza, A. S., Rerko, L., & Oberauer, K. (2014). Unloading and reloading working memory: Attending to one item frees capacity. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 40(3), 1237-1256. <https://doi.org/10.1037/a0036331>
- Souza, A. S., Rerko, L., & Oberauer, K. (2015). Refreshing memory traces: thinking of an item improves retrieval from visual working memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1339(1), 20–31.
- Souza, A. S., Vergauwe, E., & Oberauer, K. (2018). Where to attend next: guiding refreshing of visual, spatial, and verbal representations in working memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 0(0). <https://doi.org/10.1111/nyas.13621>
- Sperling, G. (1960). The information available in brief visual presentations. *Psychological Monographs: General and Applied*, 74(11), 1-29. <https://doi.org/10.1037/h0093759>
- Sperling, G., & Speelman, R. G. (1970). Acoustic similarity and auditory short-term memory: Experiments and a model. *Models of human memory*, 151–202.

- Starc, M., Murray, J. D., Santamauro, N., Savic, A., Diehl, C., Cho, Y. T., ... Wang, X.-J. (2017). Schizophrenia is associated with a pattern of spatial working memory deficits consistent with cortical disinhibition. *Schizophrenia research*, *181*, 107–116.
- Stefanics, G., Hangya, B., Hernádi, I., Winkler, I., Lakatos, P., & Ulbert, I. (2010). Phase entrainment of human delta oscillations can mediate the effects of expectation on reaction speed. *Journal of Neuroscience*, *30*(41), 13578–13585.
- Sternberg, S. (1966). High-speed scanning in human memory. *Science*, *153*(3736), 652–654.
- Stroop, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of experimental psychology*, *18*(6), 643.
- Su, Y.-H., & Pöppel, E. (2012). Body movement enhances the extraction of temporal structures in auditory sequences. *Psychological Research*, *76*(3), 373–382. <https://doi.org/10.1007/s00426-011-0346-3>
- Swanson, H. L., & Siegel, L. (2001). Learning disabilities as a working memory deficit. *Issues in Education*, *7*(1).
- Tadel, F., Baillet, S., Mosher, J. C., Pantazis, D., & Leahy, R. M. (2011). Brainstorm: A User-Friendly Application for MEG/EEG Analysis. *Computational Intelligence and Neuroscience*. [Research article]. <https://doi.org/10.1155/2011/879716>
- Talamini, F., Altoè, G., Carretti, B., & Grassi, M. (2017). Musicians have better memory than nonmusicians: A meta-analysis. *PLoS ONE*, *12*(10), e0186773.
- Tallon-Baudry, C., & Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Cognitive Sciences*, *3*(4). Repéré à [http://www2.idac.tohoku.ac.jp/BCW2006/RelatedDocuments/SessionIII/P6_SIII\(OBertrand\).pdf](http://www2.idac.tohoku.ac.jp/BCW2006/RelatedDocuments/SessionIII/P6_SIII(OBertrand).pdf)
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C., & Pernier, J. (1996). Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human. *The Journal of Neuroscience*, *16*(13), 4240–4249.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C., & Pernier, J. (1997). Oscillatory γ -band (30–70 Hz) activity induced by a visual search task in humans. *Journal of Neuroscience*, *17*(2), 722–734.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., & Fischer, C. (2001). Oscillatory synchrony between human extrastriate areas during visual short-term memory maintenance. *J Neurosci*, *21*(20), 177.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Peronnet, F., & Pernier, J. (1998). Induced γ -band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *The Journal of neuroscience*, *18*(11), 4244–4254.
- Tallon-Baudry, C., Kreiter, A., & Bertrand, O. (1999). Sustained and transient oscillatory responses in the gamma and beta bands in a visual short-term memory task in humans. *Visual neuroscience*, *16*(3), 449–459.
- Telford, C. W. (1931). The refractory phase of voluntary and associative responses. *Journal of Experimental Psychology*, *14*(1), 1.

