

Université de Montréal

Étude électrophysiologique du balayage de la mémoire à court terme acoustique :  
Décours temporel et effet de force de la trace mnésique

Par

Amour Simal

Département de Psychologie, Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de Maîtrise ès sciences en Psychologie

Août 2019

© Amour Simal, 2019

Université de Montréal

Département de Psychologie, Faculté des Arts et des Sciences

*Ce mémoire intitulé*

Étude électrophysiologique du balayage de la mémoire à court terme acoustique :  
Décours temporel et effet de force de la trace mnésique

*Présenté par*

Amour Simal

*A été évalué par un jury composé des personnes suivantes*

Isabelle Peretz

Président-rapporteur

Pierre Jolicoeur

Directeur de recherche

Frédéric Gosselin

Membre du jury

## **Résumé et mots clés (français)**

Notre but était de mieux comprendre les mécanismes associés à la récupération en mémoire à court terme acoustique à l'aide de mesures électrophysiologiques. La tâche utilisée était une version modifiée de la tâche de Sternberg dans laquelle les participants devaient retenir deux, quatre ou six sons purs hors de la gamme musical bien tempérée, ne pouvant pas être facilement recodés verbalement. Après un intervalle de rétention silencieux, ils entendaient un son et devaient indiquer si celui-ci était présent ou absent dans l'ensemble mémoire. En utilisant plusieurs conditions de charge et en contrôlant pour les durées de stimulation, nous avons comparé les effets de position sérielle, ainsi que les effets de charge, sur les données comportementales et sur les données électrophysiologiques mesurées lors du balayage mnésique. Notamment, nous avons trouvé un effet de récence important peu importe le nombre d'items mémorisés, se traduisant par des temps de réponses courts et des taux de bonne réponse presque parfaits, ainsi que par l'augmentation de l'amplitude de la P3, une composante de potentiels liés aux événements (PRE). Les données liées aux autres positions sérielles étaient similaires, indépendamment de la charge mnésique, et montraient des performances moins bonnes et une P3 moins ample. Une méthode de décomposition du signal, l'analyse en composantes indépendantes (ACI) nous a permis d'observer et de décrire les différences électrophysiologiques, dans le temps, entre la récupération d'un son parfaitement retenu (le dernier) et celle d'un son peu retenu. Nos résultats suggèrent l'existence de deux sous-types de mémoire sensorielle.

Mots clés : mémoire acoustique, électrophysiologie, force de la trace mnésique, analyse en composantes indépendantes (ACI), effet de récence, mémoire non verbale

## **Abstract and keywords (Résumé et mots clés en anglais)**

We aimed to understand better the processes involved in acoustic short-term memory retrieval using electrophysiology. We used a modified Sternberg task in which participants had to encode two, four, or six pure non-musical tones (out of the well-tempered musical scale) that cannot be readily recoded verbally. After a silent retention interval, we presented them with a probe tone and they had to report its presence or absence in the memory set. By using multiple load conditions, and by controlling for stimulation duration, we compared the serial position effects, as well as the load effects, on behavioral and electrophysiological data during memory scanning. In particular, we found a recency effect, similar across loads, where shorter response times, near perfect accuracy, and an increased P3 amplitude in the event-related potential (ERP) data were observed. Serial position data for all other positions were similar regardless of the memory load and showed lower performances (response times and accuracy), as well as smaller P3 components. We also performed a signal decomposition analysis, the independent component analysis (ICA), which allowed us to observe and describe better the time courses of the electrophysiological data for the retrieval of a perfectly memorised tone (the last one), and a lesser memorised one (any other serial position). Our results suggest the existence of two subtypes of sensory memory.

Keywords: acoustic memory, electrophysiology, memory trace strength, independent component analysis (ICA), recency effect, non-verbal memory

## Table des matières

Résumé et mots clés (français) .....	1
Abstract and keywords (Résumé et mots clés en anglais).....	2
Liste des figures .....	5
Liste des abréviations .....	7
Remerciements.....	9
Chapitre 1 : Introduction .....	11
Théories de Sternberg .....	11
Travaux et théories subséquentes .....	12
Pourquoi s'intéresser à la mémoire acoustique .....	14
La mémoire sensorielle .....	14
La méthode.....	15
Les études existantes .....	16
Buts spécifiques.....	18
Contribution à l'article.....	19
Chapitre 2 : Article.....	21
Abstract .....	22
Keywords .....	23
Section 1. Introduction.....	24
Section 2. Methods .....	29
2.1. Participants .....	29
2.2. Stimuli.....	29
2.3. Task.....	32
2.4. EEG recording .....	33
2.5. Independent components analysis (ICA) .....	34

2.6. Statistical analyses .....	35
Section 3. Results .....	36
3.1 Behavioral results .....	36
3.2 Electrophysiological results .....	41
3.3 Independent components analysis (ICA) .....	45
Section 4. Discussion.....	47
Section 5. Conclusion .....	52
Funding .....	53
Acknowledgements .....	53
References .....	54
Chapitre 3 : Discussion et conclusion .....	61
Références .....	67

## Liste des figures

Figure 1. Illustration of the sequence of events in the ASTM task. Pixelated bars represent white noises. The height of the black bars represents the pitch of the pure tones. Trial started after 500 ms ( $\pm$  100 ms) jitter of space bar press from the participant. Each white noise or tone was presented for 100 ms with an ISI of 100 ms. After memory set presentation there was a silent retention interval of 2000 ms followed by the presentation of the probe. The fixation cross switched to a grey circle indicating to participants they could respond, 500 ms after probe presentation. After response, the grey circle turned either red (wrong answer), green (right answer) or dark red (indicating the participants did not answer within 3000 ms).....31

Figure 2. Scree plot of the variance explained by each SVD component. The orange dotted line indicates the components for which variance levels off. The grey line at component number 5 indicates the best cut-off.....35

Figure 3. **A.** Overall mean accuracy (percent correct) for each load condition (averaging over probe-present and probe-absent trials). **B.** Overall mean RT (in ms) for each load condition. **C.** Mean accuracy for each load and each serial position of the memory set for probe-present trials, aligned on the last position, and for probe-absent trials. **D.** Mean RT for each load and each serial position for probe-present trials, aligned on the last position, and for probe-absent trials. Error bars represent the standard error. ....36

Figure 4. Grand average event-related potentials elicited by the probe item (in  $\mu$ V) at POz. **A.** Scalp distribution of the P3 illustrated by color-coding the mean amplitude 300 ms to 600 ms after probe presentation. Maximal activity was at electrode POz. **B.** Waveforms for the control condition (all sounds were white noise) and for memory loads 2, 4, and 6. **C.** Difference waves for each load, minus the control condition. **D.** Mean P3 amplitude estimated from the difference waves in Panel B, between 330 ms and 820 ms, for each load, and each serial position of the matching tone in probe-present trials. ....40

Figure 5. Correlations between P3 amplitude and accuracy, and between P3 amplitude and RT. Each data point corresponds to a serial position - load combination (including probe-absent), shown in Figure 4D. ....43

Figure 6. Independent components analysis of the ERP results. Shown here, for each component, is the fixed scalp distribution for that component and grand-average time courses for each condition (Load by whether the probe matched the last serial position or an earlier position). The original data can be reconstructed as the product of the time courses and the associated scalp distribution, summed over all components.....44



## Liste des abréviations

$\mu\text{V}$	Microvolt
ACI ( <i>ICA</i> )	Analyse en composantes indépendantes
ANOVA	Analyse de la variance
dB	Décibels
EEG	Électroencéphalographie
ES ( <i>SE</i> )	Erreur standard
<i>HEOG</i>	Électro-oculogramme horizontal
Hz	Hertz
<i>ISI</i>	Intervalle inter-stimulus
K	K de Cowan : Capacité de mémoire calculée
kHz	Kilohertz
M	Moyenne
MCT ( <i>STM</i> )	Mémoire à court terme
MCTA ( <i>ASTM</i> )	Mémoire à court terme auditive
MMN	<i>Mismatch negativity</i>
ms	Milliseconde
MSA ( <i>ASM</i> )	Mémoire sensorielle auditive
MT ( <i>WM</i> )	Mémoire de travail
P3	<i>Positivity-3</i>
PRE ( <i>ERP</i> )	Potentiels reliés aux évènements

s	Seconde(s)
SAN	<i>Sustained anterior negativity</i>
<i>SD</i>	Déviation standard
<i>SVD</i>	Décomposition en valeurs singulières ( <i>Singular value decomposition</i> )
TR ( <i>RT</i> )	Temps de réponse
<i>VEOG</i>	Électro-oculogramme vertical

## **Remerciements**

Je tiens à remercier mon directeur de recherche, Pierre Jolicoeur, pour son soutien et sa confiance tout au long de cette maîtrise.

Je remercie particulièrement Brandi pour m'avoir évité le syndrome de la page blanche en écrivant pour moi ma page titre.

Merci à celles et ceux qui ont été là pour moi : famille et amis. Vous savez qui vous êtes.



## **Chapitre 1 : Introduction**

Ce mémoire a pour but d'offrir une compréhension approfondie des processus cognitifs impliqués dans la mémoire à court terme (MCT) et plus précisément dans la mémoire à court terme auditive (MCTA). Dans cette introduction, j'offrirai un survol des théories de MCT passées et actuelles et effectuerai une revue de la littérature pertinente à la compréhension du contexte théorique dans lequel se place ce mémoire. J'expliquerai aussi les méthodes de recherche utilisées et le paradigme.

Bien sûr, la mémoire est un sujet vaste qui comprend plusieurs types de mémoire. Parmi celles-ci, il y a la mémoire à long terme qui peut être explicite, consistant, par exemple, en qui a été appris ou aux souvenirs, ou qui peut être implicite, incluant des choses comme bouger son corps et savoir comment marcher. Un autre type de mémoire est la mémoire à court terme (MCT), dont un exemple serait de se souvenir du début de ce paragraphe pour en comprendre le sens. Quoiqu'il en soit, ce projet de maîtrise ne s'intéresse qu'à la MCT, parfois appelée mémoire de travail (MT), qui concerne une quantité limitée d'informations retenues et pouvant être utilisé pendant un temps relativement court. La MCT a été un sujet très étudié depuis le début de la psychologie moderne. On accepte habituellement qu'elle inclut trois étapes majeures : l'encodage, la rétention et la récupération. La suite de ce mémoire s'intéresse à la récupération qui est une étape cruciale pour la manipulation des informations.

### **Théories de Sternberg**

L'article pionnier de Sternberg (1966) étudiant le fonctionnement de la MCT a été une source d'inspiration pour une quantité de recherches se poursuivant de nos jours. La tâche utilisée, dite de reconnaissance d'objet, aussi nommée tâche de Sternberg, était simple mais élégante. Il s'agissait de présenter séquentiellement des images à retenir, des chiffres dans cette première étude, puis, après un intervalle de rétention, de présenter une image, nommée sonde, et de demander au participant si celle-ci faisait partie de l'ensemble mémoire. Sternberg a utilisé les temps de réponse (TR) pour comprendre les mécanismes sous-tendant la récupération en MCT. Les résultats de son étude de 1966, expliqués plus en détail dans un article subséquent (Sternberg, 1969), ont montré que les TR augmentaient linéairement avec l'augmentation de la charge mnésique, d'environ 38 ms par item ajouté en mémoire avec une ordonnée à l'origine d'environ 400 ms, que la sonde soit présente ou absente de l'ensemble mémoire. Ceci suggérait que la

recherche en mémoire se fait de façon sérielle, chaque item à retenir en plus ajoutant du temps de traitement lors de la récupération. En effet, Sternberg avait suggéré que si la recherche en mémoire était faite en parallèle, les TR auraient été similaires entre les conditions de charge. Une recherche sérielle « auto-terminante » (*self-terminating*), signifiant que la recherche en mémoire arrête lorsque tous les items en mémoire ont été comparés à la sonde (pour une sonde absente) ou lorsqu'un des items examinés est la sonde (pour une sonde présente), aurait, selon Sternberg, donné des courbes d'augmentation de TR différentes. En effet, lorsque la sonde fait partie de l'ensemble mémoire, elle peut correspondre à un item à n'importe quelle position dans la liste cherchée séquentiellement, ce qui veut dire que, en moyenne, les TR seraient plus courts que lorsque la sonde ne fait pas partie de l'ensemble mémoire, condition pour laquelle il faut examiner chaque item systématiquement. Ce raisonnement a poussé Sternberg à proposer que la récupération en MCT se fait de manière sérielle et exhaustive, chaque item de l'ensemble mémoire devant être examiné individuellement avant de prendre une décision quant à la réponse, et ce, même si le premier item examiné correspond à la sonde. Il a donc proposé un modèle incluant quatre processus impliqués dans la récupération en MCT : (1) L'encodage de la sonde, (2) la comparaison sérielle de la sonde avec chaque item mémorisé (recherche exhaustive), (3) la décision de si la sonde fait partie de l'ensemble mémoire et (4) la réponse motrice.

