



HAL
open science

Attention et maintien en mémoire de travail : une revue des données neurophysiologiques

Lison Fanuel, Gabriel Jarjat, Pascal Hot, Maximilien Labaronne, Barbara Tillmann, Sophie Portrat, Gaën Plancher

► **To cite this version:**

Lison Fanuel, Gabriel Jarjat, Pascal Hot, Maximilien Labaronne, Barbara Tillmann, et al.. Attention et maintien en mémoire de travail : une revue des données neurophysiologiques. *Revue de Neuropsychologie*, 2021, 13 (3), pp.171-180. 10.1684/nrp.2021.0681 . hal-03384375

HAL Id: hal-03384375

<https://hal.science/hal-03384375>

Submitted on 18 Oct 2021

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.

1 **Titre** : Attention et maintien en mémoire de travail : une revue des données
2 neurophysiologiques

3 **Title**: Attention and maintenance in working memory: a neurophysiological review

4 **Auteurs** :

5 Fanuel, Lison. Laboratoire d'étude des mécanismes cognitifs, Université Lyon 2, Bron, France.

6 Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon. Université Lyon 1, Lyon, France.

7 Jarjat, Gabriel. Univ Savoie Mont-Blanc, Univ. Grenoble Alpes, CNRS, LPNC, Grenoble, France.

8 Laboratoire d'étude des mécanismes cognitifs, Université Lyon 2, Bron, France.

9 Labaronne, Maximilien. Laboratoire d'étude des mécanismes cognitifs, Université Lyon 2, Bron,
10 France.

11 Hot, Pascal. LPNC, Univ. Savoie Mont blanc, Chambéry, France

12 Tillmann, Barbara. CNRS, UMR 5292 ; INSERM, U1028 ; Centre de Recherche en Neurosciences de
13 Lyon, équipe Cognition Auditive et Psychoacoustique, Lyon, France. Université Lyon 1, Lyon, France

14 Portrat, Sophie. Univ. Grenoble Alpes, CNRS, LPNC, 38000 Grenoble, France

15 Plancher, Gaën. Laboratoire d'étude des mécanismes cognitifs, Université Lyon 2, Bron, France.

16 **Corresponding author** : Lison Fanuel.

17 Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon.

18 Centre Hospitalier Le Vinatier – Bâtiment 462 – Neurocampus

19 95 Boulevard Pinel

20 69675 BRON CEDEX.

21 E-mail : lison.fanuel-feuillas@univ-lyon1.fr

22

23

1 **Résumé** (185 mots, 200 mots max) : De nombreux modèles théoriques s'accordent sur un
2 rôle central de l'attention en mémoire de travail, qui interviendrait à la fois lors des activités de
3 traitement et de maintien de l'information. En particulier, le maintien en mémoire de travail pourrait
4 reposer sur le mécanisme de rafraîchissement attentionnel. L'objectif du présent article est
5 d'examiner les apports des approches neuroscientifiques pour clarifier l'existence et le
6 fonctionnement d'un tel mécanisme. Les études en Imagerie par Résonance Magnétique
7 fonctionnelle ont permis de montrer l'activation de régions cérébrales spécifiques lors du
8 rafraîchissement. Elles confortent l'hypothèse d'un mécanisme impliqué dans le maintien
9 d'informations de différentes natures, qui permettrait la réactivation des propriétés sensorielles des
10 traces mnésiques. Les études électrophysiologiques mettent en évidence, quant à elles, une relation
11 étroite entre maintien en mémoire de travail et attention et contribuent à décrire le déroulement
12 temporel du rafraîchissement. Ces études sont en accord avec un mécanisme de maintien présentant
13 les caractéristiques fonctionnelles attribuées au mécanisme de rafraîchissement attentionnel : un
14 mécanisme permettant de maintenir des informations indépendamment de leur nature verbale ou
15 visuelle ou de la modalité sensorielle de présentation et reposant sur l'attention.

16 **Mots-clés** (3-5) : Mémoire de travail, attention, maintien, neurophysiologie,
17 électrophysiologie

18

1 **Abstract** (283 mots, 300 mots max): Numerous theoretical models have proposed that
2 attention plays a central role in working memory, notably for both processing and maintenance. In
3 particular, maintenance in working memory has been proposed to rely on an *attentional refreshing*
4 mechanism. However, its existence and precise functioning is still a matter of debate. The present
5 article aims to examine the contribution of neurophysiological studies to the current understanding
6 of attentional refreshing. Functional Magnetic Resonance Imaging (fMRI) studies allowed for the
7 identification of neurophysiological correlates of attentional refreshing by showing that specific
8 cerebral structures are activated during refreshing. Moreover, fMRI data further support the
9 hypothesis of a mechanism involved in the maintenance of different types of information (e.g.,
10 verbal, spatial, auditory, visual), notably via the reactivation of the sensory properties of the encoded
11 information. They also offer further insights into a potential dissociation of three distinct
12 components of refreshing: initiation, serial order maintenance processes, and refreshing per se,
13 which could refer to the reactivation of sensory properties of the memory trace. Electrophysiological
14 studies highlight the close relationship between attention and maintenance in working memory and
15 contribute to define the precise time-course of attentional refreshing. Taken together, the findings of
16 the reviewed research emphasize the contribution of neurophysiological measurements to study
17 attentional refreshing, providing complementary information to behavioral studies, as well as to
18 address remaining questions regarding its functioning. Future research is needed to benefit from the
19 excellent temporal resolution of electrophysiology to better understand how refreshing is operating
20 more precisely. The reviewed studies confirm a maintenance mechanism with the functional
21 properties attributed to attentional refreshing: a mechanism allowing for the maintenance of
22 information irrespectively of their verbal or visual nature or the sensory modality of their
23 presentation, and relying on attention.

24

1 **Keywords** (3 – 5): Working memory, attention, maintenance, neurophysiology,
2 electrophysiology

3

1 La mémoire de travail, au cœur de la plupart de nos activités cognitives quotidiennes, est
 2 généralement définie comme le système permettant à la fois de maintenir en mémoire et de
 3 manipuler des informations à court terme. La place centrale accordée à ce système dans le
 4 fonctionnement cognitif ainsi que la prévalence de ses déficits dans de nombreuses pathologies tout
 5 au long de la vie, des troubles de l'apprentissage [1] jusqu'aux maladies neurodégénératives (e.g.,
 6 [2]) en font une fonction particulièrement étudiée en neuropsychologie. Généralement, l'évaluation
 7 de la mémoire de travail repose sur le modèle à composantes multiples proposé par Baddeley et
 8 Hitch [3]. Ainsi, la boucle phonologique, le calepin visuo-spatial et l'administrateur central peuvent
 9 être testés de façon relativement indépendante au moyen de tâches telles que l'empan de chiffre
 10 endroit, le test de Corsi et l'empan de chiffre envers, respectivement. Cependant, d'autres modèles
 11 de mémoire de travail ont été proposés, et sans rejeter nécessairement les postulats du modèle à
 12 composantes multiples, ils appréhendent davantage la mémoire de travail d'un point de vue
 13 fonctionnel. Cette évolution conceptuelle répond à l'importance de rendre compte des interactions
 14 entre la mémoire de travail et les autres composantes cognitives comme les connaissances à long-
 15 terme et les processus attentionnels (e.g., [4]).

16 Actuellement, la plupart des modèles proposés pour décrire le fonctionnement de la
 17 mémoire de travail attribuent un rôle central à l'attention [5-6]. Par exemple, des travaux récents
 18 visent à définir les sous-composantes attentionnelles impliquées en mémoire de travail (e.g., [7] ;
 19 [8] ; [9]). Dans ces recherches, deux aspects attentionnels sont distingués en particulier. D'un côté le
 20 contrôle attentionnel, décrit par Engle et Kane [10], correspond à un processus top-down et implique
 21 l'orientation attentionnelle sur le stimulus en fonction des demandes de la tâche et la manipulation
 22 de l'information en mémoire de travail. D'un autre côté, le focus attentionnel (ou « scope
 23 attentionnel »), proposé par Cowan (e.g., [11]), correspond à la capacité à être conscient d'un
 24 nombre limité d'informations à un moment donné. Cette capacité est bottom-up dans le sens où ce
 25 sont les stimuli eux-mêmes qui captent l'attention. Ces différents processus sont vus comme
 26 distincts, notamment parce qu'ils seraient pris en charge par deux réseaux cérébraux indépendants

1 [7-8], un réseau dorsal attentionnel et un réseau ventral attentionnel [12] et ils seraient
2 différemment affectés par le vieillissement [9].