- Tesche, C. D., & Karhu, J. (2000). Theta oscillations index human hippocampal activation during a working memory task. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *97*(2), 919–924.
- Thavabalasingam, S., O’Neil, E. B., Zeng, Z., & Lee, A. C. (2016). Recognition memory is improved by a structured temporal framework during encoding. *Frontiers in psychology*, *6*, 2062.
- Tillmann, B., & Dowling, W. J. (2007). Memory decreases for prose, but not for poetry. *Memory & Cognition*, *35*(4), 628-639.
- Tillmann, B., & Lebrun-Guillaud, G. (2006). Influence of tonal and temporal expectations on chord processing and on completion judgments of chord sequences. *Psychological Research*, *70*(5), 345–358.
- Trost, W., Frühholz, S., Schön, D., Labbé, C., Pichon, S., Grandjean, D., & Vuilleumier, P. (2014). Getting the beat: entrainment of brain activity by musical rhythm and pleasantness. *NeuroImage*, *103*, 55–64.
- Tuladhar, A. M., Huurne, N. ter, Schoffelen, J.-M., Maris, E., Oostenveld, R., & Jensen, O. (2007). Parieto-occipital sources account for the increase in alpha activity with working memory load. *Human Brain Mapping*, *28*(8), 785-792.
<https://doi.org/10.1002/hbm.20306>
- Ueda, T., Suzukamo, Y., Sato, M., & Izumi, S.-I. (2013). Effects of music therapy on behavioral and psychological symptoms of dementia: a systematic review and meta-analysis. *Ageing research reviews*, *12*(2), 628–641.
- Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (1994). ‘What’ and ‘where’ in the human brain. *Current opinion in neurobiology*, *4*(2), 157–165.
- Vaughan, L., Basak, C., Hartman, M., & Verhaeghen, P. (2008). Aging and working memory inside and outside the focus of attention: Dissociations of availability and accessibility. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, *15*(6), 703–724.
- Vergauwe, E., Barrouillet, P., & Camos, V. (2009). Visual and spatial working memory are not that dissociated after all: A time-based resource-sharing account. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *35*(4), 1012-1028.
<https://doi.org/10.1037/a0015859>
- Vergauwe, E., Barrouillet, P., & Camos, V. (2010). Do Mental Processes Share a Domain-General Resource? *Psychological Science*, *21*(3), 384-390.
<https://doi.org/10.1177/0956797610361340>
- Vergauwe, E., Camos, V., & Barrouillet, P. (2014). The impact of storage on processing: How is information maintained in working memory? *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *40*(4), 1072-1095.
<https://doi.org/10.1037/a0035779>
- Vergauwe, E., & Cowan, N. (2014). A common short-term memory retrieval rate may describe many cognitive procedures. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*, 126.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00126>

- Vergauwe, E., & Cowan, N. (2015). Attending to items in working memory: evidence that refreshing and memory search are closely related. *Psychonomic bulletin & review*, 22(4), 1001–1006.
- Vergauwe, E., Dewaele, N., Langerock, N., & Barrouillet, P. (2012). Evidence for a central pool of general resources in working memory. *Journal of Cognitive Psychology*, 24(3), 359-366. <https://doi.org/10.1080/20445911.2011.640625>
- Vergauwe, E., Hardman, K. O., Rouder, J., Roemer, E., McAllaster, S., & Cowan, N. (2016). Searching for serial refreshing in working memory: Using response times to track the content of the focus of attention over time. *Psychonomic bulletin & review*, 1818-1824. <https://doi.org/10.3758/s13423-016-1038-1>
- Vergauwe, E., Hartstra, E., Barrouillet, P., & Brass, M. (2015). Domain-general involvement of the posterior frontolateral cortex in time-based resource-sharing in working memory: An fMRI study. *NeuroImage*, 115, 104-116. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.04.059>
- Vergauwe, E., & Langerock, N. (2017). Attentional refreshing of information in working memory: Increased immediate accessibility of just-refreshed representations. *Journal of Memory and Language*, 96, 23-35. <https://doi.org/10.1016/j.jml.2017.05.001>
- Vergauwe, E., Price, M., Douglas, A., Henry, F., Cowan, N., & Johnson, J. D. (2016, septembre). Using EEG to decode the content of the focus of attention in a complex span task: Can we find evidence for spontaneous refreshing? [Poster]. Poster communication présentée au VIIIth European Working Memory Symposium, Liège, Belgium.
- Verhaeghen, P., & Basak, C. (2005). Ageing and switching of the focus of attention in working memory: results from a modified N -Back task. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 58(1), 134-154. <https://doi.org/10.1080/02724980443000241>
- Verhaeghen, P., & De Meersman, L. (1998). Aging and the Stroop effect: A meta-analysis. *Psychology and Aging*, 13(1), 120-126. <https://doi.org/10.1037//0882-7974.13.1.120>
- Verhaeghen, P., & Hoyer, W. J. (2007). Aging, Focus Switching, and Task Switching in a Continuous Calculation Task: Evidence Toward a New Working Memory Control Process. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 14(1), 22-39. <https://doi.org/10.1080/138255890969357>
- Verhaeghen, P., Steitz, D. W., Sliwinski, M. J., & Cerella, J. (2003). Aging and dual-task performance: a meta-analysis. *Psychology and aging*, 18(3), 443.
- Vogel, E. K., & Luck, S. J. (2000). The visual N1 component as an index of a discrimination process. *Psychophysiology*, 37(2), 190–203.
- Vogel, E. K., & Machizawa, M. G. (2004). Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*, 428(6984), 748-751. <https://doi.org/10.1038/nature02447>
- Waldhauser, G. T., Johansson, M., & Hanslmayr, S. (2012). Alpha/beta oscillations indicate inhibition of interfering visual memories. *Journal of Neuroscience*, 32(6), 1953–1961.
- Wan, C. Y., & Schlaug, G. (2010). Music making as a tool for promoting brain plasticity across the life span. *The Neuroscientist*, 16(5), 566–577.