### **Travaux et théories subséquentes**

Les découvertes de Sternberg, novatrices à l'époque, ont toutefois donné suite à une multitude de recherche nécessitant de reconsidérer ses conclusions. Une étude de Hockley et Corballis (1982) s'est intéressée à la distribution des TR en plus des TR moyens. Selon la théorie de Sternberg, l'augmentation de la charge devrait déplacer l'entièreté de la distribution des TR vers la droite (TR plus longs), ce qui n'est pas ce que Hockey et Corballis ont trouvé. Leurs résultats ont montré que l'augmentation des TR moyens avec l'augmentation de la charge étaient causée par une augmentation du biais positif de la distribution, avec peu d'effet sur les TR minimaux. D'autres études examinant les effets de position sérielle sur les TR, telles que celles de Burrows et Okada (1971), de Clifton et Birenbaum (1970), de Corballis (1967) ou de Monsell (1978) pour n'en nommer que quelques-unes, ont montré des données difficiles à concilier avec les théories de Sternberg. En effet, ces études ont montré, en plus d'un petit effet de primauté reflété par des TR plus courts lorsque la sonde correspond au premier item mémorisé, que les TR diminuent généralement linéairement avec l'augmentation de la récence. En d'autres mots, les

sondes correspondant à un item mémorisé plus récemment mènent à des réponses plus rapides que des sondes correspondant à un item mémorisé plus anciennement, sauf en ce qui concerne le premier item mémorisé. Sternberg (1975) a proposé que ces effets n'intervenaient pas durant la recherche en mémoire, mais qu'il pouvait s'agir d'une facilitation de l'encodage de la sonde lorsqu'elle est semblable à un item présenté récemment. D'autres études ont toutefois montré que la présentation d'une sonde ne faisant pas partie de l'ensemble mémoire en cours, mais d'un ensemble mémoire récent avait des effets nuisibles sur la performance (augmentation des TR et diminution des taux de bonne réponse; e.g. Atkinson, Herrmann et Wescourt (1974); Monsell (1978)). Ces résultats allaient à l'encontre de la possibilité d'une facilitation de l'encodage de la sonde et ont rendu nécessaire le développement de nouveaux modèles de récupération en mémoire.

Plusieurs modèles des processus de récupération en MCT auto-terminant ou encore à accès direct (généralement dépendants de la force de la trace mnésique) ont donc émergé pour remplacer le modèle de recherche exhaustive dont la validité était compromise. Les modèles sériels auto-terminants sont difficiles à réconcilier avec les fonctions linéaires parallèles de TR décrites par Sternberg (1969). Certains, tel que celui de Murdock (1971), proposent un accès à la mémoire en parallèle, signifiant que tous les items en mémoire sont comparés à la sonde simultanément. Les variations de TR dans ce modèle proviennent du fait que la vitesse de traitement dépend des positions sérielles. Lorsque la sonde est présente dans l'ensemble mémoire, les TR dépendent de la vitesse de traitement à la position sérielle de l'item correspondant à la sonde. Pour les sondes absentes de l'ensemble mémoire, les TR dépendent de la plus petite vitesse de traitement. D'autres modèles considèrent la force de l'engramme, ou force de la trace mnésique, comme le principal facteur influençant les TR (Corballis, Kirby et Miller, 1972; Ratcliff, 1978), le principe étant qu'en fonction de la position sérielle et de la charge en mémoire, chaque item a une représentation plus ou moins forte, ou précise, en mémoire. Le modèle proposé par Ratcliff (1978) est d'ailleurs un des modèles dit à accès direct qui peut expliquer les fonction linéaires parallèles décrites par Sternberg. Son modèle, très similaire à celui de Murdock, présume que le processus de comparaison de la sonde aux items en mémoire se produit en parallèle et qu'il se finit, soit lorsque la comparaison de la sonde avec un item dépasse un seuil de familiarité, soit lorsque toutes les comparaisons se finissent sans avoir atteint ce seuil. Ces concepts de force d'engramme, dépendante de la charge et de la position sérielle, permettent d'expliquer en même temps les données de Sternberg et les données de position sérielle. D'autres modèles proposent des

mécanismes hybrides. Par exemple, le modèle de Atkinson et Juola (1974) propose que le premier mécanisme, rapide, de récupération en MCT dépend de la familiarité. Si un seuil n'est pas atteint, une seconde recherche en mémoire plus exhaustive se produit.

### **Pourquoi s'intéresser à la mémoire acoustique**

Les études décrites précédemment ont principalement été effectuées en utilisant des stimuli visuels, souvent facilement encodables verbalement, tels que des chiffres ou des lettres. On sait, grâce au modèle développé par Baddeley (Baddeley, 2000; Baddeley et Hitch, 1974) et démontré par de multiples études, que la MCT visuelle n'implique pas les mêmes structures cérébrales que la MCT auditive. D'ailleurs, des études sur des patients telle que celle de Starr et Barrett (1987) ont montré une double dissociation entre les deux types de mémoire. Dans l'étude mentionnée, des patients avec des atteintes à leur mémoire auditive avaient des capacités de mémoire visuelle conservées, et ce, même si les items à retenir étaient toujours des chiffres.

D'autre part, des études telle que celle de Ravizza, Delgado, Chein, Becker et Fiez (2004) démontrent que des structures cérébrales différentes sont impliquées dans la mémoire pour des stimuli encodables verbalement en comparaison à des stimuli non-verbaux, même présentés dans la même modalité.

Nous avons choisi d'étudier la mémoire acoustique pure, c'est-à-dire une mémoire auditive de sons non-verbaux, afin d'observer un processus qui implique le moins de mécanismes autres possibles, tel que les connaissances sémantiques.

### **La mémoire sensorielle**

Puisque dans notre étude nous examinerons la mémoire acoustique, il semble important de parler de la mémoire sensorielle qui en est une composante importante. Bien que le modèle de Baddeley et Hitch (1974) soit un modèle excellent et accepté dans la communauté scientifique, il existe un autre modèle non contradictoire qui a beaucoup d'influence. Le modèle de Atkinson et Shiffrin (1968) décrit un registre sensoriel, une mémoire à court terme et une mémoire à long terme. Dans le domaine auditif, Neisser (1967) propose de nommer mémoire échoïque (*echoic memory*) le registre sensoriel qui serait la même chose que la mémoire sensorielle auditive (MSA).

Les recherches récentes ont démontré que la MSA est spécifique à la modalité auditive, qu'elle possède une haute résolution, qu'elle est limitée dans le temps, et pas dans le nombre



d'items, et qu'elle est indépendante des processus attentionnels. Il s'agirait donc d'un entreposage passif de caractéristiques acoustiques qui pourront passer en mémoire à court terme, ou encore être utilisées pour effectuer une tâche. La plupart des études effectuées en mémoire acoustique utilisaient la tâche de comparaison de deux stimuli. Cette tâche consiste à déterminer si un son est pareil à un autre son présenté avant un intervalle de rétention. Ces études ont montré que la MSA durait environ deux secondes ou moins (Crowder, 1976; Neisser, 1967), bien que d'autres chercheurs ont estimé que la MSA durait plusieurs secondes (Cowan, 1984; Glucksberg et Cowen, 1970; McEvoy, Levanen et Loveless, 1997), et même jusqu'à 60 secondes (Engle et Roberts, 1982). On sait aussi que l'information peut être simultanément présente en MSA et en MT. Une étude de Nees et Walker (2013) a élégamment démontré que lorsque un participant devait retenir un son contenant deux notes, montantes ou descendantes, en utilisant une stratégie d'imagerie auditive (se répéter le son), une stratégie d'imagerie visuelle (se créer une image mentale) ou une stratégie verbale (associer un mot), la performance était meilleure lorsque l'item test correspondait à la stratégie utilisée. Ils ont testé ces effets pour toutes les modalités, en examinant aussi l'encodage d'une image ou d'un mot présenté visuellement, et en demandant au participant d'utiliser une des stratégies décrites précédemment. Ils ont montré le même effet pour les stimuli présentés visuellement que pour les sons. Cependant, la performance était également meilleure lorsque l'item encodé et l'item test étaient des sons, et ce, peu importe la stratégie utilisée. Cet effet n'était pas présent dans les autres modalités. Les résultats de cette expérience ont montré que les effets de la MSA persistent en parallèle avec la MT. Il nous faudra donc considérer la MSA dans l'interprétation de nos résultats.

## **La méthode**

Les études utilisant des mesures de performance (TR et taux de bonnes réponses) ont permis d'obtenir des hypothèses intéressantes en ce qui concerne les mécanismes impliqués dans la récupération en MCT. Toutefois l'utilisation de mesure électrophysiologiques a permis d'aller plus loin en permettant de regarder la dynamique des processus cognitifs. L'électroencéphalographie (EEG), qui consiste à placer des électrodes sur la tête d'un participant de manière non-invasive, est une technique particulièrement utile dans ce cas-ci, car sa résolution temporelle, de l'ordre de la milliseconde, permet d'observer en temps réel l'effet de la présentation d'un stimulus ou d'une réponse motrice, par exemple. Le signal obtenu est toutefois très bruité, que ce soit par les mouvements des participants, les bruits électriques captés par les électrodes, ou

une multitude d'autres raisons. Heureusement pour nous, ces bruits ne se produisent pas, en général, systématiquement à la présentation d'un stimulus. Une méthode de traitement du signal appelée technique de potentiels reliés aux événements (PRE) (Luck, 2014) nous permet de fortement améliorer le rapport signal/bruit en moyennant une grande quantité de segments EEG autour d'un événement d'intérêt (souvent la présentation d'un stimulus). Les segments moyennés, appelés des PREs, ont été d'une aide inestimable dans la compréhension des processus cognitifs et de la manière donc ils sont représentés dans le cerveau.

Bien que les données de PRE soient beaucoup moins bruitées et représentent l'activité induite par un événement d'intérêt, elles ne contiennent presque jamais un seul processus cognitif, mais bien plusieurs activités superposées dans le signal. Bien sûr, il existe des moyens simples pour tenter d'isoler l'activité d'un processus tel que celui de la soustraction proposé par Luck (2014) et qui permet d'observer un changement dans le signal entre deux conditions se différenciant typiquement par une variable. Toutefois, de nouvelles méthodes ont émergé pour permettre de séparer les processus cognitifs les uns des autres. La méthode utilisée dans le cadre de ce mémoire est l'analyse en composantes indépendantes (ACI), un type d'analyse multivariée d'abord développée par Bell et Sejnowski (1995). Pour expliquer simplement cette méthode, imaginons qu'on enregistre à l'aide d'un micro une conversation entre plusieurs personnes. L'ACI permettrait, en prenant en compte que chaque source est indépendante spatialement de décomposer l'enregistrement pour avoir un enregistrement séparé de la voix de chaque personne. La première utilisation de cette méthode sur des données EEG a été faite par Makeig, Bell, Jung et Sejnowski (1996) et a démontré que l'ACI est capable d'isoler des phénomènes EEG superposés qui seraient difficiles, voire impossibles à observer. Plusieurs articles subséquents ont décrit les principes théoriques de la méthode appliquée à des données EEG (Delorme et Makeig, 2004; Jung et al., 2001; Makeig et Onton, 2011). D'autres ont fait une utilisation réelle de la technique, e.g., Debener, Makeig, Delorme et Engel (2005), montrant qu'il s'agit d'une méthode puissante pour comprendre les signaux dynamiques compliqués tels que ceux enregistrés en électrophysiologie.