3 Témoignant à nouveau des liens étroits qu'attention et mémoire de travail entretiennent, il a
4 été proposé récemment que l'attention permette le maintien actif des informations en mémoire de
5 travail *via* le mécanisme de rafraîchissement attentionnel [5]. Le rafraîchissement attentionnel peut
6 être défini comme un mécanisme auto-initié qui consiste à déplacer rapidement l'attention vers des
7 informations présentées récemment et permettant, par là même, d'en réactiver les traces mnésiques
8 et donc de les maintenir actives en mémoire de travail [13]. Le rafraîchissement est généralement
9 défini en opposition à la répétition subvocale, le mécanisme de maintien spécifique aux informations
10 verbales reposant sur la boucle phonologique. En effet, le rafraîchissement est décrit comme un
11 mécanisme qui permettrait de maintenir des informations de différentes natures (e.g., verbale,
12 visuelle, spatiale), et reposant sur des processus attentionnels plutôt que langagiers. Il serait plus
13 rapide que la répétition, bien que l'estimation de sa vitesse soit encore débattue [14]. Ainsi, pour
14 s'assurer de l'utilisation du rafraîchissement attentionnel plutôt que de la répétition subvocale pour
15 le maintien des informations, plusieurs méthodes expérimentales peuvent être utilisées dans des
16 tâches de mémoire de travail. Premièrement, il est possible d'empêcher l'utilisation de la répétition
17 subvocale en demandant aux participants de faire une tâche de suppression articulatoire (e.g., [15]).
18 Une autre méthode consiste à utiliser du matériel non-verbal, pour lequel l'utilisation de la répétition
19 subvocale n'est pas possible. Enfin, certains auteurs donnent des consignes de maintien précises aux
20 participants ; en leur demandant par exemple de penser brièvement à l'information qui vient d'être
21 présentée dans le cas du rafraîchissement, ou de répéter les items dans leur tête dans le cas de la
22 répétition subvocale (e.g., [16]).

23 Il est important de noter que des questions quant au fonctionnement précis du mécanisme
24 de rafraîchissement attentionnel sont toujours en suspens (voir [13] pour une revue). Par exemple,
25 comme évoqué précédemment, il existe un débat concernant la vitesse du rafraîchissement, avec

1 certains auteurs suggérant qu'il pourrait opérer en 50 ms environ, le plaçant ainsi en dehors du
 2 champ de la conscience, et d'autres soutenant une vitesse de l'ordre de quelques centaines de
 3 millisecondes. De plus, le caractère volontaire de la mise en œuvre d'un rafraîchissement
 4 attentionnel n'est pas clairement établi. On peut cependant supposer que le rafraîchissement
 5 nécessite une composante contrôlée (top-down) dans le cas où le participant décide lui-même de le
 6 mettre en place, et une composante davantage dirigée par l'environnement (bottom-up), où les
 7 stimuli à mémoriser guideraient le déroulement de la stratégie [7].

8 Dans une démarche d'évaluation neuropsychologique plus exhaustive du fonctionnement de
 9 la mémoire de travail, il pourrait être pertinent d'intégrer des tests de l'efficacité du rafraîchissement
 10 attentionnel pour les pathologies associées à des déficits de mémoire de travail. Pour cela, il est
 11 cependant nécessaire de bien comprendre ce mécanisme et ses caractéristiques. Jusqu'à présent, la
 12 majorité des études dédiées au rafraîchissement sont des études comportementales (voir [13] pour
 13 une revue). Cependant, les techniques de mesures neurophysiologiques permettent également de
 14 mieux comprendre les processus impliqués dans le maintien en mémoire de travail et contribuent à
 15 tester les hypothèses théoriques concernant les propriétés fonctionnelles du mécanisme de
 16 rafraîchissement attentionnel. Ainsi, la présente revue de littérature propose une synthèse des
 17 arguments issus des études neurophysiologiques qui soutiennent l'hypothèse de l'implication du
 18 mécanisme de rafraîchissement attentionnel dans le maintien en mémoire de travail. Des études
 19 utilisant l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf) ont permis d'étudier les régions
 20 cérébrales impliquées dans les tâches créées pour étudier le rafraîchissement attentionnel. Les
 21 mesures électrophysiologiques, grâce à leur excellente précision temporelle, participent quant à elles
 22 à l'identification du déroulement temporel du mécanisme de rafraîchissement.

23

24

1 a. Corrélats neuronaux du rafraîchissement attentionnel : études en
2 Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf)

3 Les études en IRMf offrent un cadre méthodologique pertinent pour examiner la question de
4 la place du rafraîchissement attentionnel dans la mémoire de travail car elles permettent de (i)
5 montrer l'implication des réseaux attentionnels dans le maintien en mémoire de travail, (ii)
6 rechercher l'existence d'un substrat anatomique spécifique au rafraîchissement, (iii) déterminer
7 l'existence d'un réseau spécifique ou commun au maintien d'informations de différentes natures, et
8 (iv) tester si le rafraîchissement permet de réactiver les propriétés perceptives, modalité-spécifique,
9 des traces mnésiques.

10 i. Implication des réseaux neuronaux attentionnels dans le maintien en
11 mémoire

12 Pour étudier les régions cérébrales impliquées dans le maintien en mémoire de travail,
13 Majerus et collaborateurs [17] ont utilisé un paradigme de reconnaissance à court terme. Des séries
14 de quatre non-mots ou visages étaient présentées à l'écran, suivies d'un intervalle de rétention et
15 d'une tâche de reconnaissance. Au début de l'essai, les participants étaient informés que la tâche de
16 reconnaissance porterait sur les items (i.e., cet item était-il présent dans la liste à mémoriser ?) ou
17 sur l'ordre de deux items (e.g., est-ce que le non-mot « lairage » était présenté avant le non-mot
18 « harme » ?). De façon concomitante aux activations spécifiques à la nature des informations à
19 mémoriser (i.e., non-mots et visages sollicitant respectivement les aires temporales supérieures
20 gauche et l'aire fusiforme), un réseau neuronal fronto-pariétal incluant les aires motrices
21 supplémentaires, les gyri frontaux moyens, les sillons antérieurs intra-pariétaux et le précuneus
22 semble être impliqué de la même manière indépendamment de la nature verbale ou visuelle du
23 matériel à mémoriser. La latéralisation de l'activation des régions pariétales semble cependant
24 dépendre du type de tâche de reconnaissance. Les régions pariétales bilatérales seraient impliquées

1 lors du maintien de l'ordre. Les activations associées au maintien de l'item seraient quant à elles
 2 plutôt latéralisées à gauche.