- Wang, J.-R., & Hsieh, S. (2013). Neurofeedback training improves attention and working memory performance. *Clinical Neurophysiology*, *124*(12), 2406-2420. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2013.05.020>
- Wasylyshyn, C., Verhaeghen, P., & Sliwinski, M. J. (2011). Aging and Task Switching: A Meta-Analysis. *Psychology and aging*, *26*(1), 15-20. <https://doi.org/10.1037/a0020912>
- Waugh, N. C., & Norman, D. A. (1965). Primary memory. *Psychological review*, *72*(2), 89.
- Wechsler, D. (1997). *Wechsler memory scale (WMS-III)* (Vol. 14). (S.I.) : Psychological corporation San Antonio, TX.
- Westfall, P. H., Johnson, W. O., & Utts, J. M. (1997). A Bayesian perspective on the Bonferroni adjustment. *Biometrika*, *84*(2), 419–427.
- Wilsch, A., Henry, M. J., Herrmann, B., Herrmann, C. S., & Obleser, J. (2018). Temporal expectation modulates the cortical dynamics of short-term memory. *The Journal of Neuroscience*. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2928-17.2018>
- Wilson, R. S., Boyle, P. A., Yang, J., James, B. D., & Bennett, D. A. (2015). Early life instruction in foreign language and music and incidence of mild cognitive impairment. *Neuropsychology*, *29*(2), 292.
- Wingfield, A., Tun, P. A., & McCoy, S. L. (2005). Hearing Loss in Older Adulthood: What It Is and How It Interacts with Cognitive Performance. *Current Directions in Psychological Science*, *14*(3), 144-148.
- Wolfe, D. E., & Hom, C. (1993). Use of melodies as structural prompts for learning and retention of sequential verbal information by preschool students. *Journal of Music therapy*, *30*(2), 100–118.
- Womelsdorf, T., & Fries, P. (2007). The role of neuronal synchronization in selective attention. *Current opinion in neurobiology*, *17*(2), 154–160.
- Zanto, T. P., Large, E. W., Fuchs, A., & Kelso, J. S. (2005). Gamma-band responses to perturbed auditory sequences: evidence for synchronization of perceptual processes. *Music Perception: An Interdisciplinary Journal*, *22*(3), 531–547.
- Zanto, T. P., Snyder, J. S., & Large, E. W. (2006). Neural correlates of rhythmic expectancy. *Advances in cognitive psychology*, *2*(2-3), 221–231.
- Zatorre, R. J., Chen, J. L., & Penhune, V. B. (2007). When the brain plays music: auditory–motor interactions in music perception and production. *Nature Reviews Neuroscience*, *8*(7), 547-558. <https://doi.org/10.1038/nrn2152>
- Zatorre, R. J., Mondor, T. A., & Evans, A. C. (1999). Auditory attention to space and frequency activates similar cerebral systems. *Neuroimage*, *10*(5), 544–554.
- Zendel, B. R., & Alain, C. (2012). Musicians experience less age-related decline in central auditory processing. *Psychology and Aging*, *27*(2), 410-417. <https://doi.org/10.1037/a0024816>
- Zion Golumbic, E. M., Poeppel, D., & Schroeder, C. E. (2012). Temporal Context in Speech Processing and Attentional Stream Selection: A Behavioral and Neural perspective. *Brain and language*, *122*(3), 151-161. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2011.12.010>

ANNEXES

Annexe A – Étude de l’effet de la congruence entre le rythme de présentation à l’encodage et le rythme auditif sur le maintien en mémoire de travail.

Objectif. Le bénéfice des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail observé dans les Études 2 à 4 semble dû à la présence d’une structure temporelle régulière pendant l’intervalle de rétention. Ces régularités temporelles pourraient améliorer le maintien en mémoire de travail, et plus particulièrement le rafraîchissement attentionnel, des adultes jeunes et âgés. Toutefois, nos résultats pourraient être interprétés dans le cadre du modèle *Bottom-Up Multiscale Population oscillators* (Hartley *et al.*, 2016), qui suggère qu’un contexte temporel similaire à celui de l’encodage permet une récupération plus efficace des informations en mémoire. D’après les propositions de ce modèle, il apparaît que le bénéfice du rythme auditif observé dans l’Étude 2 pourrait être lié à la congruence entre les patterns temporels de la présentation des lettres et ceux du rythme auditif régulier. D’après ce modèle, chaque item serait associé lors de son encodage à un signal contextuel temporel. Un pattern temporel présenté durant l’intervalle de rétention similaire au pattern temporel de l’encodage pourrait réactiver le signal temporel contextuel associé à la séquence de lettres et renforcer le lien entre l’item et son signal contextuel temporel au sein de la séquence. Les performances de rappel seraient alors améliorées. Si l’effet est bien dû à la présence de régularités temporelles, alors le bénéfice de la présence d’un rythme auditif régulier sur le maintien en mémoire de travail devrait persister quelle que soit la congruence entre les patterns temporels à l’encodage et durant l’intervalle de rétention.

Méthode. 36 participants ($21 \pm 2,3$ ans, 26 femmes, deux ans ou moins de pratique d’un instrument ou du chant) ont participé à cette étude. Le paradigme expérimental était similaire à celui de l’expérience 1a de l’Étude 2 : six lettres étaient présentées séquentiellement à l’écran à un rythme d’une lettre par seconde puis, après un intervalle de rétention de six secondes, les participants procédaient au rappel sériel des lettres. Pendant l’intervalle de rétention, un rythme auditif régulier pouvait être présenté et était soit constitué de six sons espacés de 1000 millisecondes (de façon identique à Étude 2, rythme auditif congruent à la présentation des lettres) ou de dix sons espacés de 600 millisecondes (rythme auditif non

congruent à la présentation des lettres). Ces deux conditions expérimentales étaient comparées à une condition contrôle silencieuse.