### **Les études existantes**

Afin de mieux situer l'étude présentée dans ce mémoire, il est important de savoir ce qui a déjà été fait comme études EEG/PRE en mémoire auditive. Puisque les tâches de rappel libre ne sont pas adaptées à l'étude de la mémoire auditive, nous nous sommes intéressés aux études ayant

utilisé une tâche de Sternberg. La plupart des études de MCTA utilisant cette tâche ont utilisé des stimuli verbaux tel que des chiffres (Golob et Starr, 2004), des lettres (Krause, Lang, Laine, Kuusisto et Porn, 1996) ou des sons « environnementaux » (Chao et Knight, 1996). Tel que décrit dans la section « Pourquoi s'intéresser à la mémoire acoustique », on sait que la mémoire verbale n'implique pas les mêmes structures que la mémoire non verbale. D'ailleurs, une étude de Pratt, Michalewski, Barrett et Starr (1989) comparant la récupération en mémoire entre des tâches utilisant des stimuli visuels ou auditifs verbaux (des chiffres) ou des stimuli auditifs non-verbaux (notes) a démontré que la pente de TR en fonction de la charge pour les stimuli non-verbaux était près du double de celle pour les stimuli verbaux. Aussi, la latence d'une composante PRE, la P3, pour les stimuli verbaux était augmentée avec l'augmentation de la charge, tandis que, pour les notes, l'amplitude de la P3 diminuait sans effet de latence.

Cette composante PRE, la P3b, souvent appelée simplement P3, est la plus observée dans les paradigmes de récupération en MCT. Il s'agit d'une déflexion positive se produisant typiquement entre 300 et 600 ms après la présentation d'un stimulus. Beaucoup de chercheurs se sont penché sur cette composante qui semble être modulée par une multitude de choses dont la probabilité que le stimulus soit présenté, sa signification, son utilité à l'exécution de la tâche, ou encore la confiance en une réponse à effectuer (Johnson, Pfefferbaum et Kopell, 1985; Patterson, Pratt et Starr, 1991; Polich, 2007; Squires, Squires et Hillyard, 1975; Verleger, 1997). Les études PRE s'intéressant à l'activité induite par la sonde dans une tâche de Sternberg montrent principalement des diminutions d'amplitude de la P3 avec l'augmentation de la charge mémoire (Pelosi et al., 1992; Starr et Barrett, 1987).

Aux meilleurs de nos connaissances, il n'y a que trois études électrophysiologiques en MCTA publiées qui ont analysé les données par position sérielle, une seule utilisant du matériel non-verbal. Patterson et al. (1991) ont effectué une étude en utilisant des stimuli de nature similaire à ceux utilisés par Pratt et al. (1989), c'est-à-dire des chiffres présentés visuellement ou auditivement, ainsi que des notes. Ils ont utilisé une seule condition de charge dans laquelle les participants devaient retenir cinq items. Pour les items présentés auditivement, ils ont trouvé des TR plus courts lorsque la sonde correspondait au dernier item (effets de récence). Les TR diminuaient linéairement avec l'augmentation de la récence, excepté pour un effet de primauté pour les chiffres (TR plus courts lorsque la sonde correspond au premier item encodé). Les taux

de bonne réponse pour les chiffres étaient élevés peu importe la position sérielle. Toutefois, les taux de bonnes réponses pour les notes étaient plus élevés lorsque la sonde correspondait au dernier item et se dégradaient linéairement avec la diminution de la récence (lorsque la sonde correspond à un item présenté il y a plus longtemps). L'amplitude de la P3 augmentait lorsque la sonde correspondait au dernier item, mais seulement lorsque les items à retenir étaient des stimuli auditifs verbaux (chiffres).

Dans une autre étude, Chao et Knight (1996) ont utilisé des sons environnementaux (i.e., des bruits fait par des humains (toux, éternuements), des animaux, des instruments musicaux et ceux qui se produisent dans l'environnement comme des bruits de voiture ou d'électroménagers). Ces sons étaient notés, par une étude préliminaire, comme étant à 45% recodable verbalement. Ils ont utilisé une seule condition de charge, de quatre items à mémoriser. Leurs résultats montraient un effet de récence se traduisant par des TR plus court, des taux de bonne réponse plus élevés, des amplitudes de P3 plus grandes et des latences de la P3 plus courtes lorsque la sonde correspondait au dernier item présenté. De plus, les TR augmentaient et les taux de bonne réponse diminuaient linéairement avec la diminution de la récence de l'item auquel la sonde correspond.

Finalement, Golob et Starr (2004) ont utilisé des chiffres présentés auditivement et deux conditions de charge : un ou cinq items à mémoriser. Globalement, l'amplitude moyenne de la P3 était plus grande lorsqu'il n'y avait qu'un item à retenir que lorsqu'il y en avait cinq items. La performance (TR et taux de bonne réponse) était également meilleure pour la condition de charge un. Lorsque analysé pour la condition de charge cinq par position sérielle, il y avait un effet de récence et de primauté dans les taux de bonne réponse, mais aucun effet dans les TR. Aussi, similairement aux autres études, la P3 était plus ample pour un son correspondant au dernier item avec une décroissance linéaire à travers les positions sérielles. Cependant, l'utilisation de la condition ne contenant qu'un item à retenir fait en sorte qu'il est probable que la mémoire sensorielle (MSA) ait été utilisée presque exclusivement. Il ne s'agit donc pas d'une comparaison efficace des effets de charge sur les processus de récupération en mémoire.

### **Buts spécifiques**

Dans ce mémoire, le but était de mieux comprendre les processus impliqués dans la récupération en MCTA pure, c'est-à-dire sans contribution de la mémoire verbale ou sémantique. Pour cela, nous avons choisi des sons contenant une seule fréquence, hors de la gamme musicale

bien tempérée, similaires à ceux proposés par Trehub, Schellenberg et Kamenetsky (1999). Nous souhaitons également comparer les processus de récupération en MCT entre plusieurs charges mémoire afin de déterminer si les effets de position sérielle étaient modulés par la difficulté de la tâche. En nous fiant à l'empan mnésique de quatre morceaux (*chunks*), déterminé par Cowan (2001) et majoritairement accepté dans la littérature, nous avons choisi trois conditions de charge mnésique de deux, quatre ou six items afin d'avoir un éventail de comparaison entre une tâche ne saturant pas la mémoire et une tâche dépassant la saturation. Nous nous sommes assurés de ne pas avoir de facteurs de confusion tels que la durée de la stimulation. Pour cela nous avons égalisé le nombre de sons présentés dans la phase d'encodage en ajoutant des bruits blancs, qui sont des sons contenant toutes les fréquences audibles à la même intensité, avant les items à mémoriser. Nous avons également utilisé une condition contrôle dans laquelle la stimulation était identique aux conditions mémoire, sauf pour le fait que les sons présentés étaient tous des bruits blancs. Dans ce cas, la sonde, qui est un son pur d'une seule fréquence, était toujours absente de l'ensemble mémoire. Cette condition contrôle nous a permis de dissocier l'activité cérébrale liée à la perception de la sonde et à la réponse motrice de l'activité liée au balayage mnésique. Nous nous attendions à trouver un effet de récence fort, similairement à ce qui est décrit dans la littérature. Nous avons pu comparer l'effet de récence entre les conditions de charge par le biais des données comportementales ainsi que par les données électroencéphalographiques. Nous avons également été en mesure d'évaluer comment le fait de dépasser la capacité de la MCT influence les mécanismes de récupération.

Aussi, l'utilisation de méthodes d'analyse relativement récentes (les ACI) décrites dans la section « La méthode » de cette introduction a permis d'obtenir des informations pertinentes à la compréhension des mécanismes cognitifs dynamiques impliqués dans la récupération en MCTA, ce qui n'a jamais été fait.

### **Contribution à l'article**

Le paradigme de cette étude fut élaboré par Pierre Jolicoeur et Christine Lefebvre sur base d'études antérieures effectuées dans le laboratoire de neurosciences cognitives de Pierre Jolicoeur portant sur la rétention en MCTA (Lefebvre et Jolicoeur, 2016; Lefebvre et al., 2013). L'expérience a été programmée par Pia Amping sur Matlab en utilisant la boîte à outils

Psychtoolbox. Les hypothèses et la revue de la littérature de la présente étude ont été élaborées par Amour Simal sous la supervision de Pierre Jolicoeur.

L'acquisition des données EEG a été faite par les assistant(e)s techniques (incluant Amour Simal) du laboratoire de neurosciences cognitives de Pierre Jolicoeur à l'Université de Montréal. Les données EEG et comportementales ont été analysées par Amour Simal en utilisant les outils créés par Pia Amping et Pierre Jolicoeur, basés sur des outils existants (EEGLab et ERPLab) sur Matlab. Les calculs statistiques ont été effectués par Amour Simal en utilisant Matlab, SPSS et R. L'interprétation des résultats a été effectuée par Amour Simal, sous la supervision de Pierre Jolicoeur.

Le manuscrit a été rédigé par Amour Simal et révisé par Pierre Jolicoeur. L'article a été soumis au *International Journal of Psychophysiology* le 23 août 2019.

## Chapitre 2 : Article

Scanning acoustic short-term memory: Evidences for two subsystems with different time-course and memory strength

Amour Simal<sup>a,b, c</sup> and Pierre Jolicoeur<sup>a,b, c</sup>

a Département de Psychologie, Université de Montréal, Montreal, Quebec, Canada

b International Laboratory for Brain, Music, and Sound Research, Montreal, Quebec, Canada

c Centre de recherche de l'Institut universitaire de gériatrie de Montréal, Montreal, Quebec, Canada

## **Abstract**

The aim of this study was to improve our understanding of the cognitive processes involved in pure acoustic memory retrieval using ERPs along with a signal decomposition analysis. We used a modified Sternberg task using pure tones, with 3 memory set size conditions (2, 4, or 6 tones), and a control condition in which no task-relevant tone was presented. Participants reported the presence or absence of a probe item in the memory set. A P3 was elicited by the probe when items were to be held in memory, no P3 was observed in the control trials. With an increase in memory load, P3 amplitude decreased, accuracy was lower and response time (RT) longer. Importantly, there was a clear recency effect, in the electrophysiological and behavioral results reflected in a larger P3, shorter RT, and higher accuracy, when the probe matched the last tone of a sequence than when it matched any of the other presented tones, regardless of memory load. P3 amplitude and behavioral results were similar between all the other serial positions and loads. These results suggest that acoustic memory for pure tones is mediated by two subsystems. An independent component analysis (ICA) of the ERPs showed different time courses for the components depending on memory strength, which was not easily observed in the averaged ERPs. By combining the information brought by those analysis, we present evidence for a different type of sensory memory with a higher definition and a smaller span.