3 Le maintien en mémoire de travail d'informations visuelles et verbales semble solliciter les
 4 mêmes régions cérébrales : un réseau fronto-pariétal, centré autour des sillons intra-pariétaux [17].
 5 Pour identifier les patterns d'activité cérébrale communs lors du maintien d'informations visuelles et
 6 verbales avec davantage de sensibilité et mesurer le degré de concordance entre ces patterns,
 7 Majerus et collaborateurs [18] ont utilisé une analyse de patterns multivariés (MVPA) lors de tâches
 8 de mémoire à court terme visuelle (i.e., des patterns de points) ou verbale (i.e., des non-mots
 9 présentés visuellement). Pour cela, un algorithme a été entraîné à classer les patterns d'activations
 10 cérébrales enregistrées pendant la tâche de mémoire visuelle en fonction de leur coût mnésique
 11 (faible vs élevé). Le coût mnésique correspond au nombre d'informations à maintenir en mémoire.
 12 Dans un second temps, les enregistrements obtenus lors de la tâche de mémorisation verbale étaient
 13 présentés à l'algorithme. L'objectif était d'observer si (i) l'algorithme entraîné à classer les essais de
 14 la tâche visuelle pouvait être transféré aux essais de la tâche verbale et (ii) sur quels patterns
 15 d'activation l'algorithme se basait pour effectuer cette classification. Les résultats mettent en
 16 évidence que l'algorithme de classification pouvait déterminer le coût mnésique d'une tâche verbale
 17 à partir des patterns d'activation neurales enregistrés au cours d'une tâche de mémorisation visuelle
 18 (et *vice versa*) bien que ces deux tâches soient indépendantes. Les patterns d'activations neuronales
 19 utilisés par l'algorithme pour réaliser cette classification se situaient dans le réseau attentionnel
 20 dorsal (i.e., sillon intra-pariétal postérieur bilatéral et cortex frontal supérieur bilatéral). Ainsi,
 21 l'activité du réseau attentionnel dorsal pendant l'encodage et le maintien associée à un coût
 22 mnésique faible ou élevé durant une tâche de mémoire à court-terme verbale permettait de prédire
 23 le coût mnésique d'une tâche de mémoire à court-terme visuelle, et inversement. Ces résultats
 24 suggèrent que le réseau attentionnel dorsal, impliqué dans les processus attentionnels de sélection
 25 **d'informations** [12] incluant les sillons intra-pariétaux, est impliqué dans le maintien d'informations
 26 verbales et **visuospatiales**.

1 ii. Corrélats neuronaux du rafraîchissement attentionnel : un substrat
2 anatomique spécifique et distinct de celui de la répétition subvocale

3 Les propositions théoriques et études comportementales suggèrent que le rafraîchissement
4 attentionnel est un mécanisme spécifique et distinct de la répétition subvocale [13]. Des travaux en
5 neuro-imagerie vont également dans le sens de cette hypothèse. En particulier, Raye et
6 collaborateurs [19] ont cherché à identifier les régions impliquées dans le rafraîchissement
7 attentionnel en utilisant un paradigme expérimental d'instruction explicite de rafraîchissement ([16] ;
8 [19] ; [20] ; [21]). Lors de la présentation d'une séquence d'items, les items pouvaient être soit
9 présentés une seule fois, soit immédiatement répétés, soit suivis d'un point. Raye et collaborateurs
10 [19] ont comparé les activations cérébrales lors du rafraîchissement volontaire d'un mot (i.e., penser
11 brièvement au mot précédent) et de la génération d'une action (i.e., appuyer sur un bouton avec la
12 main droite ; Expérience 1), puis entre le rafraîchissement (i.e., penser à la forme visuelle du mot
13 précédent) et la répétition subvocale du mot précédent (Expérience 2). Dans les deux expériences,
14 une condition contrôle consistait à lire le mot une seconde fois (i.e., répétition). La comparaison
15 entre les activations cérébrales lors du rafraîchissement et lors de la génération d'une action met en
16 évidence une activation des aires frontales antérieures similaire dans ces deux conditions, et
17 supérieure aux activations ayant lieu dans la condition contrôle. Selon les auteurs, la similarité de ces
18 activations suggère un mécanisme commun au rafraîchissement et à la génération d'une action, qui
19 pourrait refléter l'initiation contrôlée d'un processus, non nécessaire dans la condition contrôle en
20 raison de la relative automaticité des processus de lecture [19]. À l'inverse des régions préfrontales
21 antérieures, le cortex préfrontal dorsolatéral était davantage activé lors du rafraîchissement en
22 comparaison à la génération d'une action, suggérant que cette région est spécifique au
23 rafraîchissement. Dans la seconde expérience, l'aire préfrontale dorsolatérale était également plus
24 active durant le rafraîchissement que durant la répétition subvocale. Plus précisément, le
25 rafraîchissement attentionnel était associé à des activations de l'aire préfrontale dorsolatérale
26 gauche, pariétale supérieure gauche, temporale médiane gauche et du précunéus. La répétition

1 subvocale des mots était associée à des activations de l'aire préfrontale ventrolatérale gauche
2 (spécifiquement dans l'aire de Broca), des gyri pré et post-centraux bilatéraux, temporal supérieur
3 gauche et parahippocampique. Ces résultats sont congruents avec l'observation d'activations de
4 régions cérébrales spécifiques au traitement d'un certain type d'informations ([17], i.e., gyrus
5 fusiforme pour la mémorisation de visage, aire de Broca pour la mémorisation de mots ou non-mots
6 [22]) concomitante à des activations cérébrales ne dépendant pas de la nature verbale ou non de
7 l'information. En ce qui concerne le rafraîchissement attentionnel, ces études en imagerie
8 fonctionnelle soutiennent l'hypothèse de l'existence d'un mécanisme de maintien unique reposant,
9 au moins en partie, sur un réseau neural spécifique et distinct de celui impliqué dans la répétition
10 subvocale.

11 iii. Un réseau neural commun au maintien d'informations de différentes
12 natures présentées visuellement

13 En plus de mettre en évidence des corrélats neurophysiologiques distincts entre la répétition
14 subvocale et le rafraîchissement attentionnel, Johnson et collaborateurs ont étudié les corrélats
15 neuronaux du rafraîchissement d'informations de différentes natures en utilisant un paradigme
16 d'instruction explicite de rafraîchissement ([16] ; [19-21]). Lors du rafraîchissement de mots, le cortex
17 préfrontal dorsolatéral gauche était davantage activé que lors de la première ou seconde lecture
18 d'un mot [16]. Le cortex préfrontal dorsolatéral gauche était impliqué lors du rafraîchissement
19 d'informations de différentes natures (i.e., visuelles, auditives, verbales, spatiales), suggérant à
20 nouveau que cette région spécifique sous-tend un mécanisme de maintien amodal [20].

21 D'autres études utilisant des paradigmes de mémoire de travail (n-back, reconnaissance à
22 court terme) suggèrent que le maintien attentionnel en mémoire de travail implique une activation
23 de régions corticales frontales ainsi que des régions spécifiques à la nature du matériel à mémoriser.
24 Cette propriété a également été observée à travers un paradigme de n-back au sein duquel des
25 stimuli de nature verbale (des lettres ou des chiffres par exemple) sont présentés successivement et

1 les participants doivent indiquer si le stimulus actuel est identique à celui présenté n positions
2 auparavant. D'après les auteurs, la manipulation de la valeur de n permet de varier le coût mnésique,
3 c'est-à-dire le nombre d'informations à maintenir en mémoire [22]. Un coût mnésique plus élevé
4 module le niveau d'activation des aires frontales incluant le cortex préfrontal dorsolatéral, des
5 régions frontales plus postérieures incluant l'aire de Broca, connue pour son rôle dans la production
6 du langage, et des régions pariétales postérieures [22]. Ces résultats suggèrent une implication des
7 réseaux neuraux spécifiques à la nature des informations à mémoriser – l'aire de Broca - en plus de
8 réseaux sous-tendant des processus attentionnels – les aires préfrontales dorsolatérales - dans le
9 maintien d'informations verbales. Toutefois, la tâche de n -back ne permet pas de distinguer
10 spécifiquement les processus de maintien d'autres processus exécutifs impliqués dans cette tâche
11 (i.e., encodage d'un nouveau stimulus, comparaison avec le stimulus précédent, suppression du
12 stimulus qui n'est plus pertinent, [23]). La manipulation de la valeur de n dans une tâche de n -back
13 ne correspond donc pas uniquement à une manipulation du coût mnésique de la tâche. La plus forte
14 activation des régions frontales avec l'augmentation du coût mnésique pourrait autant refléter
15 l'implication du maintien que l'un ou l'autre des processus exécutifs nécessaires à la réalisation de la
16 tâche.