Résultats. Le nombre de lettres correctement rappelées dans l'ordre était analysé avec une analyse de variance bayésienne avec le facteur intra-participant rythme auditif (congruent, non-congruent, absent). Le facteur bayésien associé à l'effet du rythme auditif ($BF_{10} = 0,21$) suggère une absence d'effet ($M = 4,51$, $\sigma = 0,81$ en présence du rythme congruent, $M = 4,33$, $\sigma = 1,03$ en présence du rythme non-congruent, $M = 4,46$, $\sigma = 0,97$ en absence de rythme, Figure A.1). Cette analyse met en évidence une preuve positive en faveur de l'hypothèse nulle ($BF_{01} = 1/BF_{10} = 4,85$).

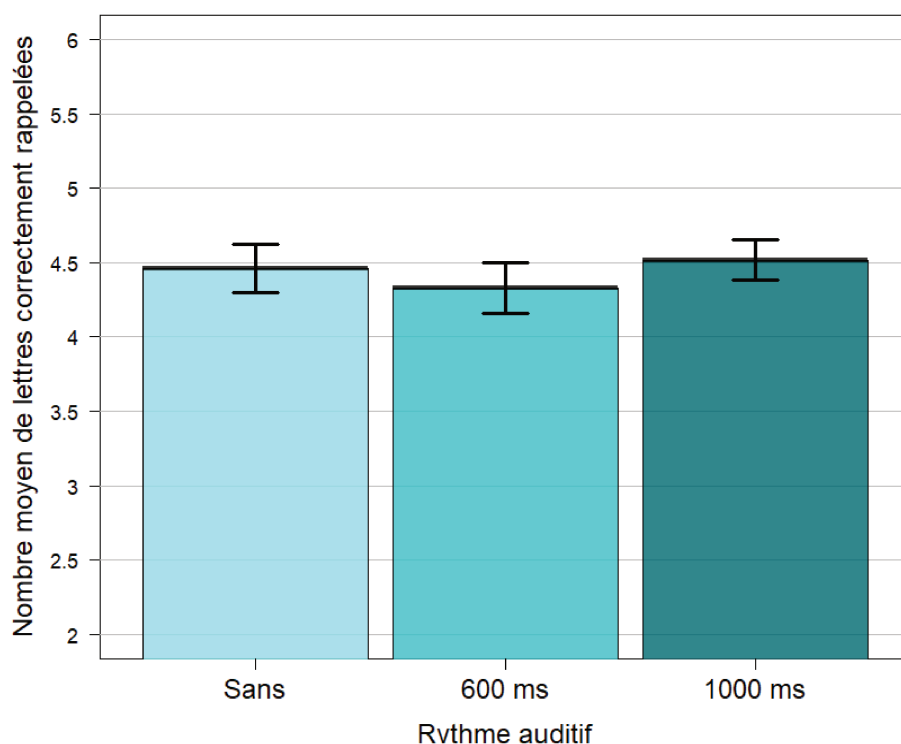


Figure A.1. Nombre moyen de lettres correctement rappelées en fonction du tempo du rythme auditif (sans rythme, 600 ms ou 1000 ms). Les barres verticales représentent les erreurs-type.

Conclusion. L'effet bénéfique des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail observé dans les Études 2 à 4 n'est pas répliqué. L'ajout d'une troisième condition expérimentale semble avoir fait disparaître le bénéfice observé dans les études 2 à 4. L'hypothèse d'un bénéfice des régularités temporelles dû à la congruence le rythme de présentation des lettres et le rythme de présentation des lettres ne peut être ni validée ni réfutée.

Annexe B – Étude de l’effet d’un rythme auditif de 600 millisecondes et congruent à la présentation des items à encoder sur le maintien en mémoire de travail

Objectif. Lors de la manipulation de la congruence des régularités temporelles auditives avec le rythme de présentation à l’encodage au sein d’une même expérience, l’effet bénéfique des régularités temporelles précédemment observé dans l’Étude 2 disparaît (Étude complémentaire A). Pour mieux comprendre l’effet de la congruence entre le rythme de présentations à l’encodage et le rythme auditif lors du maintien, il serait intéressant de manipuler le facteur rythme au sein de deux expériences distinctes en contrastant (1) la présence d’un rythme congruent avec le rythme de présentation des lettres à un intervalle de rétention silencieux et (2) la présence d’un rythme auditif non-congruent avec un intervalle silencieux. Une première expérience a donc été menée pour tester l’effet d’un rythme auditif régulier congruent au rythme de présentation des lettres en comparaison à un intervalle de rétention silencieux. Pour tenter d’élargir les résultats obtenus dans l’Étude 2, le rythme de présentation des lettres et des sons a été modifié dans cette nouvelle expérience.