## **Keywords**

Acoustic short-term memory

Memory retrieval

Trace strength

Independent component analysis (ICA)

P3

## Section 1. Introduction

Memory retrieval mechanisms have been of particular interest for many decades. Sternberg's ground-breaking paper suggesting that retrieval from short-term memory (STM) is serial and exhaustive (Sternberg, 1966) inspired a considerable amount of research aiming to understand the mechanisms underlying memory encoding and retrieval (for reviews see Donkin & Nosofsky, 2012; Sternberg, 2016). Sternberg's (1969) main results showed an increase in mean response time (RT) of about 40 ms per item in the memory set, regardless of whether the probe was present or absent. The slopes of mean RT as a function of memory load for probe-present and probe-absent trials were thus equivalent, suggesting that all memory items were evaluated against the probe even when a match was found, which is described as an exhaustive search. Following research, however, revealed numerous limitations of Sternberg's model in the face of a growing body of empirical and theoretical work. By observing RT distributions, Hockley and Corballis (1982), found that the increase in RT with memory set size was mainly reflecting an increase of positive skew, with little effect on the minimum RT. If memory retrieval was exhaustive, an increase in set size should have shifted the entire RT distribution. With studies examining serial position effects (for a few examples see: Burrows & Okada, 1971; Clifton & Birenbaum, 1970; Corballis, 1967; Monsell, 1978) it became difficult to fit the results with a serial exhaustive search model, creating the need for better suited models which were developed later. An example is Murdock's parallel-access model (Murdock, 1971), which states that memory scanning occur in parallel for all the memory items, but processing rates vary with serial position, RT being determined by the processing rate for the test probe's serial position for positive probes, and by the total time taken for the slowest serial position for negative probes. Many other models consider trace-strength as a determinant for RT (e.g. Corballis, Kirby & Miller, 1972; Ratcliff, 1978). In this class of models, set size does not directly affect RT, but the strength of the representation of an item in memory (which depends on set size, and serial position) does. Some hybrid models such as Atkinson and Juola's (Atkinson & Juola, 1974) state that the first process in retrieval depends on familiarity (memory strength), and can be followed by a secondary memory search process when familiarity does not reach a certain threshold.

Memory retrieval in visual Sternberg tasks has been studied extensively both behaviorally and using electroencephalographic measures. One of the most widely used event-related potential

(ERP) considered to be an index of memory-related cognitive processes is the P3b component (often simply called P3, which is how it will be referred in the present work hereafter). The P3 is a positive-going wave usually peaking between 300 and 600 ms following stimulus presentation. The amplitude of the P3 is modulated by many manipulations, such as stimulus probability, stimulus meaning, task relevance, confidence in the response, and memory strength (Johnson, Pfefferbaum, & Kopell, 1985; Patterson, Pratt, & Starr, 1991; Polich, 2007; Squires, Squires, & Hillyard, 1975; Verleger, 1997). Previous studies using verbal stimuli (e.g., letters, digits, words), presented visually, found that P3 onset latency increases with memory load (i.e., a later P3 with increasing memory load; see Adam & Collins, 1978; Ford, Roth, Mohs, Hopkins & Koppell, 1979). Moreover, P3 amplitude was found to decrease with an increase in memory load (Pelosi et al., 1992; Starr & Barrett, 1987).

Much of the research on auditory STM using the Sternberg task used memory items such as digits (Golob & Starr, 2004), letters (Krause, Lang, Laine, Kuusisto, & Porn, 1996), or environmental sounds (Chao & Knight, 1996). The aforementioned stimuli can be, however, readily recorded into verbal (or other) codes, and research shows that verbal material does not involve the same structures as non-verbal material, even when both presented in the auditory modality (Ravizza, Delgado, Chein, Becker, & Fiez, 2004). As such, these studies likely do not isolate pure auditory STM. In fact, few researchers have used stimuli that are not easily verbally recoded. Furthermore, Baddeley's model (Baddeley, 2000), as well as lesion studies (Starr & Barrett, 1987), showed that auditory STM does not involve the same cerebral structures as visual STM, meaning that results obtained during visual experiments are not necessarily cross-modal. In an electrophysiological study examining the P3, Pratt, Michalewski, Barrett, and Starr (1989) used both auditory and visual verbal stimuli (digits) and auditory non-verbal stimuli (notes). Behaviourally, they found that the RT slope for the notes was approximately twice that of the slopes for digits (either visual or auditory) and suggested that this is because additional serial processing was required for non-verbal comparisons. Their electrophysiological results showed that, for digits, the P3 only showed an increased in latency, whereas, for tones, there was a decrease in P3 amplitude with increasing memory load.

The aim of the present study was therefore to describe better pure auditory/acoustic short-term memory (ASTM) using non-verbal stimuli, reducing the possibility of recruiting

memory systems other than ASTM. We also examined the P3, and behavioral measures according to the serial position of the tone, in the memory set, matched by the probe. To our knowledge, there are three studies that have reported P3 amplitude and behavioral effects as a function of serial position in an auditory Sternberg task. First, Chao and Knight (1996) used environmental sounds (approximately 45% of which were rated as verbally encodable) and one load condition, where participants had to remember four sounds. They found a significant recency effect in that RTs were shorter, accuracy was higher, and the amplitude of the P3 was higher, when the probe matched the last sound compared with when it matched one of the first three sounds. Moreover, mean RT decreased nearly linearly with serial position of the match from the first to the last serial position. Chao and Knight, considering the trace strength model, as well as the self-terminating serial search model, suggested that the scan was presumably based on trace strength, serial, and self-terminating (i.e., participants did not continue searching once a match to the probe was made), but that participants scanned memory set items in reverse serial order (starting from the last item). Another study by Patterson et al. (1991) used auditory and visual digits, as well as musical notes, also with only one load condition of five items. The authors also showed recency effects in RT measures for auditory items (digits and notes) consisting of a smaller RT for the last item compared to the second for auditory digits, and a smaller RT for the last item than all others for the notes. Higher accuracy when the probe matched the last memory item was observed only for notes. Other serial positions, for notes only, showed a linear increase in accuracy and a linear decrease in RT with an increase in serial position. Furthermore, P3 amplitude was larger for the last item, but only for the verbal auditory stimuli (digits). The authors therefore postulated that the more recently presented item received more attention and deeper processing during memory scanning. Finally, Golob and Starr (2004) studied the effect of serial position using aurally presented digits and two load conditions, a load of one item and a load of five items. They found that the late positive wave, corresponding to the P3, showed a recency effect, that is, the amplitude was larger when the probe matched the last item presented in the memory set. The increase in amplitude they observed was linear across matched position. These studies therefore highlight the importance of not only looking at differences due to memory load, as in Pelosi, Hayward, and Blumhardt (1998) and Pratt et al. (1989), but also examining results by serial position. Serial position is of interest because, to our knowledge, no researcher has compared EEG and behavioral data at each serial position between multiple load conditions for a pure acoustic STM task. It is important to do so because, as

illustrated by Patterson et al. (1991) study, different materials lead to different results, likely because of the engagement of different underlying memory mechanisms. It is thus important to use experimental methods that isolate, as much as possible, a single underlying memory system. Here we focus on acoustic STM while minimizing possible contributions from verbal, semantic, visual, or other memory systems.

Given the paucity of information and somewhat mixed results concerning load and serial position effects for acoustic STM, we systematically manipulate both in the present study. Although the previous research is somewhat sparse, nonetheless there are indications the last item in a short auditory sequence may be represented differently from preceding items. In order to tease apart mechanisms that may operate in parallel and be mediated by different brain structure, which would potentially give rise to temporally and spatially-overlapping ERPs, we used independent component analysis (ICA) of the ERPs (see Makeig, Bell, Jung & Sejnowski, 1996; Makeig & Onton, 2011; Makeig, Debener, Onton & Delorme, 2004; Jung et al., 2001, as well as Debener, Makeig, Delorme & Engel, 2005, and Makeig, Jung, Bell, Ghahremani & Sejnowski, 1997, as theoretical evidence and uses that proves it to be a powerful method to analyse the dynamics of intricate signals). For examples of similar approaches to understand the dynamics of the P3a and P3b in visual attention studies, see Dell'Acqua et al. (2015) and Sessa, Luria, Verleger, and Dell'Acqua (2007).

We used three different memory set-size (load) conditions (two, four, or six tones) and we included a control condition, which consisted of irrelevant stimulation (white noise) in a presentation sequence very similar to that used in the memory task (controlling for the mere presentation of multiple sounds). The stimuli to be remembered were non-musical pure tones, which are simple pure tones with frequencies chosen not to belong to standard musical scales (Lefebvre et al., 2013; Trehub, Schellenberg, & Kamenetsky, 1999) to minimize the possibility of verbal encoding. Also, to discourage attempts at verbal recoding and to make differential rehearsal of individual tones more difficult, we used a fast presentation of the tones (100 ms tones, with a 100 ms inter-tone interval). We aimed to have a range of load conditions from below capacity to above. By comparing loads and serial positions, we aimed to test the hypothesis that previous work reporting P3 amplitude and behavioral modulations (notably RT) with increasing set size, is primarily driven by averaging over serial positions dominated by the strength of the memory

traces. The use of a decomposition analysis will allow us to better understand how the dynamic of memory retrieval changes depending on load, serial position and individual performance. These results will help understand how acoustic memory fits in the current memory models.

## Section 2. Methods

### 2.1. Participants

Twenty-nine volunteers completed the task and were each compensated 20\$CAN for participating in an experiment vetted by the Ethics Committee of the Faculty of Arts and Science at l'Université de Montréal (Montréal, Québec, Canada). Participants reported being neurologically normal and had normal or corrected-to-normal visual acuity. Their hearing was tested by audiogram and participants all had a threshold less than 25 dB between 500 and 8000 Hz. Data from 24 participants were kept for analysis (age:  $M = 22.8$ ,  $SD = 3.7$ ; 15 females; 4 left-handed). Data from two participants were not included because of chance-level accuracy; and for three participants because there were more than 45% of trials rejected due to EEG artifacts (detailed in a subsequent section).

### 2.2. Stimuli

The stimuli consisted of 14 non-musical tones and a white noise stimulus. By non-musical, we mean tones that had a pitch that did not correspond to the well-tempered scale. The frequencies of the 14 tones ranged from 380 to 1375 Hz. The frequencies (380, 419, 463, 511, 564, 623, 688, 759, 838, 925, 1022, 1128, 1245, and 1375 Hz) were determined by multiplying the starting frequency (380 Hz) and each resulting frequency by  $2^{1/7}$ , so that the differences between the tones were equal on a log scale with each octave divided into seven equal steps. All sounds were represented digitally at 16-bit depth with a sampling rate of 44.1 kHz; they had a duration of 100 ms (including 10 ms rise and fall times). Sound sequences had silent inter-stimulus intervals of 100 ms between adjacent tones, and were presented binaurally at 65 dB SPL via etymotics ER-1 earphones and soft plastic ear inserts.

There were two types of sound sequences. Memory sequences consisted in a series of tones to be remembered, whereas control sequences consisted in a series of white noise segments that were to be ignored (100 ms in duration, with 10 ms rise and fall times). We equated the overall duration of stimulation and the number of events across load conditions by presenting seven sounds in all sequences. For the memory trials, the last two (load 2), four (load 4), or six (load 6) sounds were the task-relevant tones to be remembered. These non-musical tones were preceded by white noise sounds such that the total number of sounds was always seven (see Figure 1). For the

control trials, seven white noise stimuli were presented (and so there were no tones to be remembered).





*Figure 1.* Illustration of the sequence of events in the ASTM task. Pixelated bars represent white noises. The height of the black bars represents the pitch of the pure tones. Trial started after 500 ms ( $\pm$  100 ms) jitter of space bar press from the participant. Each white noise or tone was presented for 100 ms with an ISI of 100 ms. After memory set presentation there was a silent retention interval of 2000 ms followed by the presentation of the probe. The fixation cross switched to a grey circle indicating to participants they could respond, 500 ms after probe presentation. After response, the grey circle turned either red (wrong answer), green (right answer) or dark red (indicating the participants did not answer within 3000 ms).

### 2.3. Task

The modified Sternberg working memory task (Sternberg, 1966) is illustrated in Figure 1. Participants initiated each trial by pressing the space bar. After an average delay of 500 ms ( $\pm$  100 ms random jitter across trials), a fixation cross appeared at the center of the screen, and participants were instructed to maintain fixation on it and avoid blinking during the trial. Following the delay, participants heard either a memory set sequence or a control sequence. After the presentation of the memory set or control stimuli, there was a 2000 ms silent retention interval, theoretically long enough to reduce recency effects, according to Sternberg (2016), followed by a probe tone, which could be present or absent from the memory set. The fixation cross changed to a circle 500 ms after probe presentation, indicating to participants they could respond. This delay was imposed so as to be able to observe memory retrieval processes without the contamination of motor activity. They pressed either the keyboard key 'c' or 'm', counterbalanced between participants, to answer as to the presence or absence of the probe in the memory set. For control trials, the answer was always absent. Feedback about response accuracy was given by turning the circle green for an accurate response, red for an inaccurate response, or dark red for a time-out (if the participant did not respond within 3000 ms after probe onset).

