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

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

▶ **To cite this version:**

Lison Fanuel, Gabriel Jarjat, Maximilien Labaronne, Pascal Hot, Barbara Tillmann, et al.. Attention et maintien en mémoire de travail : une revue des données neurophysiologiques. Revue de neuropsychologie, 2021, 10.1684/nrp.2021.0681 . hal-03844149

HAL Id: hal-03844149
https://hal.science/hal-03844149

Submitted on 8 Nov 2022

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.

Article de synthèse

Rev Neuropsychol

2021 ; 13 (3) : 171-80

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

Attention and maintenance in working memory: a review of the neurophysiological literature

Lison Fanuel[1,2,3], Gabriel Jarjat[1,4], Maximilien Labaronne[1], Pascal Hot[4], Barbara Tillmann[2,3], Sophie Portrat[4], Gaën Plancher[1]

[1] Université Lumière Lyon 2, Laboratoire d'étude des mécanismes cognitifs, Bron, France

[2] Centre de recherche en neurosciences de Lyon, CRNL, CNRS-UMR 5292, Inserm U1028, F-69000, Lyon, France

[3] Université Lyon 1, Lyon, France <Gaen.Plancher@univ-lyon2.fr>

[4] Université Savoie Mont-Blanc, Université Grenoble Alpes, CNRS, LPNC, Grenoble, France

Pour citer cet article : Fanuel L, Jarjat G, Labaronne M, Hot P, Tillmann B, Portrat S, Plancher G. Attention et maintien en mémoire de travail : une revue des données neurophysiologiques. *Rev Neuropsychol* 2021 ; 13 (3) : 171-80 doi:10.1684/nrp.2021.0681

Résumé

De nombreux modèles théoriques s'accordent sur un rôle central de l'attention en mémoire de travail, qui interviendrait à la fois lors des activités de traitement et de maintien de l'information. En particulier, le maintien en mémoire de travail pourrait reposer sur le mécanisme de rafraîchissement attentionnel. L'objectif du présent article est d'examiner les apports des approches neuroscientifiques pour clarifier l'existence et le fonctionnement d'un tel mécanisme. Les études en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle ont permis de montrer l'activation de régions cérébrales spécifiques lors du rafraîchissement. Elles confortent l'hypothèse d'un mécanisme impliqué dans le maintien d'informations de différentes natures, qui permettrait la réactivation des propriétés sensorielles des traces mnésiques. Les études électrophysiologiques mettent en évidence, quant à elles, une relation étroite entre maintien en mémoire de travail et attention et contribuent à décrire le décours temporel du rafraîchissement. Ces études sont en accord avec un mécanisme de maintien présentant les caractéristiques fonctionnelles attribuées au mécanisme de rafraîchissement attentionnel : un mécanisme permettant de maintenir des informations indépendamment de leur nature verbale ou visuelle ou de la modalité sensorielle de présentation et reposant sur l'attention.

Mots clés : mémoire de travail • attention • maintien • neurophysiologie • électrophysiologie

Abstract

An abundance of theoretical models concur that attention plays a central role in working memory, for both information processing and maintenance. Specifically, it has been suggested that maintenance in working memory depends on attentional refreshing, the mechanics and precise functioning of which are not well understood. The present article reviews the contributions made by neurophysiological studies to this understanding. Functional Magnetic Resonance Imaging (fMRI) studies have shown that specific cerebral structures are activated during refreshing. Moreover, fMRI data support the hypothesis of a mechanism involved in the maintenance of different types of information that trigger the reactivation of sensorial properties of memory traces, and furthermore offer insights into three potentially distinct components of refreshing: initiation, serial order maintenance processes, and refreshing per se. Electrophysiological studies demonstrate that a close relationship exists between attention and maintenance in working memory and contribute to an understanding of time steps involved in attentional refreshing. The reviewed studies support the existence of a maintenance mechanism that is based on attention and that has the functional properties attributed to attentional refreshing, allowing for the maintenance of information regardless of type (verbal or visual) or the sensorial modality being presented.