17 Comme décrit précédemment (voir Section a. i. Implication des réseaux neuraux
18 attentionnels dans le maintien en mémoire), le maintien d'informations verbales et visuelles s'appuie
19 sur le réseau attentionnel dorsal, incluant les sillons intra-pariétaux [17]. L'activité du sillon intra-
20 pariétal, soutenue durant le maintien en mémoire de travail ne dépend cependant pas
21 systématiquement du coût mnésique de la tâche [23]. Lorsque les informations visuelles sont
22 présentées séquentiellement, alors le coût mnésique module l'activité des sillons intra-pariétaux
23 [18]. En revanche, lorsque la présentation est simultanée, le coût mnésique ne module pas l'activité
24 des sillons intra-pariétaux [23]. Au-delà du maintien d'informations visuelles, les sillons intra-
25 pariétaux semblent également impliqués dans la manipulation d'informations auditives (e.g.,
26 mélodies) telles que les transformations mentales de la hauteur des notes et dans le maintien de

1 l'ordre de présentation des notes [24]. Les activités de comparaison et de transformation de
 2 mélodies requièrent un maintien de l'ordre des informations en mémoire de travail. L'implication des
 3 sillons intra-pariétaux observée par Zatorre et collaborateurs [24] pourrait donc refléter le maintien
 4 de l'ordre des notes. Ces observations confortent l'hypothèse de Majerus [17] selon laquelle
 5 l'implication du sillon intra-pariétal reflèterait le maintien de l'ordre sériel des informations visuelles
 6 plutôt que le maintien des items eux-mêmes.

7 L'implication des sillons intra-pariétaux dans le maintien en mémoire de travail
 8 d'informations de différentes natures (verbales, visuelles, spatiales [17] ; [18] ; [22] et auditives [24])
 9 suggère un lien avec le mécanisme de rafraîchissement attentionnel. À l'appui de cette hypothèse,
 10 une étude montre que le niveau d'activation des régions pariétales lors du maintien d'informations
 11 verbales ou spatiales (i.e., des mots ou la localisation de carrés [25]) présentées séquentiellement
 12 dépend du coût cognitif de la tâche concurrente au maintien. L'activation de ces structures est plus
 13 grande lorsque le coût cognitif est élevé plutôt que faible. La modulation des performances
 14 mnésiques avec le coût cognitif de la tâche concurrente au traitement est typiquement interprétée
 15 comme l'implication du mécanisme de rafraîchissement attentionnel (voir [13] pour plus de détails
 16 sur les données comportementales). La modulation de l'activité des sillons intra-pariétaux lors du
 17 maintien en mémoire de travail avec le coût cognitif de la tâche concurrente [25] suggère donc un
 18 lien étroit avec le mécanisme de rafraîchissement.

19 L'ensemble de ces résultats conforte l'existence d'un réseau fronto-pariétal sous-jacent au
 20 maintien en mémoire de travail. L'activation de ce réseau semble indépendante de la nature des
 21 informations à maintenir ([16] ; [19-21] ; [24-25]) bien qu'elle puisse avoir lieu de façon
 22 concomitante à l'activation de régions modalité-spécifique ([17] ; [22]). La modulation des régions
 23 frontales et pariétales par le coût mnésique [22] et leur implication dans le maintien d'informations
 24 de différentes natures ([16] ; [19-21] ; [25]) suggère un rôle de ces régions dans la répartition des
 25 ressources attentionnelles associées au maintien en mémoire de travail. Les régions pariétales

1 seraient quant à elles plutôt impliquées dans les mécanismes de maintien de l'ordre des informations
2 ([17] ; [18] ; [24]). L'implication de deux réseaux neuraux distincts dans les processus de maintien des
3 items et le maintien de l'ordre pourrait laisser penser qu'il existe également deux composantes du
4 rafraîchissement attentionnel, l'une impliquée dans la répartition des ressources attentionnelles
5 l'autre dans le maintien de l'ordre des informations.

6 iv. Le rafraîchissement permet de réactiver les propriétés perceptives,
7 modalité-spécifique, des traces mnésiques

8 Pour aller plus loin dans la compréhension du mécanisme de rafraîchissement attentionnel,
9 Johnson et collaborateurs [21] ont étudié l'impact du rafraîchissement attentionnel volontaire de
10 scènes ou de visages sur l'activation des régions spécifiques au traitement de ces informations. À
11 chaque essai, un visage et une scène étaient présentés de chaque côté de l'écran. À la suite de cette
12 présentation, un des deux stimuli pouvait être soit répété, soit suivi d'un point indiquant aux
13 participants de rafraîchir un des deux items (visage ou scène). Répliquant non seulement la
14 modulation de l'activité préfrontale dorsolatérale lors du rafraîchissement (vs répétition), les
15 résultats mettent également en évidence une plus grande activité dans les régions spécifiques à
16 chaque type d'informations (i.e., le gyrus fusiforme pour les visages et le gyrus parahippocampique
17 pour les scènes). Ainsi, lors du rafraîchissement, des corrélats neuraux indépendants de la nature de
18 l'information seraient impliqués (i.e., cortex préfrontal dorsolatéral), mais également des régions
19 cérébrales spécifiques au traitement de ces informations en fonction de leur nature. Ces résultats
20 sont en accord avec l'activation de réseaux neuronaux spécifiques, dépendants de la nature des
21 informations à mémoriser. Par exemple, le gyrus fusiforme est activé lors de la mémorisation de
22 visages tandis que l'aire de Broca l'est lors de la mémorisation de mots ou de non-mots ([17] ; [22]).
23 Ces activations spécifiques à la nature des informations à mémoriser sont concomitantes à celle d'un
24 réseau commun, indépendant de la nature des informations. Ce réseau commun pourrait refléter un
25 mécanisme de maintien attentionnel et amodal de l'information permettant de placer les
26 informations dans le focus attentionnel [18].

1 La mise en évidence de l'implication de régions cérébrales communes lors du maintien
 2 d'informations de différentes natures apporte de nouveaux arguments en faveur de la non-spécificité
 3 du mécanisme de rafraîchissement attentionnel. Elle étaye la description du rafraîchissement
 4 attentionnel comme une fonction exécutive minimale permettant de maintenir actives les
 5 informations qui ne sont plus perceptivement présentes [19] en les replaçant dans le focus
 6 attentionnel ([5-6] ; [16]). De plus, l'observation de corrélats neuronaux distincts entre répétition
 7 subvocale et rafraîchissement soutient le postulat d'une dissociation entre le maintien verbal et le
 8 maintien attentionnel des informations. Enfin, l'étude des corrélats neuronaux du rafraîchissement
 9 suggèrent que le rafraîchissement attentionnel est composé de deux processus distincts : l'initiation
 10 et le rafraîchissement attentionnel *per se*. Tandis que l'initiation du rafraîchissement serait un
 11 processus amodal, le rafraîchissement *per se* nécessiterait l'activation des aires sensorielles liées à la
 12 nature des informations à maintenir [19]. Ensemble, les travaux en IRMf suggèrent trois
 13 composantes distinctes (Figure 1): (1) une première composante, qui pourrait correspondre à
 14 l'initiation du rafraîchissement [19] impliquée dans l'allocation des ressources attentionnelles et
 15 sous-tendue par les régions frontales, (2) une deuxième composante qui jouerait un rôle dans le
 16 maintien de l'ordre des informations et reposerait sur les sillons intra-pariétaux [17-18]¹ et (3) une
 17 troisième composante sollicitant les régions cérébrales spécifiques à la modalité des informations à
 18 maintenir ([17] ; [21-22]) et qui pourrait sous-tendre la réactivation des propriétés perceptives des
 19 items. Le déroulement temporel de ces différentes composantes est en revanche encore peu clair et
 20 bénéficierait de méthodes d'investigation permettant une résolution temporelle plus fine.

¹A noter que les sillons intra-pariétaux seraient également impliqués dans le contrôle attentionnel top-down des informations verbales et visuo-spatiales, surtout dans leur partie la plus postérieure. Le sillon intra-pariétal à droite, quant à lui, dans sa portion plus antérieure, pourrait avoir un rôle plus spécifique pour le maintien des aspects sériels, probablement par le biais de stratégies de codage spatial (voir [44], pour une discussion approfondie autour de cette question).