Méthode. 19 participants ($21 \pm 1,5$ ans, 15 femmes, un an ou moins de pratique d’un instrument ou du chant) ont participé à cette étude. Le paradigme expérimental était similaire à celui de l’expérience 1a de l’Étude 2 – six lettres étaient présentées séquentiellement à l’écran puis, après un intervalle de rétention de six secondes (avec un rythme auditif vs. en silence), les participants procédaient au rappel sériel des lettres – à deux exceptions près : (1) les lettres étaient présentées à un rythme d’une lettre toutes les 600 millisecondes (vs. 1000 millisecondes dans l’Étude 2) et (2) le rythme auditif isochrone était constitué de dix sons espacés de 600 millisecondes (vs. six sons espacés de 1000 millisecondes dans l’Étude 2). Le pattern temporel du rythme auditif était congruent avec celui de la présentation des lettres (un événement toutes les 600 millisecondes) mais pas avec le rythme du rafraîchissement. Tandis que le rafraîchissement de la séquence de six lettres présentée nécessiterait environ 258 millisecondes (Plancher *et al.*, 2018), les subdivisions d’un intervalle de 600 millisecondes sont à 300 et 150 millisecondes, ce qui n’est pas congruent avec le rythme de rafraîchissement d’une séquence de six lettres.

Résultats. L'analyse de variance bayésienne réalisée avec comme facteur intra-participant le rythme auditif (présent, absent) met en évidence une preuve positive en faveur de l'hypothèse nulle ($BF_{01} = 3,128$), suggérant une absence d'effet du rythme ($M = 4,37$, $\sigma = 1,39$ en présence du rythme, $M = 4,40$, $\sigma = 1,35$ en son absence, Figure B.1).

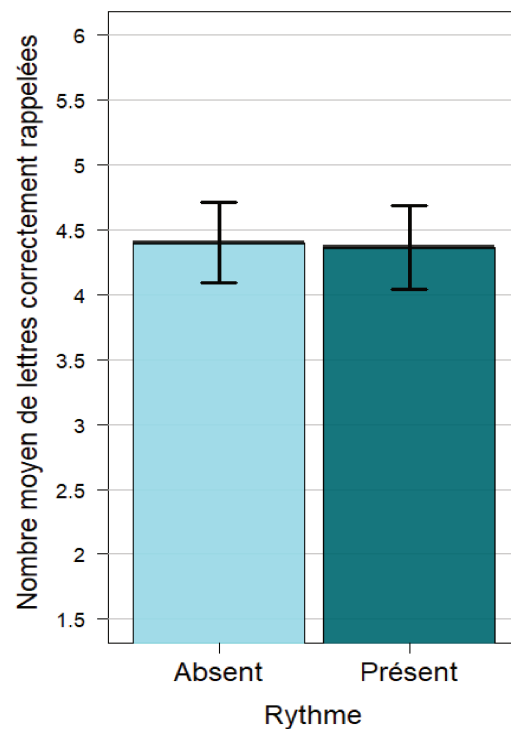


Figure B. 1. Nombre moyen de lettres correctement rappelées en du rythme auditif (absent, présent). Les barres verticales représentent les erreurs-type.

Conclusion. L'effet bénéfique des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail observé dans les Études 2 à 4 n'est pas répliqué. La congruence entre les patterns temporels à l'encodage et durant le maintien ne semble pas suffisante pour expliquer le bénéfice des régularités temporelles sur le maintien en mémoire de travail. De plus, il semblerait que le tempo du rythme soit crucial dans son effet bénéfique sur le maintien en mémoire de travail puisque seul un tempo d'un battement par seconde a permis, à plusieurs reprises, d'améliorer le maintien en mémoire de travail.

Annexe C - Étude de l'effet de la synchronisation auditivo-motrice sur le maintien en mémoire de travail

Objectif. Le système moteur aiderait la synchronisation des fluctuations temporelles de l'attention sur le rythme de l'environnement, permettant une meilleure segmentation temporelle de l'information auditive (Morillon *et al.*, 2014). Par conséquent, le mouvement permettrait une meilleure synchronisation entre rythme interne et rythme externe (Chemin *et al.*, 2014). Le système moteur semble donc impliqué dans les mécanismes de prédiction temporelle grâce au couplage entre les systèmes auditifs et moteurs (Large *et al.*, 2015). Sur la base de ces propositions, nous faisons l'hypothèse que le bénéfice des régularités temporelles auditives durant le maintien devrait être plus important si un rythme moteur est produit en même temps plutôt que lors de l'écoute passive du rythme auditif.