Key words: working memory • attention • maintenance • neurophysiology • electrophysiology

doi: 10.1684/nrp.2021.0681

Correspondance :
L. Fanuel

© John Libbey Eurotext, 2021

Tirés à part auteur

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

Actuellement, la plupart des modèles proposés pour décrire le fonctionnement de la mémoire de travail attribuent un rôle central à l'attention [5, 6]. Par exemple, des travaux récents visent à définir les sous-composantes attentionnelles impliquées en mémoire de travail (*e.g.*, [7-9]). Dans ces recherches, deux aspects attentionnels sont distingués en particulier. D'un côté, le contrôle attentionnel, décrit par Engle et Kane [10], correspond à un processus *top-down* et implique l'orientation attentionnelle sur le stimulus en fonction des demandes de la tâche et la manipulation de l'information en mémoire de travail. D'un autre côté, le focus attentionnel (ou « scope attentionnel »), proposé par Cowan (*e.g.*, [11]), correspond à la capacité à être conscient d'un nombre limité d'informations à un moment donné. Cette capacité est *bottom-up* dans le sens où ce sont les stimuli eux-mêmes qui captent l'attention. Ces différents processus sont vus comme distincts, notamment parce qu'ils seraient pris en charge par deux réseaux cérébraux indépendants [7, 8], un réseau dorsal attentionnel et un réseau ventral attentionnel [12] et ils seraient différemment affectés par le vieillissement [9].

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

Il est important de noter que des questions quant au fonctionnement précis du mécanisme de rafraîchissement attentionnel sont toujours en suspens (voir [13] pour une revue). Par exemple, comme évoqué précédemment, il existe un débat concernant la vitesse du rafraîchissement avec certains auteurs suggérant qu'il pourrait opérer en 50 m/s environ, le plaçant ainsi en dehors du champ de la conscience, et d'autres soutenant une vitesse de l'ordre de quelques centaines de millisecondes. De plus, le caractère volontaire de la mise en œuvre d'un rafraîchissement attentionnel n'est pas clairement établi. On peut cependant supposer que le rafraîchissement nécessite une composante contrôlée (*top-down*) dans le cas où le participant décide lui-même de le mettre en place, et une composante davantage dirigée par l'environnement (*bottom-up*), où les stimuli à mémoriser guideraient le déroulement de la stratégie [7].

Dans une démarche d'évaluation neuropsychologique plus exhaustive du fonctionnement de la mémoire de travail, il pourrait être pertinent d'intégrer des tests de l'efficacité du rafraîchissement attentionnel pour les pathologies associées à des déficits de mémoire de travail. Pour cela, il est cependant nécessaire de bien comprendre ce mécanisme et ses caractéristiques. Jusqu'à présent, la majorité des études dédiées au rafraîchissement sont des études comportementales (voir [13] pour une revue). Cependant, les techniques de mesures neurophysiologiques permettent également de mieux comprendre les processus impliqués dans le maintien en mémoire de travail et contribuent à tester les hypothèses théoriques concernant les propriétés fonctionnelles du mécanisme de rafraîchissement attentionnel. Ainsi, la présente revue de littérature propose une synthèse des arguments issus des études neurophysiologiques qui soutiennent l'hypothèse de l'implication du mécanisme de rafraîchissement attentionnel dans le maintien en mémoire de travail. Des études utilisant l'imagerie

© John Libbey Eurotext, 2021

par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) ont permis d'étudier les régions cérébrales impliquées dans les tâches créées pour étudier le rafraîchissement attentionnel. Les mesures électrophysiologiques, grâce à leur excellente précision temporelle, participent quant à elles à l'identification du décours temporel du mécanisme de rafraîchissement.

Corrélats neuronaux du rafraîchissement attentionnel : études en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf)

Les études en IRMf offrent un cadre méthodologique pertinent pour examiner la question de la place du rafraîchissement attentionnel dans la mémoire de travail car elles permettent de :

(i) montrer l'implication des réseaux attentionnels dans le maintien en mémoire de travail ;

(ii) rechercher l'existence d'un substrat anatomique spécifique au rafraîchissement ;

(iii) déterminer l'existence d'un réseau spécifique ou commun au maintien d'informations de différentes natures ;

(iv) tester si le rafraîchissement permet de réactiver les propriétés perceptives, modalité spécifique, des traces mnésiques.

Implication des réseaux neuronaux attentionnels dans le maintien en mémoire

Pour étudier les régions cérébrales impliquées dans le maintien en mémoire de travail, Majerus *et al.* [17] ont utilisé un paradigme de reconnaissance à court terme. Des séries de quatre non-mots ou visages étaient présentées à l'écran, suivies d'un intervalle de rétention et d'une tâche de reconnaissance. Au début de l'essai, 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 temporales supérieures gauche et l'aire fusiforme), un réseau neuronal fronto-pariétal incluant les aires motrices supplémentaires, les gyri frontaux moyens, les sillons antérieurs intra-pariétaux et le précuneus semble être 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 du type de 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.