	Régions cérébrales sous-jacentes	Rôle cognitif	
Composante 1	Cortex préfrontal dorsolatéral gauche	Répartition des ressources attentionnelles Initiation du rafraîchissement attentionnel	Réseau attentionnel dorsal
Composante 2	Sillons intra-pariétaux	Maintien de l'ordre des informations	
Composante 3	régions cérébrales spécifiques à la modalité des informations à maintenir	Réactivation des propriétés perceptives des items	

Figure 1. Régions cérébrales impliquées dans le rafraîchissement attentionnel et leurs rôles cognitifs.

1

2

3 b. Étude du décours temporel du rafraîchissement attentionnel : études
4 électrophysiologiques

5 L'excellente précision temporelle de l'électrophysiologie permet une mesure fine du décours
6 temporel des mécanismes cognitifs. En revanche, la résolution spatiale de l'électrophysiologie, moins
7 fine que l'IRMf, ne leur permet pas de déterminer les structures neuronales impliquées dans les
8 structures cognitives étudiées. Dans le cadre de l'étude du rafraîchissement attentionnel, les études
9 électrophysiologiques permettent de (i) montrer un partage des corrélats électrophysiologiques
10 entre attention et maintien en mémoire de travail, [26] et (ii) mesurer le décours temporel des
11 composantes impliqués dans le rafraîchissement [27-28]. Des éléments théoriques et empiriques
12 suggèrent un rôle central des oscillations neurales dans le fonctionnement de ce mécanisme bien
13 que les corrélats électrophysiologiques du rafraîchissement au cours d'une tâche de mémoire de
14 travail n'aient pas encore été identifiés (iii).

15 i. Attention et maintien en mémoire de travail partagent des corrélats
16 électrophysiologiques

17 Comme les études en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle, des études
18 électrophysiologiques suggèrent que le maintien en mémoire de travail repose sur des structures

1 neurales impliquées dans les mécanismes attentionnels [17]. Dans une tâche de reconnaissance en
2 mémoire visuelle à court-terme, Jha [26] a mis en évidence un partage des corrélats
3 électrophysiologiques entre maintien en mémoire de travail et orientation de l'attention spatiale
4 vers des items présentés précédemment à l'écran mais qui ne sont plus perceptivement présents. Un
5 premier item était présenté à l'écran et sa position spatiale devait être mémorisée et maintenue en
6 mémoire jusqu'à l'apparition d'un second item dont la position spatiale devait être jugée comme
7 étant similaire ou non au premier item. Durant le délai séparant les deux présentations visuelles, un
8 indice spatial était présenté et pouvait être congruent ou non avec la position spatiale à mémoriser.
9 La réponse électrophysiologique précoce (i.e., P1 et N1, déflexions positive et négative,
10 respectivement, dont le maximum d'amplitude apparaît environ 100 millisecondes post-stimulus)
11 reflétant l'orientation de l'attention était plus ample lorsqu'elle était évoquée par les indices
12 spatiaux congruents plutôt que les indices non-congruents. L'effet de la congruence spatiale entre
13 l'indice et la position de l'item à mémoriser suggère que l'attention était dirigée vers la position
14 spatiale à mémoriser durant l'intervalle de rétention [26]. Puisque les items sur lesquels l'attention
15 était orientée n'étaient pas perceptivement présents, la tâche d'orientation attentionnelle
16 nécessitait leur maintien en mémoire de travail. Afin de minimiser la charge mnésique et de
17 distinguer les processus attentionnels des processus de mémoire de travail, dans une seconde
18 expérience les participants avaient pour consigne d'orienter leur attention vers la position spatiale
19 du premier item (vs mémoriser la position spatiale) et l'item pouvait apparaître seulement à deux
20 positions spatiales distinctes (i.e., gauche ou droite de l'écran). À l'exception d'un effet de la
21 congruence plus fort et d'une distribution plus large (i.e., présente sur une surface plus étendue) de
22 la composante lors de l'orientation de l'attention comparé au maintien, l'effet de la congruence
23 spatiale sur les modulations des composantes évoquées précoces P1 et N1 était similaire à celui
24 observé lors du maintien d'information. Ces résultats suggèrent que le déplacement volontaire de
25 l'attention et le maintien d'informations spatiales reposent sur des corrélats électrophysiologiques
26 communs.

1 Lors du maintien d'informations visuelles, l'amplitude d'une composante évoquée
 2 temporellement contrainte (*time-locked*) à la fin de la présentation des memoranda - la *Controlateral*
 3 *Delayed Activity* - croît à mesure que le nombre d'informations à mémoriser augmente. Le maximum
 4 d'amplitude de la *Controlateral Delayed Activity* est corrélé à l'empan maximal des participants avec
 5 une amplitude plus large lorsque l'empan du participant est plus grand [29-30]. La *Controlateral*
 6 *Delayed Activity* pourrait donc refléter le maintien d'informations visuelles en mémoire de travail
 7 [30]. La présence d'un rétro-indice indiquant l'item à maintenir réduit l'amplitude de cette
 8 composante [29]. Le déplacement volontaire de l'attention vers l'information à maintenir par le biais
 9 de rétro-indices présentés durant l'intervalle de rétention permet de moduler la réponse neuronale
 10 associée au maintien d'informations visuelles [29], confortant l'hypothèse d'un rôle de l'allocation
 11 des ressources attentionnelles dans le maintien en mémoire de travail.

12 ii. Décours temporel du rafraîchissement

13 a. Deux sous-processus distincts

14 Dans la lignée de leurs travaux utilisant l'IRMf qui ont décrit les structures cérébrales
 15 impliquées lors de consignes de rafraîchissement attentionnel explicite [20-21] Johnson et
 16 collaborateurs [27] ont étudié la dynamique temporelle des processus impliqués dans le
 17 rafraîchissement attentionnel en utilisant l'électroencéphalographie. Dans un paradigme de
 18 rafraîchissement attentionnel explicite, les participants devaient penser brièvement à un visage, une
 19 scène ou un mot présenté visuellement mais qui n'était plus perceptivement présent. L'indication de
 20 rafraîchir était donnée par l'apparition d'un signal à l'écran. Durant les conditions contrôles, les
 21 participants devaient, en fonction de l'indice qui apparaissait à l'écran, soit appuyer sur un bouton
 22 avec leur main droite, soit ne rien faire du tout. L'analyse des potentiels évoqués suivant l'indice de
 23 rafraîchissement en comparaison aux deux autres conditions a mis en évidence deux composantes
 24 distinctes : une première composante positive relativement précoce (environ 400 millisecondes post-
 25 stimulus) avec une amplitude maximale dans les sites fronto-pariétaux, et une seconde composante

1 positive plus tardive (environ 800 millisecondes post-stimulus) et soutenue principalement dans les
2 régions occipitales. La première composante positive ressemble à la composante P300 observée dans
3 les paradigmes de détection de nouveauté et proposée comme reflétant l'orientation de l'attention.
4 La composante observée par Johnson et collaborateurs [27] est maximale dans les régions frontales,
5 régions par ailleurs identifiées comme jouant un rôle dans le maintien attentionnel en mémoire de
6 travail ([16]; [19-21]). Selon les auteurs, la composante précoce reflèterait un processus
7 d'orientation de l'attention en vue du maintien attentionnel, ce qui pourrait correspondre à
8 l'initiation du rafraîchissement attentionnel. En accord avec les travaux en imagerie fonctionnelle
9 mettant en évidence un rôle des régions impliquées dans les mécanismes attentionnels dans le
10 rafraîchissement ([16]; [19-21]), ces résultats soutiennent l'hypothèse d'une initiation du
11 rafraîchissement reposant sur la distribution des ressources attentionnelles.