Méthode. 80 participants ($21 \pm 1,8$ ans, 54 femmes, moins de deux ans de pratique de la musique) ont participé à cette étude. Le paradigme expérimental était similaire à celui de l'Étude 2 : six lettres étaient présentées à l'écran à un rythme d'une lettre par seconde puis, après un intervalle de rétention de six secondes, les participants devaient rappeler les lettres dans l'ordre de leur présentation. Deux facteurs intergroupes étaient manipulés : rythme auditif (présent ou absent, rythme d'un battement par seconde, conditions expérimentales identiques à l'Étude 2) et rythme moteur (présent ou absent). Dans la condition « rythme moteur », les participants devaient effectuer une tâche motrice pendant l'intervalle de rétention et avaient pour consigne de taper du doigt sur la barre espace du clavier de l'ordinateur à un rythme régulier d'un battement par seconde. Lorsque le rythme auditif était présent en même temps que le rythme moteur, les participants étaient informés que le rythme d'un battement par seconde correspondait au tempo du rythme auditif. Pour limiter la possible contamination des conditions expérimentales entre elles, les participants ont été divisés en quatre groupes, chacun assigné à une condition expérimentale (sans rythme, rythme auditif seul, rythme moteur seul, rythmes auditif et moteur). Nous nous attendions à observer (1) de meilleures performances de rappel en présence du rythme auditif régulier plutôt qu'en son absence, répliquant les résultats de l'Étude 2, (2) de meilleures performances de rappel en présence du rythme moteur durant l'intervalle de rétention plutôt qu'en son absence et (3) un effet d'interaction entre les régularités auditives et motrices, avec un

bénéfice d'autant plus important lorsque les régularités auditives et motrices étaient combinées.

Résultats. Une analyse de variance bayésienne avec les facteurs inter-participants rythme auditif (présent, absent) et rythme moteur (présent, absent) a été réalisée sur les performances moyennes de rappel sériel. Pour s'affranchir des différences de mémoire inter-participants, la mesure d'empan endroit était entrée en covariable. Les analyses bayésiennes suggèrent que l'effet principal du rythme moteur est le plus probable ($BF = 208$), avec de moins bonnes performances de rappel en présence du rythme moteur ($3,65 \pm 0,99$ lettres) qu'en son absence ($4,43 \pm 1,50$ lettres). L'effet principal du rythme auditif est associé à une évidence anecdotique en faveur de l'effet ($BF_{10} = 1,6$), avec de meilleures performances en présence du rythme qu'en son absence ($4,64 \pm 1,04$ lettres et $4,22 \pm 1,04$). L'effet d'interaction entre rythme auditif et rythme moteur est associé à une évidence positive ($BF_{10} = 5$, Figure C.1). En présence d'un rythme auditif, les performances de rappel sont significativement plus faibles en présence d'un rythme moteur ($3,39 \pm 0,96$ lettres) plutôt qu'en son absence ($4,64 \pm 1,04$ lettres, $BF_{10} = 78$). En absence du rythme auditif, les performances de rappel ne semblent pas différer en fonction du rythme moteur ($3,90 \pm 0,97$ lettres en présence et $4,22 \pm 1,04$ en absence du rythme moteur, $BF_{10} = 0,46$).

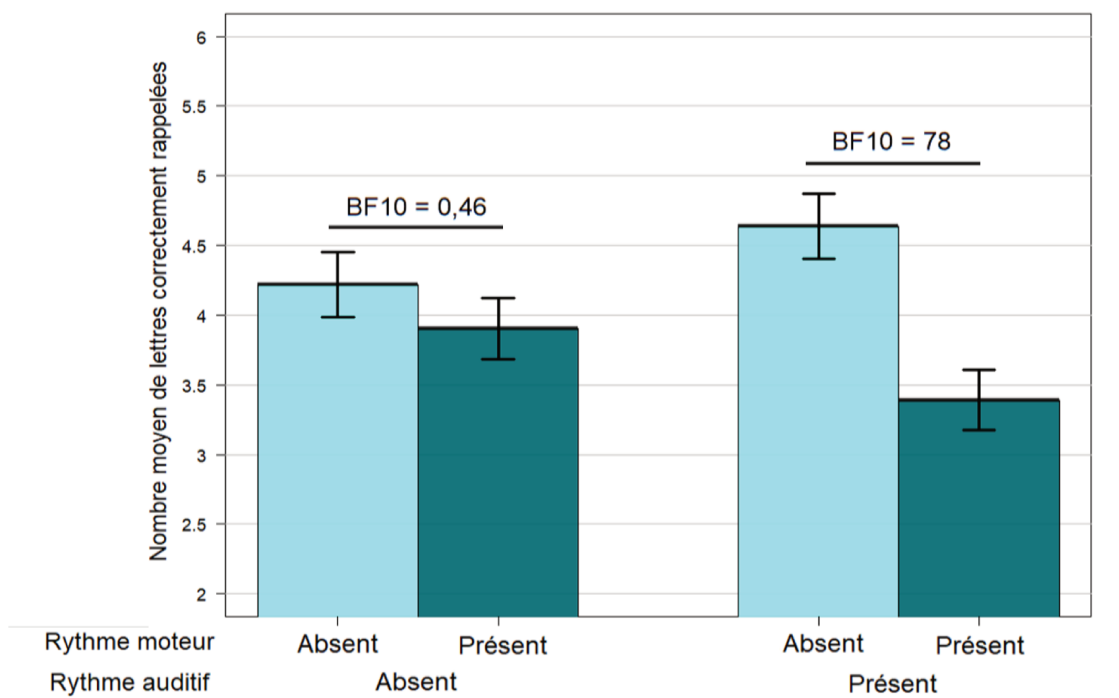


Figure C. 1. Nombre moyen de lettres correctement rappelées en fonction du rythme moteur (absent, présent) et du rythme auditif (absent, présent). Les barres verticales représentent les erreurs-type. Les facteurs bayésiens (BF_{10}) reportés dans le graphique correspondent aux effets simples du rythme moteur.