Le maintien en mémoire de travail d'informations visuelles et verbales semble solliciter les mêmes régions cérébrales : un réseau fronto-pariétal, centré autour des sillons intra-pariétaux [17]. Pour identifier les patterns d'activité cérébrale communs lors du maintien d'informations visuelles et verbales avec davantage de sensibilité et mesurer le degré de concordance entre ces patterns, Majerus *et al.* [18] ont utilisé une analyse de patterns multivariés (MVPA) 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). Le coût mnésique correspond au nombre d'informations à maintenir en mémoire. 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 l'algorithme entraîné à classer les essais de la tâche visuelle pouvait être transféré aux essais de la tâche verbale et sur quels patterns d'activation 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 d'informations [12] incluant les sillons intra-pariétaux, est impliqué dans le maintien d'informations verbales et visuospatiales.

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

Les propositions théoriques et études comportementales suggèrent que le rafraîchissement attentionnel est un mécanisme spécifique et distinct de la répétition subvocale [13]. Des travaux en neuro-imagerie vont également dans le sens de cette hypothèse. En particulier, Raye *et al.* [19] ont cherché à identifier les régions impliquées dans le rafraîchissement attentionnel en utilisant un paradigme expérimental d'instruction explicite de rafraîchissement [16, 19-21]. 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. Raye *et al.* [19] 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.*,

© John Libbey Eurotext, 2021

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 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 ayant lieu dans la condition contrôle. Selon les auteurs, 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 [19]. 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 l'observation d'activations de régions cérébrales spécifiques au traitement d'un certain type d'informations ([17], *i.e.*, gyrus fusiforme pour la mémorisation de visage, aire de Broca pour la mémorisation de mots ou non-mots [22]) concomitante à des activations cérébrales ne dépendant pas de la nature verbale ou non de l'information. En ce qui concerne le rafraîchissement attentionnel, ces études en imagerie fonctionnelle soutiennent l'hypothèse de l'existence d'un mécanisme de maintien unique reposant, au moins en partie, sur un réseau neural spécifique et distinct de celui impliqué dans la répétition subvocale.

Un réseau neural commun au maintien d'informations de différentes natures présentées visuellement

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

D'autres études utilisant des paradigmes de mémoire de travail (*n-back,* reconnaissance à court terme) suggèrent que le maintien attentionnel en mémoire de travail implique une activation de régions corticales frontales ainsi que des régions spécifiques à la nature du matériel à mémoriser. Cette propriété a également été observée à travers un paradigme de *n-back* au sein duquel des stimuli de nature verbale (des lettres ou des chiffres par exemple) sont présentés successivement et les participants doivent indiquer si le stimulus actuel est identique à celui présenté *n* positions auparavant. D'après les auteurs, la manipulation de la valeur de *n* permet de varier le coût mnésique, c'est-à-dire le nombre d'informations à maintenir en mémoire [22]. 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, connue pour son rôle dans la production du langage, et des régions pariétales postérieures [22]. Ces résultats suggèrent une implication des réseaux neuraux spécifiques 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. Toutefois, la tâche de *n-back* ne permet pas de distinguer spécifiquement 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, [23]). La manipulation de la valeur de *n* dans une tâche de *n-back* ne correspond donc pas uniquement à une manipulation du coût mnésique de la tâche. 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.

Comme décrit précédemment (voir section *Implication des réseaux neuraux attentionnels dans le maintien en mémoire*), le maintien d'informations verbales et visuelles s'appuie sur le réseau attentionnel dorsal, incluant les sillons intra-pariétaux [17]. 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 [23]. Lorsque les informations visuelles sont présentées séquentiellement, alors le coût mnésique module l'activité des sillons intra-pariétaux [18]. En revanche, lorsque la présentation est simultanée, le coût mnésique ne module pas l'activité des sillons intra-pariétaux [23]. Au-delà du maintien d'informations visuelles, les sillons intra-pariétaux semblent également impliqués dans la manipulation d'informations auditives (*e.g.*, mélodies) telles que les transformations mentales de la hauteur des notes et dans le maintien de l'ordre de présentation des notes [24]. Les activités de comparaison et de transformation de mélodies requièrent un maintien de l'ordre des informations en mémoire de travail. L'implication des sillons intra-pariétaux

© John Libbey Eurotext, 2021

observée par Zatorre *et al.* [24] pourrait donc refléter le maintien de l'ordre des notes. Ces observations confortent l'hypothèse de Majerus [17] selon laquelle l'implication du sillon intra-pariétal reflèterait le maintien de l'ordre sériel des informations visuelles plutôt que le maintien des items eux-mêmes.