12 D'après Johnson et collaborateurs [27], la seconde composante ressemble à une activité
13 identifiée comme associée à l'attention perceptive (*Late Directing Attention Positivity*). L'émergence
14 de cette composante dans les régions occipitales suggère qu'elle pourrait refléter le contrôle
15 volontaire de l'attention visuelle. En lien avec les travaux en IRMf mettant en évidence l'implication
16 d'aires cérébrales spécifiques à la nature des informations lors du rafraîchissement (i.e., le gyrus
17 fusiforme pour les visages et le gyrus parahippocampique pour les scènes [21]), cette composante
18 pourrait refléter le recours à un mécanisme visuel pour le maintien d'informations visuelles. Cette
19 hypothèse semble en accord avec les observations de réponses électrophysiologiques mesurées
20 durant l'intervalle de rétention (i.e., immédiatement après la fin de la présentation des informations
21 à mémoriser) spécifique à la nature sensorielle des informations à maintenir [31]. Lors du maintien
22 d'informations visuelles latéralisées (e.g., des points de couleurs présentés à gauche ou à droite de
23 l'écran), la *Sustained Posterior Controlateral Negativity* (ou Controlateral Delay Activity, [30])
24 apparaît durant le délai de rétention dans les régions postérieures controlatérales à l'hémichamp de
25 présentation (e.g., [30-31]). Lors de la présentation d'informations auditives, la *Sustained Anterior*
26 *Negativity* apparaît dans les régions fronto-centrales [31]. L'amplitude de ces deux composantes est

1 modulée par le coût mnésique de la tâche et est corrélée à l'empan maximal des participants,
 2 suggérant leur implication dans le maintien d'informations visuelles et auditives (pour la
 3 *Controlateral Delay Activity* et la *Sustained Anterior Negativity*, respectivement). L'ensemble de ces
 4 résultats conforte le postulat de deux sous-processus distincts au sein du rafraîchissement
 5 attentionnel [19]. Un premier processus, précoce, amodal, et reposant sur les régions fronto-
 6 pariétales, semble être impliqué dans l'initiation du rafraîchissement attentionnel. Un second
 7 processus, le rafraîchissement attentionnel *per se*, permet dans un second temps le maintien des
 8 informations en sollicitant notamment des processus et régions spécifiques au type d'informations
 9 (e.g., visage, scène).

10 b. Décoder le contenu du focus attentionnel pendant le maintien

11 Les travaux de Johnson et collaborateurs [27] se sont intéressés au rafraîchissement
 12 attentionnel d'informations visuelles avec instruction explicite de rafraîchissement. Vergauwe et
 13 collaborateurs [28] ont quant à eux étudié la dynamique du rafraîchissement attentionnel implicite,
 14 sans instruction favorisant son utilisation, au cours d'une tâche d'empan complexe. L'objectif de
 15 l'étude de Vergauwe et collaborateurs était de décoder le contenu du focus attentionnel au cours de
 16 la tâche en utilisant la technique MVPA avec des données électrophysiologiques. Dans la première
 17 phase de l'étude, l'activité électrophysiologique était enregistrée pour chaque participant durant le
 18 maintien de lettres et de formes constituées d'une ligne et de deux points (stimuli ligne-points).
 19 Cette activité électrophysiologique a été soumise à un algorithme de classification, permettant
 20 d'entraîner l'algorithme à distinguer les patterns d'activations électrophysiologiques spécifiques aux
 21 lettres et aux stimuli ligne-points. Dans la deuxième phase de l'étude, l'activité électrophysiologique
 22 des participants a été enregistrée au cours d'une tâche d'empan complexe nécessitant la
 23 mémorisation de lettres et le traitement de stimuli ligne-points (i.e., indiquer si la ligne peut passer
 24 entre les points). La soumission de l'activité cérébrale acquise au cours de l'empan complexe à
 25 l'algorithme de classification a permis de décoder le contenu du focus attentionnel. Particulièrement,
 26 les patterns d'activations spécifiques aux lettres et aux stimuli ligne-points alternaient en continu au

1 cours de la tâche d'empan complexe. Ces résultats suggèrent que les items à mémoriser sont
 2 replacés spontanément dans le focus attentionnel lorsque la tâche de traitement n'occupe pas
 3 l'attention, confortant le postulat d'une alternance continue entre les activités de maintien et de
 4 traitement [5]. De plus, l'activité électrophysiologique spécifique aux lettres augmentait linéairement
 5 avec l'augmentation du nombre de lettres à maintenir. Ces résultats semblent en accord avec les
 6 études comportementales mettant en évidence une augmentation du temps nécessaire au
 7 rafraîchissement avec l'augmentation du coût mnésique [15] Il semble toutefois important de
 8 souligner que le rafraîchissement attentionnel et la répétition subvocale peuvent tous deux être
 9 utilisés pour le maintien d'informations verbales, ne permettant pas de s'assurer d'une mesure
 10 spécifique du rafraîchissement attentionnel dans cette étude.

11 iii. Vers l'identification des corrélats électrophysiologiques du
 12 rafraîchissement : le rôle des oscillations neurales ?

13 Comme nous l'avons vu, les études électrophysiologiques confortent l'hypothèse d'un rôle
 14 de l'attention dans le maintien en mémoire de travail. L'attention spatiale et le maintien en mémoire
 15 de travail semblent partager un même réseau neuronal [26]. De plus, l'orientation de l'attention sur
 16 les informations à mémoriser module un marqueur électrophysiologique du maintien d'informations
 17 visuelles [29]. L'excellent décours temporel de l'électroencéphalographie a permis aux études
 18 centrées sur le rafraîchissement attentionnel de distinguer avec davantage de précision temporelle,
 19 l'occurrence d'un premier processus d'initiation du rafraîchissement, suivi d'un second processus de
 20 rafraîchissement *per se* [27].

21 Il est intéressant de noter qu'au-delà du maintien en mémoire de travail, le rafraîchissement
 22 attentionnel serait aussi impliqué dans la construction de traces mnésiques à long terme, et ce
 23 contrairement à la répétition subvocale [32]. Khader et collaborateurs ont également étudié le lien
 24 entre le maintien en mémoire de travail et la formation de la trace mnésique à long terme [33] *via*
 25 des mesures électrophysiologiques centrées sur les oscillations neurales. La puissance des

1 oscillations dans les bandes de fréquence thêta (4 - 7 Hz) et alpha (8 - 12 Hz) augmente durant le
2 maintien en mémoire de travail et la taille de cette augmentation corrèle avec les performances de
3 rappel à long terme, suggérant que l'activité électrophysiologique observée lors du maintien en
4 mémoire de travail reflète également la construction des traces en mémoire à long terme. Tandis
5 que l'augmentation de la puissance des oscillations alpha pendant le maintien en mémoire de travail
6 est associée à la prévention contre l'interférence [34], les oscillations thêta seraient quant à elles
7 impliquées dans les mécanismes de maintien [35]. D'après le modèle du code neural thêta-gamma
8 [35], les représentations en mémoire de travail seraient maintenues par une activation séquentielle
9 des items individuels, représentés par les cycles gamma. Les oscillations gamma seraient imbriquées
10 dans des oscillations thêta qui constituent un cadre temporel, indiquant le début et la fin de la
11 séquence d'items. Les oscillations thêta permettraient la communication entre les différentes régions
12 cérébrales impliquées dans le maintien et, en ce sens, pourraient être impliquées dans le maintien en
13 mémoire de travail. Le rôle attribué au rafraîchissement dans la construction de traces mnésiques à
14 long terme [32], d'une part, et le lien étroit entre les oscillations thêta et la formation de traces
15 mnésiques à long terme [33], d'autre part, suggèrent une implication spécifique des oscillations thêta
16 dans le rafraîchissement attentionnel.

17 Les études en électrophysiologie ouvrent de nouvelles pistes d'investigations. Les oscillations
18 thêta semblent en particulier jouer un rôle dans le maintien en mémoire de travail [35], qui pourrait
19 être lié au rafraîchissement attentionnel. D'autres travaux centrés sur les oscillations induites
20 suggèrent que les oscillations bêta (15 - 25 Hz) pourraient être liées au maintien en mémoire de
21 travail [36-37]. Les oscillations induites, à la différence des oscillations évoquées, reflètent des
22 processus dont la relation temporelle avec le moment de présentation du stimulus est flexible. Par
23 conséquent, ces oscillations sont proposées comme reflétant des processus endogènes [38]. Puisque
24 le rafraîchissement attentionnel est un processus auto-initié, l'investigation des oscillations induites
25 dans l'objectif d'identifier les oscillations neurales sous-jacentes au rafraîchissement semble
26 particulièrement pertinente. Les études de Tallon-Baudry et collaborateurs [37] mettent en évidence

1 une augmentation de la synchronisation bêta induite lorsqu'un stimulus visuel non-verbal doit être
 2 maintenu pour une reconnaissance subséquente en comparaison à une condition sans tâche de
 3 reconnaissance. La synchronisation bêta induite est d'autant plus importante que le coût mnésique
 4 de la tâche augmente [36]. Les oscillations bêta induites semblent donc impliquées dans le maintien
 5 en mémoire de travail, mais un rôle spécifique dans le rafraîchissement attentionnel reste encore à
 6 étudier.