Conclusion. Contrairement à nos hypothèses, la présence de régularités motrices durant l'intervalle de rétention semble délétère au maintien en mémoire de travail, et ce particulièrement lorsque la production motrice doit être synchronisée à un rythme auditif régulier.

Annexe D - Étude de l'effet d'un rythme moteur imposé sur le maintien en mémoire de travail

Objectif. Le système moteur serait impliqué dans les mécanismes de prédiction temporelle en permettant une meilleure synchronisation des oscillations attentionnelles sur une structure temporelle auditive régulière (Chemin *et al.*, 2014). Une production motrice synchronisée à un rythme auditif régulier devrait augmenter le bénéfice des régularités temporelles auditives sur le maintien en mémoire de travail. Cependant, les résultats d'une étude comparant les performances de rappel en présence de rythmes auditif et/ou moteur (en comparaison à une condition contrôle silencieuse et sans mouvement) durant l'intervalle de rétention (voir l'étude complémentaire présentée en Annexe C) mettent en évidence un effet délétère de la production motrice sur le maintien en mémoire de travail. Cet effet délétère pourrait être dû au *feedback* sensoriel nécessaire pour maintenir un rythme moteur à un tempo donné (Repp, 2005), qui utiliserait des ressources attentionnelles alors plus disponibles pour le maintien. Pour tester cette hypothèse, nous avons évalué le bénéfice de régularités motrices produites durant l'intervalle de rétention à un tempo imposé ou non sur les performances de rappel. Si l'effet délétère de la production motrice sur le maintien en mémoire de travail est dû à l'utilisation de ressources attentionnelles pour le contrôle de la production motrice, alors la production d'un rythme moteur au tempo imposé devrait être d'autant plus délétère aux performances de rappel (en comparaison à une condition contrôle sans production motrice) que la production à un tempo libre.

Méthode. 36 participants (21 ± 2 ans, 26 femmes, moins de deux ans de pratique de la musique) ont participé à cette étude. Une série de six lettres étaient présentées et devaient être mémorisées. Un intervalle de rétention de six secondes séparait la présentation des lettres de leur rappel sériel. Durant cet intervalle de rétention, les participants devaient produire un rythme moteur en tapant sur la barre espace du clavier. Le tempo du rythme moteur pouvait être libre (i.e., les participants avaient pour consigne de taper à leur rythme en gardant un rythme régulier tout au long de l'essai) ou imposé (i.e., taper à un rythme d'un battement par seconde). Une condition contrôle, sans rythme moteur était également

effectuée. La manipulation expérimentale était intra-participants, avec un contrebalancement de l'ordre de présentation des conditions entre les participants.

Résultats. Une analyse de variance bayésienne a été réalisée sur le nombre moyen de lettres correctement rappelées dans l'ordre avec le rythme moteur (sans rythme, rythme imposé, rythme libre) comme facteur intra-participants. Les résultats mettent en évidence un effet du rythme moteur ($BF_{10} = 202$, Figure D.1). Les comparaisons *post-hoc*¹ mettent en évidence de moins bonnes performances lorsque le tempo du rythme moteur est imposé ($4,27 \pm 0,98$ lettres) qu'en absence d'un rythme moteur ($4,71 \pm 0,93$ lettres ; $BF_{10} = 190$) ou avec un rythme moteur libre ($4,59 \pm 0,97$ lettres ; $BF_{10} = 5$). Les performances de rappel ne diffèrent pas entre la condition sans rythme et avec un rythme moteur au tempo libre ($BF_{10} = 0,269$).