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

L'ensemble de ces résultats conforte l'existence d'un réseau fronto-pariétal sous-jacent au maintien en mémoire de travail. L'activation de ce réseau semble indépendante de la nature des informations à maintenir [16, 19-21, 24, 25] bien qu'elle puisse avoir lieu de façon concomitante à l'activation de régions modalité spécifique [17, 22]. La modulation des régions frontales et pariétales par le coût mnésique [22] et leur implication dans le maintien d'informations de différentes natures [16, 19-21, 25] suggère un rôle de ces régions dans la répartition des ressources attentionnelles associées au maintien en mémoire de travail. Les régions pariétales seraient quant à elles plutôt impliquées dans les mécanismes de maintien de l'ordre des informations [17, 18, 24]. L'implication de deux réseaux neuraux distincts dans les processus de maintien des items et le maintien de l'ordre pourrait laisser penser qu'il existe également deux composantes du rafraîchissement attentionnel, l'une impliquée dans la répartition des ressources attentionnelles l'autre dans le maintien de l'ordre des informations.

Le rafraîchissement permet de réactiver les propriétés perceptives, modalité-spécifique, des traces mnésiques

Pour aller plus loin dans la compréhension du mécanisme de rafraîchissement attentionnel, Johnson *et al.* [21] 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 de 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 et le gyrus parahippocampique pour les scènes). 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. Ces résultats sont en accord avec l'activation de réseaux neuronaux spécifiques, dépendants de la nature des informations à mémoriser. Par exemple, le gyrus fusiforme est activé lors de la mémorisation de visages tandis que l'aire de Broca l'est lors de la mémorisation de mots ou de non-mots ([17, 22]). Ces activations spécifiques à la nature des informations à mémoriser sont concomitantes à celle d'un réseau commun, indépendant de la nature des informations. Ce réseau commun pourrait refléter un mécanisme de maintien attentionnel et amodal de l'information permettant de placer les informations dans le focus attentionnel [18].

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. Elle étaye la description du rafraîchissement attentionnel comme une fonction exécutive minimale permettant de maintenir actives les informations qui ne sont plus perceptivement présentes [19] en les replaçant dans le focus attentionnel [5, 6, 16]. 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 est composé de 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 [19]. Ensemble, les travaux en IRMf suggèrent trois composantes distinctes (*figure 1*) :

(1) une première composante, qui pourrait correspondre à l'initiation du rafraîchissement [19] impliquée dans l'allocation des ressources attentionnelles et sous-tendue par les régions frontales ;

(2) une deuxième composante qui jouerait un rôle dans le maintien de l'ordre des informations et reposerait sur les sillons intra-pariétaux [17, 18][1] ;

[1] À 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,

© John Libbey Eurotext, 2021

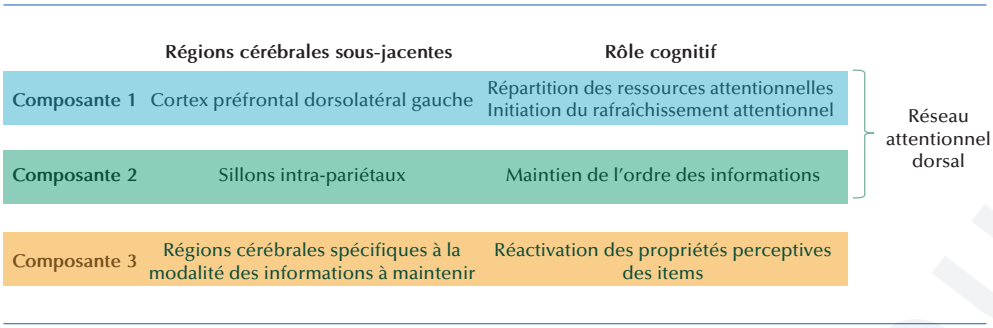

Figure 1. Régions cérébrales impliquées dans le rafraîchissement attentionnel et leurs rôles cognitifs.

(3) une troisième composante sollicitant les régions cérébrales spécifiques à la modalité des informations à maintenir [17, 21, 22] et qui pourrait sous-tendre la réactivation des propriétés perceptives des items.

Le décours temporel de ces différentes composantes est en revanche encore peu clair et bénéficierait de méthodes d'investigation permettant une résolution temporelle plus fine.