7 c. Conclusion

8 Les études neurophysiologiques du rôle de l'attention dans le maintien en mémoire de travail
 9 pourraient contribuer à mieux définir les propriétés du rafraîchissement attentionnel et à tester de
 10 façon empirique les hypothèses théoriques concernant le fonctionnement de ce mécanisme. Jusqu'à
 11 présent, ces études semblent conforter l'hypothèse d'un mécanisme de maintien reposant sur
 12 l'attention permettant de maintenir en mémoire des informations de différentes natures ([18] ; [26]).
 13 Nous proposons que ce mécanisme attentionnel correspondrait au rafraîchissement attentionnel
 14 lequel serait un mécanisme exécutif minimal [19] divisé en deux sous-processus, l'un top-down
 15 (initiation) et l'autre plus bottom-up (rafraîchissement *per se*, [27]). Le rafraîchissement pourrait
 16 consister en un déplacement de l'attention vers les informations à maintenir [27] et permettant le
 17 maintien en mémoire grâce à la réactivation des propriétés sensorielles des traces mnésiques [19].

18 De nombreuses questions concernant les propriétés fonctionnelles du rafraîchissement
 19 restent encore en suspens [13]. Le décours temporel du rafraîchissement de plusieurs informations
 20 reste également mal compris : Le rafraîchissement attentionnel de plusieurs informations se fait-il de
 21 manière sérielle (un item après l'autre, e.g., [15]), simultanée (tous les items pouvant être contenus
 22 dans le focus attentionnel en même temps), ou rafraîchit-on d'abord l'item le moins activé ou plutôt
 23 la dernière information perçue [39], le rafraîchissement de l'ordre est-il distinct du rafraîchissement
 24 des items en tant que tels ? Toutefois, les connaissances issues des études neurophysiologiques
 25 apportent un nouvel éclairage sur les résultats issus d'études comportementales. Par exemple, les

1 travaux mettant en avant deux sous-composantes du rafraîchissement attentionnel ont apporté une
 2 perspective nouvelle à l'étude de l'altération du rafraîchissement dans le vieillissement. En
 3 particulier, l'utilisation de paradigmes de rétro-indiçage permet d'étudier l'altération du
 4 rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés (e.g., [40]) tout en compensant une possible
 5 altération de son initiation. Dans une perspective neuropsychologique, il serait intéressant d'étendre
 6 l'étude du rafraîchissement attentionnel à différentes populations. Par exemple, au vieillissement
 7 pathologique avec notamment les démences de type Alzheimer, pour lesquelles des atteintes
 8 attentionnelles et exécutives précoces sont généralement observées [2]. De même, un déficit de la
 9 mémoire de travail se retrouve au premier plan des atteintes cognitives issues d'un accident
 10 vasculaire cérébral [41] et d'un traumatisme crânien [42]. L'étude du rafraîchissement attentionnel
 11 devrait donc s'avérer pertinente chez ces populations. Par ailleurs, des recherches se sont
 12 intéressées au lien entre rafraîchissement attentionnel et développement de la mémoire de travail
 13 au cours de l'enfance [43]. Dans le futur une étude spécifique du fonctionnement du
 14 rafraîchissement dans le cadre de troubles développementaux tels que les troubles déficitaires
 15 d'attention avec ou sans hyperactivité semble également pertinente au regard des déficits de
 16 mémoire de travail qui lui sont associés. Les techniques neurophysiologiques pourraient contribuer à
 17 répondre à ces questions grâce à leur résolution temporelle qui permet de mesurer avec précision le
 18 décours temporel du mécanisme de rafraîchissement attentionnel.

19

20 **Références**

- 21 1. Majerus S. Le rôle de la mémoire de travail dans les apprentissages et leurs troubles. *ANAE*
 22 *Approch Neuropsychol des Apprentissages chez l'Enfant*. 2017;149:415-421.
- 23 2. Stopford CL, Thompson JC, Neary D, Richardson AMT, Snowden JS. Working memory,
 24 attention, and executive function in Alzheimer's disease and frontotemporal dementia.
 25 *Cortex*. 2012;48(4):429-446. doi:10.1016/j.cortex.2010.12.002
- 26 3. Baddeley AD, Hitch GJ. Working memory. In: Bower GH, ed. *Recent Advances in Learning and*
 27 *Motivation*. New York, NY: Academic Press; 1974:47–89.
- 28 4. Majerus S. L'évaluation de la mémoire à court terme. In: Seron X, Van der Linden M, eds.

- 1 *Traité de Neuropsychologie Clinique*. 2ème édit. Paris, France: Solal-DeBoeck; 2014:167-177.
- 2 5. Barrouillet P, Camos V. The time-based resource-sharing model of working memory. *Cogn*
3 *Neurosci Work Mem*. 2007;455:59-80.
- 4 6. Cowan N. An embedded-processes model of working memory. In: Miyake A, Shah P, eds.
5 *Models of Working Memory: Mechanisms of Active Maintenance and Executive Control*. New
6 York: Cambridge University Press; 1999:62-101.
- 7 7. Majerus S, Attout L, D'Argembeau A, et al. Attention Supports Verbal Short-Term Memory via
8 Competition between Dorsal and Ventral Attention Networks. *Cereb Cortex*. 2012;22(5):1086-
9 1097. doi:10.1093/cercor/bhr174
- 10 8. Majerus S, Péters F, Bouffier M, Cowan N, Phillips C. The Dorsal Attention Network Reflects
11 Both Encoding Load and Top-down Control during Working Memory. *J Cogn Neurosci*.
12 2018;30(2):144-159. doi:10.1162/jocn_a_01195
- 13 9. Kurth S, Majerus S, Bastin C, et al. Effects of aging on task- and stimulus-related cerebral
14 attention networks. *Neurobiol Aging*. 2016;44:85-95.
15 doi:10.1016/j.neurobiolaging.2016.04.015
- 16 10. Engle RW, Kane MJ. Executive Attention, Working Memory Capacity, and a Two-Factor Theory
17 of Cognitive Control. *Psychol Learn Motiv - Adv Res Theory*. 2004;44:145-199.
18 doi:10.1016/S0079-7421(03)44005-X
- 19 11. Cowan N, Elliott EM, Scott Saults J, et al. On the capacity of attention: Its estimation and its
20 role in working memory and cognitive aptitudes. *Cogn Psychol*. 2005;51(1):42-100.
21 doi:10.1016/j.cogpsych.2004.12.001
- 22 12. Corbetta M, Shulman GL. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain.
23 *Nat Rev Neurosci*. 2002;3(3):201-215. doi:10.1038/nrn755
- 24 13. Camos V, Johnson M, Loaiza V, Portrat S, Souza A, Vergauwe E. What is attentional refreshing
25 in working memory? *Ann N Y Acad Sci*. March 2018. doi:10.1111/nyas.13616
- 26 14. Oberauer K, Souza AS. How fast can people refresh and rehearse information in working
27 memory? *Mem Cognit*. 2020;48(8):1442-1459. doi:10.3758/s13421-020-01062-0
- 28 15. Vergauwe E, Camos V, Barrouillet P. The impact of storage on processing: How is information
29 maintained in working memory? *J Exp Psychol Learn Mem Cogn*. 2014;40(4):1072-1095.
30 doi:10.1037/a0035779
- 31 16. Raye CL, Johnson MK, Mitchell KJ, Reeder JA, Greene EJ. Neuroimaging a Single Thought:
32 Dorsolateral PFC Activity Associated with Refreshing Just-Activated Information. *Neuroimage*.
33 2002;15(2):447-453. doi:10.1006/nimg.2001.0983
- 34 17. Majerus S, D'Argembeau A, Martinez Perez T, et al. The Commonality of Neural Networks for
35 Verbal and Visual Short-term Memory. *J Cogn Neurosci*. 2010;22(11):2570-2593.
36 doi:10.1162/jocn.2009.21378
- 37 18. Majerus S, Cowan N, Péters F, Van Calster L, Phillips C, Schrouff J. Cross-Modal Decoding of
38 Neural Patterns Associated with Working Memory: Evidence for Attention-Based Accounts of
39 Working Memory. *Cereb Cortex*. 2016;26(1):166-179. doi:10.1093/cercor/bhu189
- 40 19. Raye CL, Johnson MK, Mitchell KJ, Greene EJ, Johnson MR. Refreshing : a Minimal Executive
41 Function. *Cortex*. 2007;43:135-145. doi:10.1016/S0010-9452(08)70451-9
- 42 20. Johnson MK, Raye CL, Mitchell KJ, Greene EJ, Cunningham WA, Sanislow CA. Using fMRI to