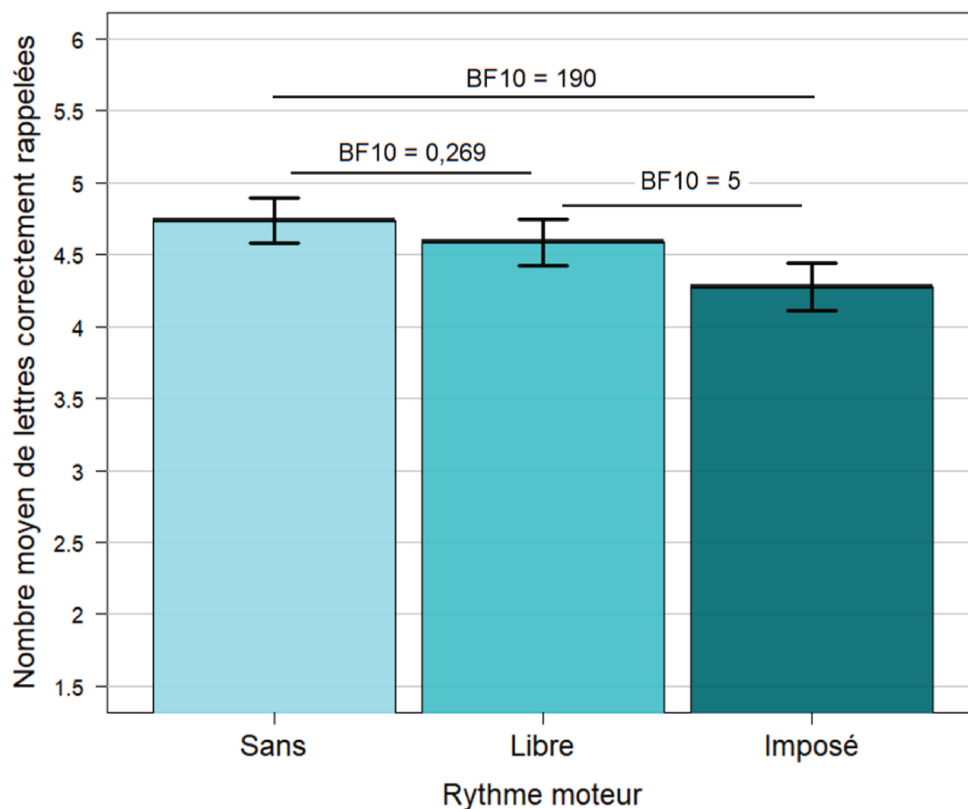


Figure D. 1. Nombre moyen de lettres correctement rappelées en fonction du rythme moteur (sans rythme, rythme libre ou rythme imposé). Les barres verticales représentent les erreurs-type. Les facteurs bayésiens (BF_{10}) reportés dans le graphique correspondent aux comparaisons deux à deux effectuées lors des analyses *post-hoc*.

Conclusion. Une production motrice à un tempo imposé altère les performances de mémoire de travail en comparaison à une condition contrôle sans production motrice, ce qui

¹ Les facteurs bayésiens reportés pour les analyses *post-hoc* sont basées sur le calcul de *t-tests* bayésiens et sont corrigés pour les comparaisons multiples selon les recommandations de Westfall, Johnson et Utts (1997).

n'est pas le cas lorsque le tempo de la production motrice est libre. L'effet délétère d'un rythme moteur pendant l'intervalle de rétention semble être dû au nécessaire contrôle de sa production utilisant des ressources attentionnelles qui ne sont alors plus disponibles pour le maintien en mémoire de travail.

VALORISATION DES TRAVAUX DE THÈSE

Publications dans des revues internationales à comité de lecture

Articles publiés

- ♦ Fanuel, L., Plancher, G., Monsaingeon, N., Tillmann, B., & Portrat, S. (2018). Temporal dynamics of maintenance in young and old adults. *Annals of the New-York Academy of Sciences*.
- ♦ Fanuel, L., Portrat, S., Tillmann, B., & Plancher, G. (2018). Temporal regularities allow saving time for maintenance in working memory: Temporal regularities free time for maintenance. *Annals of the New York Academy of Sciences*.
- ♦ Plancher, G., Lévêque, Y., Fanuel, L., Piquandet, G., & Tillmann, B. (2018). Boosting maintenance in working memory with temporal regularities. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*.

Articles soumis ou en préparation

- ♦ Fanuel, L., Portrat, S., Dalla Bella, S., Tillmann, B., & Plancher, G. (soumis). Temporal regularities during maintenance benefit short-term memory in the elderly. *Neuropsychologia*.
- ♦ Fanuel, L.*, Jarjat, G.*, Tillmann, B., Hot, P., Plancher, G.**, & Portrat, S.** (en préparation). Maintien en mémoire de travail : Le rôle de l'attention.
- ♦ Fanuel, L., Tillmann, B., Portrat, S., Caclin, A., & Plancher, G. (en préparation). Induced-oscillatory activity during visuo-spatial maintenance in working memory.

Communications orales

Congrès internationaux

- ♦ Fanuel, L., Lévêque, Y., Piquandet, G., Tillmann, B., & Plancher, G. (2016, July). Boosting maintenance in working memory with temporal regularities. Presented at the 6th International Conference on Memory, Budapest, Hungary.

- ♦ Fanuel, L., Lévêque, Y., Portrat, S., Tillmann, B., & Plancher, G. (2016, September). Boosting attentional maintenance in working memory with temporal regularities. Presented at the 8th European Working Memory Symposium, Liege, Belgium.

Vulgarisation scientifique

- ♦ Fanuel, L. (2016, Mai). Ma thèse en 120'' – *Prix de la meilleure présentation*. Journée Bien Vieillir, Communautés de Recherche Académique ARC2, Lyon, France.
- ♦ Fanuel, L. (2017, Mars). Ma thèse en 180''. Université de Lyon.

Communications affichées

- ♦ Fanuel, L., Plancher, G., Monsaingeon, N., Tillmann, B., & Portrat, S. (2017, September). Temporal dynamics of maintenance: An impairment of attentional refreshing in aging. Poster presented at the 20th European Society for Cognitive Psychology, Potsdam, Germany.
- ♦ Fanuel, L., Tillmann, B., Portrat, S., & Plancher, G. (2017, June). Boosting short-term memory in the elderly with temporal regularities. Poster presented at the Neurosciences and Music VI - Music, Sound and Health, Boston, USA.