Étude du décours temporel du rafraîchissement attentionnel : études électrophysiologiques

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

Attention et maintien en mémoire de travail partagent des corrélats électrophysiologiques

Comme les études en imagerie par résonnance magnétique fonctionnelle, des études électrophysiologiques suggèrent que le maintien en mémoire de travail repose sur des structures neurales impliquées dans les mécanismes attentionnels [17]. Dans une tâche de reconnaissance en mémoire visuelle à court-terme, Jha [26] 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. La réponse électrophysiologique précoce (*i.e.*, P1 et N1, déflections positive et négative, respectivement, dont le maximum d'amplitude apparaît environ 100 millisecondes post-stimulus) reflétant l'orientation de l'attention était plus ample lorsqu'elle était évoquée par les indices spatiaux congruents plutôt 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 [26]. 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 minimiser la charge mnésique et de distinguer les processus attentionnels des processus de mémoire de travail, dans une seconde expérience les participants avaient pour consigne d'orienter leur attention vers la position spatiale du premier item (*vs.* mémoriser la position spatiale) et 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 (*i.e.*, présente sur une surface plus étendue) de la composante 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 que le déplacement volontaire de l'attention et le maintien d'informations spatiales reposent sur des corrélats électrophysiologiques communs.

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).

© John Libbey Eurotext, 2021

Lors du maintien d'informations visuelles, l'amplitude d'une composante évoquée temporellement contrainte (*time-locked*) 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 [29, 30]. La *Controlateral Delayed Activity* pourrait donc refléter le maintien d'informations visuelles en mémoire de travail [30]. La présence d'un rétro-indice indiquant l'item à maintenir réduit l'amplitude de cette composante [29]. 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 [29], confortant l'hypothèse d'un rôle de l'allocation des ressources attentionnelles dans le maintien en mémoire de travail.

Décours temporel du rafraîchissement

Deux sous-processus distincts

Dans la lignée de leurs travaux utilisant l'IRMf qui ont décrit les structures cérébrales impliquées lors de consignes de rafraîchissement attentionnel explicite [20, 21], Johnson *et al.* [27] ont étudié 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. Durant les 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 et proposée comme reflétant l'orientation de l'attention. La composante observée par Johnson *et al.* [27] est maximale dans les régions frontales, régions par ailleurs identifiées comme jouant un rôle dans le maintien attentionnel en mémoire de travail [16, 19-21]. 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. En accord avec les travaux en imagerie fonctionnelle mettant en évidence un rôle des régions impliquées dans les mécanismes attentionnels dans le rafraîchissement ([16, 19-21]), ces résultats soutiennent l'hypothèse d'une initiation du rafraîchissement reposant sur la distribution des ressources attentionnelles.

D'après Johnson *et al.* [27], la seconde composante ressemble à une activité identifiée comme associée à l'attention perceptive (*Late Directing Attention Positivity*). L'émergence de cette composante 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 (*i.e.*, le gyrus fusiforme pour les visages et le gyrus parahippocampique pour les scènes [21], cette composante pourrait refléter le recours à un mécanisme visuel pour le maintien d'informations visuelles. Cette hypothèse 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 [31]. 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 Controlateral Negativity* (ou Controlateral Delay Activity, [30]) apparaît durant le délai de rétention dans les régions postérieures controlatérales à l'hémichamp de présentation (*e.g.*, [30, 31]). Lors de la présentation d'informations auditives, la *Sustained Anterior Negativity* apparaît dans les régions fronto-centrales [31]. 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 *Controlateral 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 [19]. 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'information (*e.g.*, visage, scène).

Décoder le contenu du focus attentionnel pendant le maintien

Les travaux de Johnson *et al.* [27] se sont intéressés au rafraîchissement attentionnel d'informations visuelles avec instruction explicite de rafraîchissement. Vergauwe *et al.* [28] ont, quant à eux, étudié la dynamique du rafraîchissement attentionnel implicite, sans instruction favorisant son utilisation, au cours d'une tâche d'empan complexe. L'objectif de l'étude de Vergauwe *et al.* était de décoder le contenu du focus attentionnel au cours de la tâche en utilisant la technique MVPA avec des données

© John Libbey Eurotext, 2021

électrophysiologiques. Dans la première phase de l'étude, l'activité électrophysiologique était enregistrée pour chaque participant durant le maintien de lettres et de formes constituées 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 [5]. 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 [15]. Il semble toutefois important de souligner que le rafraîchissement attentionnel et la répétition subvocale peuvent tous deux être utilisés pour le maintien d'informations verbales, ne permettant pas de s'assurer d'une mesure spécifique du rafraîchissement attentionnel dans cette étude.