Load conditions were blocked: Each participant performed three consecutive blocks of each condition, where control trials were mixed with memory trials, at random, in each block. The order of the load condition blocks was determined for each participant according to a Latin square counterbalancing. In total, there were 540 trials, 180 for each load (154 memory trials and 26 control trials) that were divided into 9 blocks of 60 experimental trials (with approximately equal distribution of memory and control trials in each block, and exact crossing over the 9 blocks). Each set of 3 blocks for a given memory load condition was preceded by 12 practice trials. The absence or presence of the probe within the memory set and the serial position matched by the probe was decided randomly during experiment start-up, with the constraint that the probability of the probe being present in the memory set was 50% in each load condition. When a probe matched a tone in the memory set, each serial position of the memory set had an equal probability to be the matching one.

There were three possible loads: two tones, four tones, and six tones. For the load two condition, the probe was absent 50% of the time, and so the probe matched the last serial position

tone (N) on 25% of the trials, and the first serial position tone (N-1) on 25% of the trials. For the load four condition, the probe was absent 50% of the time, and it matched the tone in each serial position (N, N-1, N-2, N-3) on 12.5% of the trials. For the load six condition, the probe was absent 50% of the time, and it matched the tone in each serial position (N, N-1, N-2, N-3, N-4, N-5) on 8.34% of the trials.

#### *2.4. EEG recording*

EEG signals were recorded using a BioSemi ActiveTwo system, at a sampling rate of 512 Hz (bandpass from 0 to 104 Hz). The location of each active Ag/AgCl electrode on the 64-electrode cap followed the 10–10 system (Sharbrough et al., 1991), at the following sites: Fp1, Fpz, Fp2, AF7, AF3, AFz, AF4, AF8, F7, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, F8, FT7, FC5, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, CP6, TP8, P9, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, P10, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, O2, and Iz. External electrodes were also placed on the left and right outer canthi, below the left eye, and on the left and right mastoids. The horizontal electrooculogram (HEOG), defined as the voltage difference between the two canthi electrodes, was used to measure horizontal eye movements, while the vertical EOG (VEOG), defined as the voltage difference between the electrodes placed above (Fp1) and below the left eye, was used to detect eye blinks. The signals were re-referenced offline to the average of the two mastoids.

EEG data was analyzed using EEGLab (Delorme & Makeig, 2004), ERPLab (Lopez-Calderon & Luck, 2014), and custom Matlab code. Some participants had high rates of blinks and saccades during trials. To avoid removing too many trials due to these ocular artefacts, an Independent Component Analysis (ICA) was performed on the data (Drisdelle, Aubin, & Jolicoeur, 2017). Components related to ocular artefacts were selected by comparing the components identified by the ICA to the ocular signal waveforms and by examining the topography of the components with expected blink and saccade topographies, and then removing components identified as artefact components from the continuous signals (see Drisdelle et al., 2017, for a more detailed description of the method).

Afterwards, a high-pass filter of 0.01 Hz and a low-pass filter of 40 Hz were applied to the EEG scalp signals. The EOG signals (HEOG and VEOG) were filtered with a 0.1 Hz high-pass

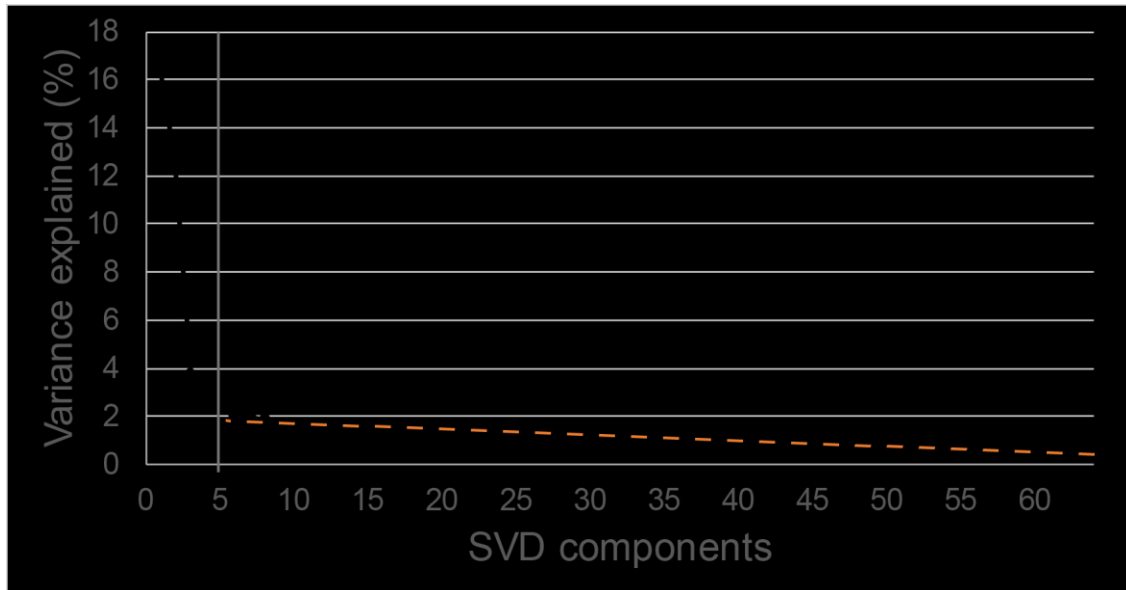
filter and a 10 Hz low-pass filter. EEG was epoched from 300 ms before probe presentation to 1250 ms after probe presentation. A baseline correction, calculated using the average voltage of the 300 ms preceding the onset of the probe, was applied to each epoch.

Any trials still containing ocular artefacts not identified by the ICA were removed when the HEOG signal varied by more than 35  $\mu\text{V}$  over a 300-ms period, and/or if the VEOG signal fluctuated by more than 50  $\mu\text{V}$  over a 150-ms period. Scalp-EEG electrodes with non-eye movement-related artifacts in the EEG signals (signal exceeding  $\pm 100 \mu\text{V}$ ) were interpolated, only if seven channels or fewer needed interpolation, otherwise the trial was excluded from all analyses.

### *2.5. Independent components analysis (ICA)*

We performed an ICA on a subspace of the ERP data matrix that was the concatenation of the ERPs for all participants and conditions. We first performed a singular value decomposition (SVD) on the ERPs and performed a scree test to determine the optimal subspace to keep cognitively-relevant components. The scree test as suggested by D'Agostino and Russell (2005), based on the work of Cattell (1966), is a technique consisting of plotting either the eigenvalues, or the variance, explained by each component and to find the point at which the variance of the components levels off, which is, according to Cattell, when the components are mainly measuring random error. According to our scree plot (see Figure 2), the ideal cut-off was 5 components.

We performed the Infomax ICA decomposition (Bell & Sejnowski, 1995) after a dimensionality reduction by the means of a PCA using the tools available in EEGLab (Delorme & Makeig, 2004)



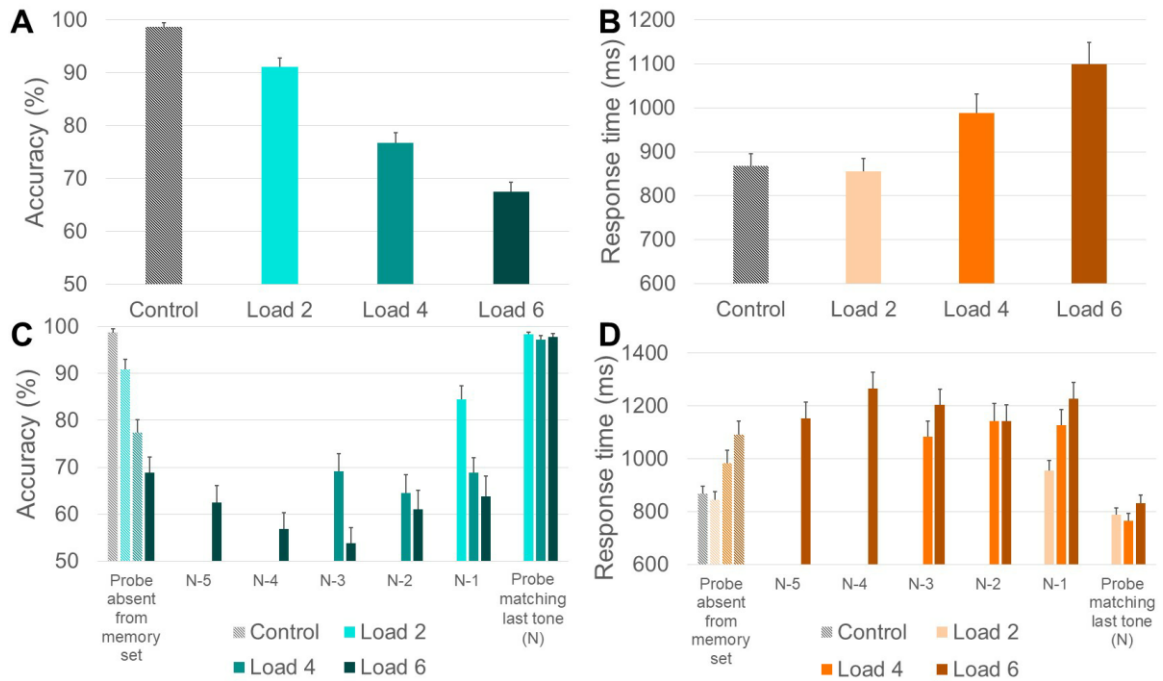
*Figure 2.* Scree plot of the variance explained by each SVD component. The orange dotted line indicates the components for which variance levels off. The grey line at component number 5 indicates the best cut-off.

## 2.6. Statistical analyses

Statistical analyses were performed with repeated-measures ANOVA with Greenhouse-Geisser correction where appropriate. Post-hoc tests were conducted using paired comparisons with Bonferroni correction to control for Type I error. RT outliers were removed using the Van Selst and Jolicoeur method (Van Selst & Jolicoeur, 1994). RT outlier rejection resulted in five empty data cells (combination of participant, load condition, and serial position), out of 384 cells total; two for two participants, and one for a third participant, all for load six. These cells were estimated using the mean of all other participants data for that load and serial position. Results and conclusions remained the same whether we interpolated the cells or removed the participants.

## Section 3. Results

### 3.1 Behavioral results



*Figure 3.* **A.** Overall mean accuracy (percent correct) for each load condition (averaging over probe-present and probe-absent trials). **B.** Overall mean RT (in ms) for each load condition. **C.** Mean accuracy for each load and each serial position of the memory set for probe-present trials, aligned on the last position, and for probe-absent trials. **D.** Mean RT for each load and each serial position for probe-present trials, aligned on the last position, and for probe-absent trials. Error bars represent the standard error.

### 3.1.1 Accuracy

Mean of accuracy and standard error of accuracy measures are shown in Figure 3; Panels A and C, by load condition, and Panels B and D, by serial position of the probed memory item in probe-present trials. A one-way repeated-measures ANOVA comparing the effect of load (4 levels: control, load 2, load 4, and load 6) on accuracy showed that accuracy decreased with an increase in memory load,  $M = 98.6\%$ ,  $SE = 0.8\%$  for the control condition,  $M = 91.1\%$ ,  $SE = 1.7\%$  for load 2,  $M = 76.7\%$ ,  $SE = 1.9\%$  for load 4, and  $M = 67.5\%$ ,  $SE = 1.8\%$  for load 6,  $F(3, 69) = 132.8$ ;  $p < .001$ . Paired  $t$ -test (with corrections for multiple comparisons using Bonferroni) showed significant differences between all conditions,  $t(23) > 3.914$ ,  $p < .004$ , in all cases.