- 1 investigate a component process of reflection: Prefrontal correlates of refreshing a just-
 2 activated representation. *Cogn Affect Behav Neurosci.* 2005;5(3):339-361.
 3 doi:10.3758/CABN.5.3.339
- 4 21. Johnson MR, Mitchell KJ, Raye CL, D'Esposito M, Johnson MK. A Brief Thought Can Modulate
 5 Activity in Extrastriate Visual Areas: Top-Down Effects of Refreshing Just-Seen Visual Stimuli.
 6 *Neuroimage.* 2007;37(1):290-299.
- 7 22. Cohen JD, Perlstein WM, Braver TS, et al. Temporal dynamics of brain activation during a
 8 working memory task. *Nature.* 1997;386(6625):604-608. doi:10.1038/386604a0
- 9 23. Jha AP, McCarthy G. The Influence of Memory Load Upon Delay-Interval Activity in a Working-
 10 Memory Task: An Event-Related Functional MRI Study. *J Cogn Neurosci.* 2000;12(supplement
 11 2):90-105. doi:10.1162/089892900564091
- 12 24. Foster NEV, Halpern AR, Zatorre RJ. Common parietal activation in musical mental
 13 transformations across pitch and time. *Neuroimage.* 2013;75:27-35.
 14 doi:10.1016/j.neuroimage.2013.02.044
- 15 25. Vergauwe E, Hartstra E, Barrouillet P, Brass M. Domain-general involvement of the posterior
 16 frontolateral cortex in time-based resource-sharing in working memory: An fMRI study.
 17 *Neuroimage.* 2015;115:104-116. doi:10.1016/j.neuroimage.2015.04.059
- 18 26. Jha AP. Tracking the time-course of attentional involvement in spatial working memory: an
 19 event-related potential investigation. *Cogn Brain Res.* 2002;15(1):61-69. doi:10.1016/S0926-
 20 6410(02)00216-1
- 21 27. Johnson MR, McCarthy G, Muller KA, Brudner SN, Johnson MK. Electrophysiological Correlates
 22 of Refreshing: Event-related Potentials Associated with Directing Reflective Attention to Face,
 23 Scene, or Word Representations. *J Cogn Neurosci.* 2015;27(9):1823-1839.
 24 doi:10.1162/jocn_a_00823
- 25 28. Vergauwe E, Price M, Douglas A, Henry F, Cowan N, Johnson JD. Using EEG to decode the
 26 content of the focus of attention in a complex span task: Can we find evidence for
 27 spontaneous refreshing? In: *VIIIth European Working Memory Symposium.* Liège, Belgium;
 28 2016.
- 29 29. Kuo B-C, Stokes MG, Nobre AC. Attention Modulates Maintenance of Representations in
 30 Visual Short-term Memory. *J Cogn Neurosci.* 2012;24(1):51-60. doi:10.1162/jocn_a_00087
- 31 30. Vogel EK, Machizawa MG. Neural activity predicts individual differences in visual working
 32 memory capacity. *Nature.* 2004;428(6984):748-751. doi:10.1038/nature02447
- 33 31. Lefebvre C, Vachon F, Grimault S, et al. Distinct electrophysiological indices of maintenance in
 34 auditory and visual short-term memory. *Neuropsychologia.* 2013;51(13):2939-2952.
 35 doi:10.1016/j.neuropsychologia.2013.08.003
- 36 32. Camos V, Portrat S. The impact of cognitive load on delayed recall. *Psychon Bull Rev.*
 37 2015;22(4):1029-1034. doi:10.3758/s13423-014-0772-5
- 38 33. Khader PH, Jost K, Ranganath C, Rösler F. Theta and alpha oscillations during working-memory
 39 maintenance predict successful long-term memory encoding. *Neurosci Lett.* 2010;468(3):339-
 40 343. doi:10.1016/j.neulet.2009.11.028
- 41 34. Bonnefond M, Jensen O. Alpha Oscillations Serve to Protect Working Memory Maintenance
 42 against Anticipated Distracters. *Curr Biol.* 2012;22(20):1969-1974.
 43 doi:10.1016/j.cub.2012.08.029

- 1 35. Lisman JE, Jensen O. The Theta-Gamma Neural Code. *Neuron*. 2013;77(6):1002-1016.
2 doi:10.1016/j.neuron.2013.03.007
- 3 36. Deiber M-P, Missonnier P, Bertrand O, et al. Distinction between Perceptual and Attentional
4 Processing in Working Memory Tasks: A Study of Phase-locked and Induced Oscillatory Brain
5 Dynamics. *J Cogn Neurosci*. 2007;19(1):158-172. doi:10.1162/jocn.2007.19.1.158
- 6 37. Tallon-Baudry C, Kreiter A, Bertrand O. Sustained and transient oscillatory responses in the
7 gamma and beta bands in a visual short-term memory task in humans. *Vis Neurosci*.
8 1999;16(3):449-459. doi:10.1017/S0952523899163065
- 9 38. Tallon-Baudry C, Bertrand O, Peronnet F, Pernier J. Induced γ -Band Activity during the Delay
10 of a Visual Short-Term Memory Task in Humans. *J Neurosci*. 1998;18(11):4244-4254.
11 doi:10.1523/JNEUROSCI.18-11-04244.1998
- 12 39. Portrat S, Lemaire B. Is Attentional Refreshing in Working Memory Sequential? A
13 Computational Modeling Approach. *Cognit Comput*. 2015;7(3):333-345. doi:10.1007/s12559-
14 014-9294-8
- 15 40. Loaiza VM, Souza AS. Is refreshing in working memory impaired in older age? Evidence from
16 the retro-cue paradigm. *Ann N Y Acad Sci*. 2018;1424(1):175-189. doi:10.1111/nyas.13623
- 17 41. Schaapsmeeders P, Maaijwee NAM, van Dijk EJ, et al. Long-Term Cognitive Impairment After
18 First-Ever Ischemic Stroke in Young Adults. *Stroke*. 2013;44(6):1621-1628.
19 doi:10.1161/STROKEAHA.111.000792
- 20 42. Mcallister TW, Flashman LA, Sparling MB, Saykin AJ. Working memory deficits after traumatic
21 brain injury: catecholaminergic mechanisms and prospects for treatment — a review. *Brain*
22 *Inj*. 2004;18(4):331-350. doi:10.1080/02699050310001617370
- 23 43. Barrouillet P, Gavens N, Vergauwe E, Gaillard V, Camos V. Working memory span
24 development: A time-based resource-sharing model account. *Dev Psychol*. 2009;45(2):477-
25 490. doi:10.1037/a0014615
- 26 44. Majerus S. Verbal working memory and the phonological buffer: The question of serial order.
27 *Cortex*. 2019;112:122-133. doi:10.1016/j.cortex.2018.04.016
- 28
- 29
- 30