Vers l'identification des corrélats électrophysiologiques du rafraîchissement : le rôle des oscillations neurales ?

Comme nous l'avons vu, 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 même réseau neuronal [26]. De plus, l'orientation de l'attention sur les informations à mémoriser module un marqueur électrophysiologique du maintien d'informations visuelles [29]. L'excellent décours temporel de l'électroencéphalographie a permis aux études centrées sur le rafraîchissement attentionnel de 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* [27].

Il est intéressant de noter qu'au-delà du maintien en mémoire de travail, le rafraîchissement attentionnel serait aussi impliqué dans la construction de traces mnésiques à long terme, et ce contrairement à la répétition subvocale [32]. Khader *et al.* ont également étudié le lien entre le maintien en mémoire de travail et la formation de la trace mnésique à long terme [33] grâce à des mesures électrophysiologiques centrées sur les oscillations neurales. 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, suggérant que l'activité électrophysiologique observée lors du maintien en mémoire de travail reflète également la construction des traces en mémoire à long terme. Tandis que l'augmentation de la puissance des oscillations alpha pendant le maintien en mémoire de travail est associée à la prévention contre l'interférence [34], les oscillations thêta seraient quant à elles impliquées dans les mécanismes de maintien [35]. D'après le modèle du code neural thêta-gamma [35], 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 permettraient la communication entre les différentes régions cérébrales impliquées dans le maintien et, en ce sens, pourraient être impliquées dans le maintien en mémoire de travail. Le rôle attribué au rafraîchissement dans la construction de traces mnésiques à long terme [32], d'une part, et le lien étroit entre les oscillations thêta et la formation de traces mnésiques à long terme [33], d'autre part, suggèrent une implication spécifique des oscillations thêta dans le rafraîchissement attentionnel.

Les études en électrophysiologie ouvrent de nouvelles pistes d'investigation. Les oscillations thêta semblent en particulier jouer un rôle dans le maintien en mémoire de travail [35], qui pourrait être lié au 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 [36, 37]. 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 [38]. 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 al.* [37] 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 [36]. 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.

© John Libbey Eurotext, 2021

Conclusion

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

De nombreuses questions concernant les propriétés fonctionnelles du rafraîchissement restent encore en suspens [13]. Le décours temporel du rafraîchissement de plusieurs informations reste également mal compris : le rafraîchissement attentionnel de plusieurs informations se fait-il de manière sérielle (un item après l'autre, *e.g.*, [15]), simultanée (tous les items pouvant être contenus dans le focus attentionnel en même temps), ou rafraîchit-on d'abord l'item le moins activé ou plutôt la dernière information perçue [39], le rafraîchissement de l'ordre est-il distinct du rafraîchissement des items en tant que tels ? Toutefois, les connaissances issues des études neurophysiologiques apportent un nouvel éclairage sur les résultats issus d'études comportementales. Par exemple, les travaux mettant en avant deux sous-composantes du rafraîchissement attentionnel ont apporté une perspective nouvelle à l'étude de l'altération du rafraîchissement dans le vieillissement. En particulier, l'utilisation de paradigmes de rétro-indiçage permet d'étudier l'altération du rafraîchissement attentionnel chez les adultes âgés (*e.g.*, [40]) tout en compensant une possible altération de son initiation. Dans une perspective neuropsychologique, il serait intéressant d'étendre l'étude du rafraîchissement attentionnel à différentes populations. Par exemple, au vieillissement pathologique avec notamment les démences de type Alzheimer, pour lesquelles des atteintes attentionnelles et exécutives précoces sont généralement observées [2]. De même, un déficit de la mémoire de travail se retrouve au premier plan des atteintes cognitives issues d'un accident vasculaire cérébral [41] et d'un traumatisme crânien [42]. L'étude du rafraîchissement attentionnel devrait donc s'avérer pertinente chez ces populations. Par ailleurs, des recherches se sont intéressées au lien entre rafraîchissement attentionnel et développement de la mémoire de travail au cours de l'enfance [43]. Dans le futur une étude spécifique du fonctionnement du rafraîchissement dans le cadre de troubles développementaux tels que les troubles déficitaires d'attention avec ou sans hyperactivité semble également pertinente au regard des déficits de mémoire de travail qui lui sont associés. Les techniques neurophysiologiques pourraient contribuer à répondre à ces questions grâce à leur résolution temporelle qui permet de mesurer avec précision le décours du mécanisme de rafraîchissement attentionnel. ■

Liens d'intérêt

les auteurs déclarent ne pas avoir de lien d'intérêt en rapport avec cet article.