Because of the clear recency pattern in behavioral data (Figure 3, Panel C), we aligned serial analysis on the last serial position. In other words, we compared activity based on which tone the probe matched relative to the last item presented. To examine the effect of serial position on accuracy, three one-way repeated-measures ANOVAs were conducted to take into account the different number of levels in each load condition. For the load 2 condition, the one-way ANOVA had three levels, for the load 4 condition there were five levels, and for the load 6 position there were seven levels (one level for each possible serial position and one for probe-absent from memory set). We observed a significant difference in accuracy between possible probe serial position for load 2 ( $F(2, 46) = 15.50$ ;  $p < .001$ ), load 4 ( $F(4, 92) = 24.53$ ;  $p < .001$ ), and load 6 ( $F(6, 138) = 24.34$ ;  $p < .001$ ). Post-hoc test revealed that accuracy when probe matched the last tone was significantly ( $t(23) > 3.57$ ;  $p < .005$ ) higher than when it matched any other tone or when it was absent from the memory set for all loads. For load 2 condition, accuracy was also higher for probe absent than for probe matching the first tone ( $t(23) = 2.61$ ;  $p < .05$ ).

To examine the effect of load on accuracy at each serial position, four separate repeated-measures ANOVAs (one for each serial position) were conducted with load as the independent variable. A bar-graph comparing the mean accuracies of each serial position possibility by load can be seen in Figure 3C. No significant difference was found across loads when the probe matched the tone at the last serial position (position N in Figure 3C),  $F(2, 46) = 0.64$ ,  $p = .49$ . Accuracy for probes matching the second-to-last position (position N-1) for load 2 was higher than accuracy for position N-1 at load 4 or at 6,  $F(2, 46) = 15.63$ ;  $p < .001$ ,  $t(23) > 4.58$   $p < .001$ , for all paired

comparisons. No significant difference was found between load 4 and load 6 position N-2,  $F(1, 23) = 0.77, p = .39$ . Accuracy decreased between load 6 and load 4 position N-3, ( $F(1, 23) = 17.55; p < .001$ ).

A separate repeated-measures ANOVA comparing load effects on accuracy in the probe-absent condition showed a decrease in accuracy with an increase in load ( $F(3, 69) = 53.89; p < .001$ ), which was significant between all loads (including control),  $t(23) > 3.15, p < .027$ , for all pairwise comparisons.

Because of the large differences in accuracy, we wanted to have a more efficient way of comparing performance across load conditions. We estimated memory capacity for each participant and for each condition by computing the memory capacity index  $K$  (Cowan, 2001; Pashler, 1988), which accounts for false alarms. The formula is  $K = S(H - F)$ , where  $S$  is the number of stimuli,  $H$  is the hit rate, and  $F$  is the false alarm rate. The value of  $K$  is an estimate of the number of items held in memory. The mean  $K$  for all participants was  $M = 1.64, SE = 0.07$ , for load 2,  $M = 2.14, SE = 0.15$  for load 4, and  $M = 2.10, SE = 0.22$  for load 6. An ANOVA to compare the effect of load on memory capacity showed a significant difference,  $F(2, 46) = 7.16, p = .005$ . Paired comparisons showed a significant increase in capacity ( $K$ ) between load 2 and load 4 ( $p < .001$ ), and a marginally significant increase between load 2 and load 6 ( $p = .054$ ). No difference between load 4 and load 6 was found ( $p = 1$ ). These results show that participants only remembered a maximum of about two tones (on average), and could not remember more in the load 6 condition than in the load 4 condition. Because of the previously described accuracy results by serial position, we can assume that the last tone was correctly remembered and that memory for tones at other serial positions was equivalent to retaining about 1 other tone.

### 3.1.2 Response time

The mean RT and standard error for each load and serial position are shown in Figure 3, Panels B and D. A repeated-measures ANOVA with the four levels of load condition as factors (control, load 2, load 4, and load 6) showed an increase in mean RT with an increase in memory load,  $F(3, 69) = 17.56; p < .001$ . Since we had an a priori hypothesis that RT would increase with memory load, we used paired  $t$ -tests without a Bonferroni correction to test pairwise differences.



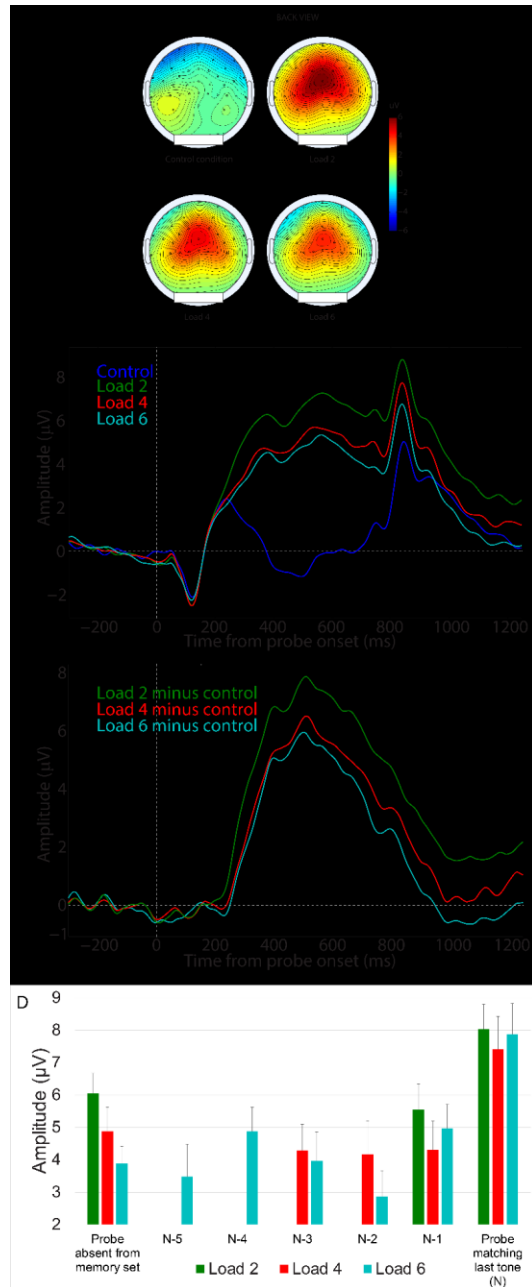
Paired *t*-tests showed that differences were significant ( $t(23) > 2.74$ ;  $p < .01$ , in all cases) between all conditions except between control and load 2.

To examine the effect of serial position on RT, we conducted separate ANOVAs for each load condition considering serial position, including probe-absent, as a within-subject factor. We found a significant difference in RT for load 2 ( $F(2,46) = 13.82$ ;  $p < .001$ ), load 4 ( $F(4,92) = 20.35$ ;  $p < .001$ ), and load 6 ( $F(6,138) = 7.28$ ;  $p < .001$ ). Post-hoc tests revealed that the mean RT when the probe matched the last tone (position N) was significantly shorter than when it matched any other tone, or when it was absent from the memory set, for all loads ( $t(23) > 2.16$ ;  $p < .03$ ). For load 2, the difference between probe-absent and probe matching the last tone was not significant ( $t(23) = 2.15$ ;  $p = .12$ ), but the two other comparisons were ( $t(23) > 3.48$ ;  $p < .01$ ).

To test whether load had an impact on RT at each serial position, we conducted separate repeated-measures ANOVA for each serial position, with load as the factor. No significant difference was found for probes matching last serial position (N),  $t(23) < 2.24$ ,  $p > .11$ . There was a significant difference, however, for the second-to-last position (N-1) ( $F(2,46) = 5.23$ ;  $p < .01$ ). Paired comparisons showed shorter RT for load 2 vs load 4 ( $p = 0.02$ ), and vs load 6 ( $p = 0.03$ ), but there was no significant difference between load 4 and load 6 ( $p = 1$ ). No significant differences were found between load 4 and load 6 for the two first positions of load 4 (N-2, and N-3) ( $t(23) = 0.06$ ,  $p = .95$  for N-3, and  $t(23) = 0.02$ ,  $p = .98$  for N-2). No comparisons were made for the first two serial position of load 6 (N-5, N-4) since it was the only load with such serial positions.

A separate repeated-measures ANOVA for probe-absent trials with load as a factor (including control condition, Figure 3D, left-most results), showed a significant increase in RT with an increasing load, but not between control and load 2 ( $F(3,69) = 14.97$ ;  $p < .001$ ). Paired comparisons showed significant increase in RT between control and load 4 ( $p < .05$ ), between control and load 6 ( $p < .001$ ), between load 2 and load 4 ( $p = .02$ ), and between load 2 and load 6 ( $p < .001$ ).

The fact that RT was shorter for conditions in which participants also had a higher accuracy suggests differences across conditions were not due to speed-accuracy trade-offs.



*Figure 4.* Grand average event-related potentials elicited by the probe item (in  $\mu\text{V}$ ) at POz. **A.** Scalp distribution of the P3 illustrated by color-coding the mean amplitude 300 ms to 600 ms after probe presentation. Maximal activity was at electrode POz. **B.** Waveforms for the control condition (all sounds were white noise) and for memory loads 2, 4, and 6. **C.** Difference waves for each load, minus the control condition. **D.** Mean P3 amplitude estimated from the difference waves in Panel B, between 330 ms and 820 ms, for each load, and each serial position of the matching tone in probe-present trials.

### 3.2 Electrophysiological results

The scalp distribution during a typical P3 time period (from 300 to 600 ms post-stimulus), for each load condition, can be seen in Figure 4A. The maximum activity is localized at electrode POz, which will be used for ERP analysis. The grand average waveforms at this electrode, segmented relative to probe onset, for the control condition and each load are shown in Figure 4B. The waveforms had an initial negative deflection, reflecting the auditory N1 response, followed by a large positivity with a peak around 600 ms, except for the control condition, which peaked around 200 ms and returned to baseline at approximately 400 ms. Another local positive deflection occurred between 800 and 1000 ms, likely reflecting a response to the onset of the visual 'OK-to-respond' signal that followed the probe. The scalp distribution and timing of the large positive waveforms peaking at about 600 ms for the memory load conditions suggest a large memory-related P3 when there was relevant information to be retrieved and the absence of this response when there were no relevant tones in memory, namely in the control condition. The mean amplitude of the control waveform, between 330 and 820 ms, was not significantly different from zero ( $t(23) = 0.16$ ;  $p = .87$ ). To isolate the P3 from all other activity, we subtracted the control waveform from each of the load 2, 4, and 6 waveforms, and these subtraction waves are shown in Figure 4C. We quantified the P3, for each load, by measuring the amplitude, for each participant, of the difference waves between 330 and 820 ms after probe presentation. These means were used in all subsequent analyses.

A one-way repeated-measure ANOVA on the mean P3 amplitudes, with load as a factor (three levels: two, four, or six tones), showed a significant decrease in amplitude with an increase in memory load,  $F(2, 46) = 10.52$ ,  $p < .001$ . The post-hoc comparison between load 2 and load 4 ( $p = 0.01$ ), and between load 2 and load 6 ( $p < .001$ ) were significant, but not between load 4 and load 6.

To test if load had the same effect on P3 amplitude for probe-present and probe-absent condition, we conducted a repeated-measures ANOVA with a  $2 \times 3$  design, with the presence of the probe (2 levels: present, or absent), and load (3 levels: one for each load except for the control condition) as factors. The interaction was not significant,  $F(2, 46) = 1.10$ ,  $p = .34$ , nor was there a significant difference between probe present and absent conditions,  $F(1, 23) = 3.30$ ,  $p = .08$ . Load

had a significant effect on P3 amplitude,  $F(2, 46) = 12.31, p < .001$ . Post-hoc test showed the same results as in the previous paragraph.

Separate repeated-measures ANOVAs were conducted for each load condition, with serial position as the within-subjects factor, with the number of serial position (including probe-absent) as levels for each load. Significant differences in P3 amplitude across serial positions for all load conditions were observed (load 2:  $F(2, 46) = 10.34; p < .001$ ; load 4:  $F(4, 92) = 6.84; p < .001$ ; load 6:  $F(6, 138) = 8.33; p < .001$ ). Post-hoc testing revealed that the P3 was larger for the last serial position than for all other serial positions, or for the control condition, for all loads ( $t(23) > 3.22; p < .04$ , in all cases), except for load 6 between the last serial position (N) and the preceding serial position (N-1;  $p = .09$ ). The lack of significance in the last-mentioned comparison (for load 6) may be attributed to the small number of trials in each serial condition at load 6.

Separate repeated-measures ANOVAs for each serial position (including probe-absent) with load as a within-subject factor were computed. Consider first the P3 amplitudes for the probe-absent trials (Figure 4D, left-most results). P3 amplitude was largest for load 2 probe-absent, and decreased at load 4 probe-absent, and decreased further at load 6 probe-absent,  $F(2, 46) = 10.20; p < .001$ . Post-hoc tests showed a significant decrease in P3 amplitude between load 2 probe-absent and load 6 probe-absent ( $p < .001$ ). No significant differences were found between load 2 probe-absent and load 4 probe-absent ( $p = .11$ ) nor between load 4 probe-absent and load 6 probe-absent ( $p = .08$ ). No significant difference in P3 amplitude was found between load conditions for the last position (N),  $F(2, 46) = .22; p = .77$ , the second-to-last position (N-1),  $F(2, 46) = 1.13; p = .33$ , or between load 4 and load 6 for the two first serial positions at load 4: N-2;  $F(1,23) = 1.92; p = .18$ , and N-3:  $F(1,23) = .12; p = .73$ .

The scatter plots in Figure 5 suggest a strong relationship between P3 amplitude and RT as well as between P3 amplitude and accuracy when we considered the P3 for each combination of load and serial position (the means for P3 can be seen in Panel C of Figure 4). Correlations showed that P3 amplitude decreased with increasing RT,  $R^2 = .80, t(13) = 7.19, p < .001$  (2-tailed); and with decreasing accuracy,  $R^2 = .69, t(13) = 5.44, p < .001$ .

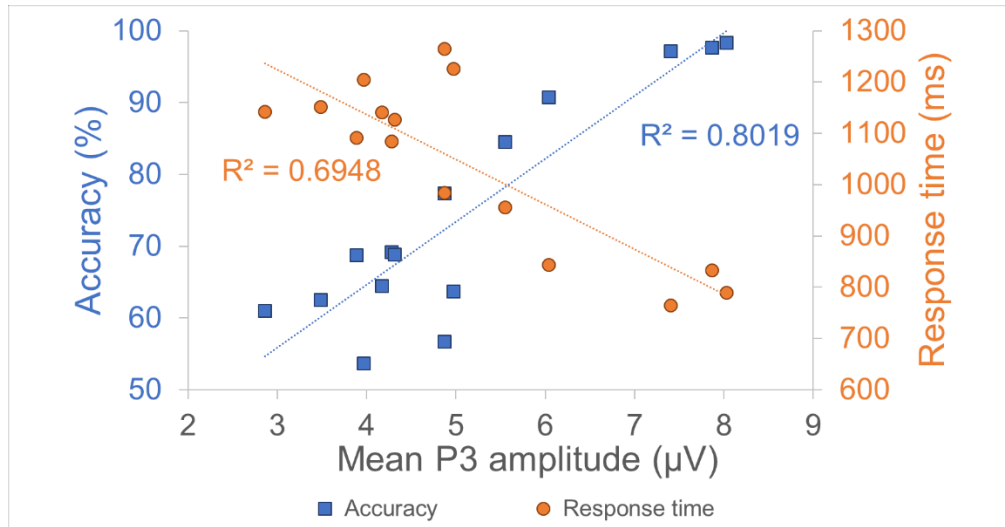
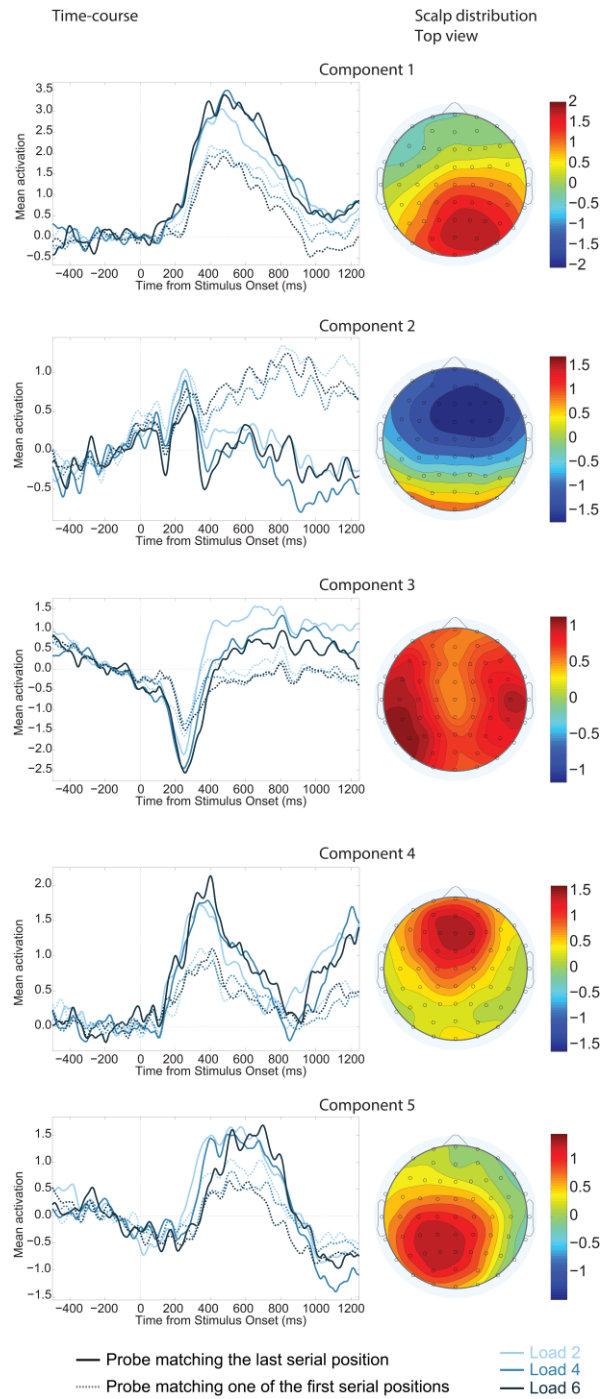


Figure 5. Correlations between P3 amplitude and accuracy, and between P3 amplitude and RT. Each data point corresponds to a serial position - load combination (including probe-absent), shown in Figure 4D.



*Figure 6.* Independent components analysis of the ERP results. Shown here, for each component, is the fixed scalp distribution for that component and grand-average time courses for each condition (Load by whether the probe matched the last serial position or an earlier position). The original data can be reconstructed as the product of the time courses and the associated scalp distribution, summed over all components.

### 3.3 Independent components analysis (ICA)

The foregoing analyses of P3 amplitudes showed that ERP activity was statistically equivalent across serial positions except for the last, we compared the average activity of trials when the probe matched any of the initial serial positions to the trials where the probe matched the tone at the last serial position.

Figure 6 shows the grand average time courses of the activation for of each ICA component for each load and whether the probe matched the last serial position or an earlier one, along with the component scalp distribution. The first component has a distribution and a time course coherent with the P3 results described earlier. A repeated-measures ANOVA on the mean activation of this component from 330 to 820 ms after probe presentation showed no significant interaction of load and serial position,  $F(2,46) = 3.23$ ,  $p = .06$ , corrected with Greenhouse-Geisser. Activation was larger for the last serial position,  $F(1,23) = 36.52$ ,  $p < .001$ , but not different between load conditions,  $F(2,46) = 0.20$ ,  $p = .80$ .

The second component showed a later (600 – 800 ms) frontocentral negative activation, larger for a probe matching the tone at any of the initial serial positions, excluding the last,  $F(1,23) = 17.93$ ,  $p < .001$ , however there was no effect of load,  $F(2,46) = 1.21$ ,  $p = .30$ . This might be an indication of the need for processing that depends on a sustained auditory memory of the initial tones.

The third component was a global activation reflecting an early negativity (180 – 280 ms), larger for a probe matching the last serial position,  $F(1,23) = 26.37$ ,  $p < .001$ , without effect of load,  $F(2,46) = 0.03$ ,  $p = .97$ . This broad negativity was followed by a later lasting positivity (600 – 800 ms) larger for probe matching the last serial position,  $F(1,23) = 16.44$ ,  $p < .001$ , without effect of load,  $F(2,46) = 1.95$ ,  $p = .16$ .

The fourth component reflected a frontocentral positivity, with a latency coherent with a P3a. The positivity was larger for a probe matching the tone at the last serial position,  $F(1,23) = 20.76$ ,  $p < .001$ , with no effect of load,  $F(2,46) = 0.13$ ,  $p = .84$ .

The fifth component showed a scalp distribution and a time-course coherent with a P3, similar to the first component except for a distribution skewed slightly to the left. Activation

around the peak (350 – 730 ms) was larger when the probe matched the last tone,  $F(1,23) = 15.14$ ,  $p < .001$ , but not differently between loads,  $F(2,46) = 1.33$ ,  $p = .27$ .



## Section 4. Discussion

We first examined relationships between accuracy, RT, and P3 amplitude during retrieval from ASTM by looking first at the effects of memory load. With an increase in memory set size we observed an increase in RT, a decrease in accuracy, and a decrease in P3 amplitude, similar to previous research (e.g., Pelosi, Hayward & Blumhardt, 1998; Pratt et al., 1989). The RT and accuracy results suggest the task became more difficult with an increase in memory load.

Importantly, our design allowed us to go beyond previous work by examining serial position effects between different load conditions. We found significant recency effects for accuracy and RT, in that accuracy for the last tone in the memory set was near perfect, and RT was uniformly shorter than for other serial positions, regardless of load (Figure 3C, 3D). The results were very similar across serial positions other than the last, producing a pattern with two levels: one for the last serial position, and one for all remaining positions. For probe-present trials, significant differences in accuracy, RT, and P3 were found between load 2 and load 4, and/or load 6. This could be explained by considering the measured memory capacity ( $K$ ) of the participants. For load 2, maximal capacity was probably not attained for most participants given we estimated the mean capacity at 1.64 items, which was close to the maximum possible of 2. On the other hand, capacity for load 4 and load 6 conditions showed that these conditions exceeded the memory capacity of most participants (mean  $K = 2.14$  for load 4, and mean  $K = 2.10$  for load 6). Considering these results, we can conceive that participants had, on average, two tones correctly encoded in memory. With the clear recency effect in which the last item was recalled almost perfectly, it is reasonable to assume that participants likely remembered the last tone of the memory set and approximately one other tone, which, considering our accuracy and RT results, could have been at any of the other serial positions.

Previous studies by Chao and Knight (1996) as well as by Golob and Starr (2004) also found evidence for recency effects. However, unlike our results, they found linear changes across serial positions (best at last position and decreasing for increasingly earlier ones). The difference between our results and theirs could, in part, come from differences in speed of presentation of the memory set: we used a tone duration of 100 ms with an ISI of 100 ms, whereas Chao and Knight (1996) used a stimulus duration of 700 ms, and an ISI of 1200 ms, and Golob and Star (2004) used 500 ms for both stimulus duration and ISI. We used a short stimulus duration and short ISI to

minimize recoding of the stimuli verbally (or otherwise), also preventing primacy effects that could arise from differential rehearsal. In the scope of our study, because our retention interval is relatively short and we did not use a masking sound, it is possible to argue that the strong recency effect is due to the last tone being in echoic memory (auditory sensory memory, ASM).