Références

1. Majerus S. Le rôle de la mémoire de travail dans les apprentissages et leurs troubles. *Approch Neuropsychol Apprentissages Enfant* 2017 ; 149 : 415-21.
2. Stopford CL, Thompson JC, Neary D, Richardson AMT, Snowden JS. Working memory, attention and executive function in Alzheimer's disease and frontotemporal dementia. *Cortex* 2012 ; 48(4) : 429-46.
3. Baddeley AD, Hitch GJ. Working memory. In : Bower GH, éd. *Recent advances in learning and motivation*. New York : Academic Press, 1974.
4. Majerus S. L'évaluation de la mémoire à court terme. In : Seron X, Van der Linden M, éds. *Traité de neuropsychologie clinique. 2e éd.* Paris : Solal-DeBoeck, 2014.
5. Barrouillet P, Camos V. The time-based resource-sharing model of working memory. *Cogn Neurosci Work Mem* 2007 ; 455 : 59-80.
6. Cowan N. An embedded-processes model of working memory. In : Miyake A, Shah P, éds. *Models of working memory: mechanisms of active maintenance and executive control*. New York : Cambridge University Press, 1999.
7. Majerus S, Attout L, D'Argembeau A, *et al*. Attention supports verbal short-term memory *via* competition between dorsal and ventral attention networks. *Cereb Cortex* 2012 ; 22(5) : 1086-97.
8. Majerus S, Péters F, Bouffier M, Cowan N, Phillips C. The dorsal attention network reflects both encoding load and top-down control during working memory. *J Cogn Neurosci* 2018 ; 30(2) : 144-59.
9. Kurth S, Majerus S, Bastin C, *et al*. Effects of aging on task- and stimulus-related cerebral attention networks. *Neurobiol Aging* 2016 ; 44 : 85-95.
10. Engle RW, Kane MJ. Executive attention, working memory capacity and a two-factor theory of cognitive control. *Psychol Learn Motiv* 2004 ; 44 : 145-99.
11. Cowan N, Elliott EM, Scott Saults J, *et al*. On the capacity of attention: its estimation and its role in working memory and cognitive aptitudes. *Cogn Psychol* 2005 ; 51(1) : 42-100.
12. Corbetta M, Shulman GL. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci* 2002 ; 3(3) : 201-15.
13. Camos V, Johnson M, Loaiza V, Portrat S, Souza A, Vergauwe E. What is attentional refreshing in working memory? *Ann N Y Acad Sci* 2018 ; 1424(1) : 19-32.
14. Oberauer K, Souza AS. How fast can people refresh and rehearse information in working memory? *Mem Cognit* 2020 ; 48(8) : 1442-59.
15. Vergauwe E, Camos V, Barrouillet P. The impact of storage on processing: how is information maintained in working memory? *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 2014 ; 40(4) : 1072-95.
16. Raye CL, Johnson MK, Mitchell KJ, Reeder JA, Greene EJ. Neuroimaging a single thought: dorsolateral PFC activity associated with refreshing just-activated information. *Neuroimage* 2002 ; 15(2) : 447-53.

© John Libbey Eurotext, 2021

17. Majerus S, D'Argembeau A, Martinez Perez T, *et al*. The commonality of neural networks for verbal and visual short-term memory. *J Cogn Neurosci* 2010 ; 22(11) : 2570-93.
18. Majerus S, Cowan N, Péters F, Van Calster L, Phillips C, Schrouff J. Cross-modal decoding of neural patterns associated with working memory: evidence for attention-based accounts of working memory. *Cereb Cortex* 2016 ; 26(1) : 166-79.
19. Raye CL, Johnson MK, Mitchell KJ, Greene EJ, Johnson MR. Refreshing: a minimal executive function. *Cortex* 2007 ; 43 : 135-45.
20. Johnson MK, Raye CL, Mitchell KJ, Greene EJ, Cunningham WA, Sanislow CA. Using fMRI to investigate a component process of reflection: prefrontal correlates of refreshing a just-activated representation. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2005 ; 5(3) : 339-61.
21. Johnson MR, Mitchell KJ, Raye CL, D'Esposito M, Johnson MK. A brief thought can modulate activity in extrastriate visual areas: top-down effects of refreshing just-seen visual stimuli. *Neuroimage* 2007 ; 37(1) : 290-9.
22. Cohen JD, Perlstein WM, Braver TS, *et al*. Temporal dynamics of brain activation during a working memory task. *Nature* 1997 ; 386(6625) : 604-8.
23. Jha AP, McCarthy G. The influence of memory load upon delay-interval activity in a working-memory task: an event-related functional MRI study. *J Cogn Neurosci* 2000 ; 12(supplement 2) : 90-105.
24. Foster NEV, Halpern AR, Zatorre RJ. Common parietal activation in musical mental transformations across pitch and time. *Neuroimage* 2013 ; 75 : 27-35.
25. Vergauwe E, Hartstra E, Barrouillet P, Brass M. Domain-general involvement of the posterior frontolateral cortex in time-based resource-sharing in working memory: An fMRI study. *Neuroimage* 2015 ; 115 : 104-16.
26. Jha AP. Tracking the time-course of attentional involvement in spatial working memory: an event-related potential investigation. *Cogn Brain Res* 2002 ; 15(1) : 61-9.
27. Johnson MR, McCarthy G, Muller KA, Brudner SN, Johnson MK. Electrophysiological correlates of refreshing: event-related potentials associated with directing reflective attention to face, scene, or word representations. *J Cogn Neurosci* 2015 ; 27(9) : 1823-39.
28. Vergauwe E, Price M, Douglas A, Henry F, Cowan N, Johnson JD. Using EEG to decode the content of the focus of attention in a complex span task: Can we find evidence for spontaneous refreshing? *VIIIth European Working Memory Symposium*. Liège, Belgium; 2016.
29. Kuo B-C, Stokes MG, Nobre AC. Attention modulates maintenance of representations in visual short-term memory. *J Cogn Neurosci* 2012 ; 24(1) : 51-60.
30. Vogel EK, Machizawa MG. Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature* 2004 ; 428(6984) : 748-51.
31. Lefebvre C, Vachon F, Grimault S, *et al*. Distinct electrophysiological indices of maintenance in auditory and visual short-term memory. *Neuropsychologia* 2013 ; 51(13) : 2939-52.
32. Camos V, Portrat S. The impact of cognitive load on delayed recall. *Psychon Bull Rev* 2015 ; 22(4) : 1029-34.
33. Khader PH, Jost K, Ranganath C, Rösler F. Theta and alpha oscillations during working-memory maintenance predict successful long-term memory encoding. *Neurosci Lett* 2010 ; 468(3) : 339-43.
34. Bonnefond M, Jensen O. Alpha oscillations serve to protect working memory maintenance against anticipated distracters. *Curr Biol* 2012 ; 22(20) : 1969-74.
35. Lisman JE, Jensen O. The theta-gamma neural code. *Neuron* 2013 ; 77(6) : 1002-16.
36. Deiber M-P, Missonnier P, Bertrand O, *et al*. Distinction between perceptual and attentional processing in working memory tasks: a study of phase-locked and induced oscillatory brain dynamics. *J Cogn Neurosci* 2007 ; 19(1) : 158-72.
37. Tallon-Baudry C, Kreiter A, Bertrand O. Sustained and transient oscillatory responses in the gamma and beta bands in a visual short-term memory task in humans. *Vis Neurosci* 1999 ; 16(3) : 449-59.
38. Tallon-Baudry C, Bertrand O, Peronnet F, Pernier J. Induced γ-band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *J Neurosci* 1998 ; 18(11) : 4244-54.
39. Portrat S, Lemaire B. Is attentional refreshing in working memory sequential? A computational modeling approach. *Cognit Comput* 2015 ; 7(3) : 333-45.
40. Loaiza VM, Souza AS. Is refreshing in working memory impaired in older age? Evidence from the retro-cue paradigm. *Ann N Y Acad Sci* 2018 ; 1424(1) : 175-89.
41. Schaapsmeerders P, Maaijwee NAM, van Dijk EJ, *et al*. Long-term cognitive impairment after first-ever ischemic stroke in young adults. *Stroke* 2013 ; 44(6) : 1621-8.
42. Mcallister TW, Flashman LA, Sparling MB, Saykin AJ. Working memory deficits after traumatic brain injury: catecholaminergic mechanisms and prospects for treatment – a review. *Brain Inj* 2004 ; 18(4) : 331-50.
43. Barrouillet P, Gavens N, Vergauwe E, Gaillard V, Camos V. Working memory span development: a time-based resource-sharing model account. *Dev Psychol* 2009 ; 45(2) : 477-90.
44. Majerus S. Verbal working memory and the phonological buffer: the question of serial order. *Cortex* 2019 ; 112 : 122-33.

Tirés à part

© John Libbey Eurotext, 2021