Previous studies in auditory memory looking at serial position effects had a much longer interval between the presentation of the first sound and the presentation of the probe, which could mean that some of the memory items were no longer in echoic memory, but instead had been recoded to STM. The maximum time between the presentation of the first item and the presentation of the probe was 8.9 sec for Chao and Knight (1996), 7.3 sec for Patterson et al. (1991), and 11.5 sec for Golob and Starr (2004), in comparison to 3.1 sec in our experiment (load 6 condition). Initial speculations about the duration of ASM stated that it was 2 sec or less (Robert G Crowder, 1976), but other research estimated that it was longer, from a few seconds (Cowan, 1984; Glucksberg & Cowen, 1970; McEvoy, Levanen, & Loveless, 1997), up to 60 sec (Engle & Roberts, 1982).

Our short delay (maximum 3.1 seconds between the first tone presented and the probe), along with the absence of a masking sound, could mean that all tones should be present in ASM. While possible, this could indicate that there is another type of ASM, in which more details about a single tone is remembered. This contradicts the findings of Cowan, Saults, and Nugent (1997) suggesting that the ability to detect a difference between two tones is affected by the pattern of prior tone presentations. By varying the silent interval, and the inter-trials interval in a two-tone comparison task, they showed an improved performance with a longer inter-trial delay. In this paper, and in subsequent (Winkler & Cowan, 2005) they suggest that there is “no such thing as a simple, pure acoustic memory for a single tone separate from the pattern of tones that has formed.”

Our behavioral results are in line with those obtained in studies of the suffix effect, that is, the interference with memory for items at the end of the list by a final item that is not to be remembered (R. G. Crowder & Morton, 1969; Morton, Crowder, & Prussin, 1971), indicating that the last item is in a special form of memory, which has a capacity of one. This high definition memory seems to decay as a function of the shifting of the context. In our case, the tone becomes part of a melody, and the main characteristic remembered seems to be the contour. These results fit well in the “regularity-record plus anchor” hypothesis found in MMN paradigms (Cowan,

Winkler, Teder, & Naatanen, 1993; Korzyukov, Winkler, Gumenyuk, & Alho, 2003; Winkler, Karmos, & Naatanen, 1996). This hypothesis considers that ASM is a record of regularities (contour), and the last item serves as an anchor, that is, a tone around which the other tones are “tuned”.

Importantly, we were able to detect differences in memory retrieval using electrophysiological measures. The amplitude of the P3 was strongly correlated with accuracy and RT, such that faster and more accurate performance was associated with a larger P3 (Figure 5). These results are consistent with a memory retrieval influenced by trace strength (e.g., Ratcliff, 1978), in which a stronger memory representation in ASTM produces a more rapid and more accurate response (also perhaps more confidence), and a more robust P3.

Recency also influenced P3 amplitude, which was significantly larger when the probe matched the last memory item (Figure 4D) but about the same for other serial positions, the particularly important finding being the equivalent P3 amplitude across loads for the last serial position, and approximately so for the other serial positions (an exception to this sweeping simplification was the P3 for load 2 at serial position 1, labeled N-1 in Figure 4D). Nonetheless, to a plausible first approximation, the near-equivalence of P3 amplitude across loads at each serial position provides an explanation for the apparent variation in P3 amplitude across load, when one does not take serial position into account (Pelosi et al., 1992; Pratt et al., 1989). When averaging over all serial positions, the last serial position contributes to the mean P3 less and less as we increase load, because a higher load is tested over more serial positions, each of which contributes equally to the overall mean. Thus, if the recency effect produces a larger P3 component of the same amplitude for all loads and at any other serial positions the P3 is smaller, the weight, or the fraction of trials in a specific condition, of the recency effect is smaller for larger load conditions. For example, in the load 2 condition, the recency effect accounts for 25% in the grand average, while it accounts for 12.5% in load 4 condition, and 8.34% in load 6 condition.

It is important to note that there was a clear effect of load on P3 amplitude for probe-absent trials. Since statistical analyses showed no interaction, thus no difference between probe-present and probe-absent trials for all loads, we used the same reasoning as for probe-present trial: participants were confident about the probe not being the last tone heard, eliciting a large P3, but since they remembered only about one other tone, their confidence was lower and about the same

for the remaining serial positions, eliciting smaller and equal P3 across loads. This mean that if it had been possible to separate probe-absent trials by serial position, for example, by asking, after probe presentation, if the probe matched a specific serial position in the memory set, we argue we would have seen the same pattern of behavioral and electrophysiological results than for the probe-present condition.

The ICA analysis allowed us to describe better the spatio-temporal dynamics in the ERP results that support the hypothesis that there are two underlying sets of mechanisms that mediate retrieval from ASTM. The decomposition highlighted the activity of the P3b in the ERPs. It is however interesting that two separate components reflected that activity (ICA Components 1 and 5, shown in Figure 5), ICA-1 slightly lateralized to the right from the central posterior electrode (POz), and ICA-5, slightly lateralized to the right. At the moment, we have no ready explanation for this pattern of results. It is possible that some participants have a slightly more left-lateralized P3 whereas others are more right-lateralized, and/or perhaps these differences are related to performance, but our present sample size is too small to examine such possibilities. The important results here were the larger amplitude for these P3 components when the probe matched the last item compared with the amplitude for the previous tones.

ICA Component 4 (ICA-4) appeared to reflect a P3a response, with a very anterior distribution and earlier timecourses, compared with ICA-1 or ICA-5. However, as for ICA-1 and ICA-5, the amplitude was higher for the last serial positions than for earlier ones. Thus, ICA-4 likely reflected the P3a response for probes matching the last serial position, followed by a P3b response reflected in ICA-1 and ICA-5.

Perhaps most importantly, ICA-2 also distinguished the last serial position from preceding ones, had a more anterior scalp distribution than both ICA-1 and ICA-5, but slightly less anterior than ICA-4. The pattern was also opposite compared with ICA-1, 4, 5, in that, instead of showing a larger activation for a probe matching the last tones, the activation was larger for earlier tones and persisted for a longer period of time. Furthermore, unlike ICA-1, 5, 4, which all reflected positive deflections in the ERPs, ICA-2 corresponded with an anterior negativity. These four attributes — longer duration, distinct scalp distributions, opposite polarity, and opposite patterns of weights across serial positions — suggest these activations reflected a distinct cognitive process that was deployed when the probe matched tones presented prior to the last one.

It is possible ICA-2 is a manifestation of the sustained anterior negativity (SAN) observed and studied in a number of studies from our laboratory. In these studies, the SAN was observed during the maintenance phase of experiments on 'pure' ASTM. The amplitude of the SAN, increased with an increase in load (up to span) and correlated with memory capacity (Grimault et al., 2014; Guimond et al., 2011; Lefebvre & Jolicoeur, 2016; Lefebvre et al., 2013; Nolden, Bermudez, et al., 2013; Nolden, Grimault, et al., 2013)

Although the SAN was studied previously in the context of memory retention, we propose that ICA-2 reflects, at least in part, the same retention mechanism. In the present situation, however, the SAN would reflect retention in the service of holding the sound sequence of sounds prior to the last one, in order to determine whether the probe matched one of these tones. Given that the memory capacity of participants in the present study was about 2 items (and one of those was for the last serial position), our design cannot test one of the more interesting properties of the SAN, namely the relation between SAN amplitude and the number of items in ASTM. We leave this interesting possibility for future research.

## **Section 5. Conclusion**

Our results suggest that memory for purely acoustic STM (non-musical pure tones presented rapidly), is supported by two distinct mechanisms: one for the last tone in a sequence, and another for earlier tones in the sequence. One mechanism, used primarily for retention of the last tone, is reflected in both P3a and P3b ERPs and is largely unaffected by the number of other tones in the memory set. The amplitude effects in the load conditions ERPs likely reflect averaging a strong P3 for the last serial position with an increasing number of weaker P3 responses for tones in earlier serial positions. Memory retrieval for earlier serial positions likely reflect a different memory mechanism that can be indexed via a sustained anterior negativity (SAN) that has been documented in earlier work on ASTM.

## **Funding**

The research was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Canada Research Chairs program, and the Canada Foundation for Innovation awarded to PJ.

## **Acknowledgements**

We thank Pia Amping for programming, and Brandi Lee Drisdelle's comments on previous versions of the manuscript.

**Declaration of interests: none**

## References

- Adam, N., & Collins, G. I. (1978). Late components of the visual evoked potential to search in short-term memory. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 44(2), 147-156.
- Atkinson, R. C., & Juola, J. F. (1974). *Search and decision processes in recognition memory*: WH Freeman.
- Baddeley, A. (2000). The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends Cogn Sci*, 4(11), 417-423.
- Bell, A. J., & Sejnowski, T. J. (1995). An information-maximization approach to blind separation and blind deconvolution. *Neural Comput*, 7(6), 1129-1159.
- Burrows, D., & Okada, R. (1971). Serial Position Effects in High-Speed Memory Search. *Perception & Psychophysics*, 10(4), 305-&. doi:Doi 10.3758/Bf03212831
- Cattell, R. B. (1966). The Scree Test For The Number Of Factors. *Multivariate Behav Res*, 1(2), 245-276. doi:10.1207/s15327906mbr0102\_10
- Chao, L. L., & Knight, R. T. (1996). Prefrontal and posterior cortical activation during auditory working memory. *Brain Res Cogn Brain Res*, 4(1), 27-37.
- Clifton, C., & Birenbaum, S. (1970). Effects of Serial Position and Delay of Probe in a Memory Scan Task. *Journal of Experimental Psychology*, 86(1), 69-&. doi:DOI 10.1037/h0029980
- Corballis, M. C. (1967). Serial Order in Recognition and Recall. *Journal of Experimental Psychology*, 74(1), 99-+. doi:DOI 10.1037/h0024500
- Corballis, M. C., Kirby, J., & Miller, A. (1972). Access to Elements of a Memorized List. *Journal of Experimental Psychology*, 94(2), 185-+. doi:DOI 10.1037/h0032780
- Cowan, N. (1984). On Short and Long Auditory Stores. *Psychological Bulletin*, 96(2), 341-370. doi:Doi 10.1037/0033-2909.96.2.341
- Cowan, N. (2001). The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity. *Behav Brain Sci*, 24(1), 87-114; discussion 114-185.



Cowan, N., Saults, J. S., & Nugent, L. D. (1997). The role of absolute and relative amounts of time in forgetting within immediate memory: The case of tone-pitch comparisons. *Psychonomic Bulletin & Review*, 4(3), 393-397. doi:Doi 10.3758/Bf03210799

Cowan, N., Winkler, I., Teder, W., & Naatanen, R. (1993). Memory Prerequisites of Mismatch Negativity in the Auditory Event-Related Potential (Erp). *Journal of Experimental Psychology-Learning Memory and Cognition*, 19(4), 909-921. doi:Doi 10.1037/0278-7393.19.4.909

Crowder, R. G. (1976). Principles of learning and memory.

Crowder, R. G., & Morton, J. (1969). Precategorical Acoustic Storage *Perception & Psychophysics*, 5(6), 365-&. doi:Doi 10.3758/Bf03210660

D'Agostino, R. B., & Russell, H. K. (2005). Scree Test. In *Encyclopedia of Biostatistics*.

Debener, S., Makeig, S., Delorme, A., & Engel, A. K. (2005). What is novel in the novelty oddball paradigm? Functional significance of the novelty P3 event-related potential as revealed by independent component analysis. *Cognitive Brain Research*, 22(3), 309-321. doi:10.1016/j.cogbrainres.2004.09.006

Dell'Acqua, R., Dux, P. E., Wyble, B., Doro, M., Sessa, P., Meconi, F., & Jolicoeur, P. (2015). The attentional blink impairs detection and delays encoding of visual information: evidence from human electrophysiology. *J Cogn Neurosci*, 27(4), 720-735. doi:10.1162/jocn\_a\_00752

Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *J Neurosci Methods*, 134(1), 9-21. doi:10.1016/j.jneumeth.2003.10.009

Donkin, C., & Nosofsky, R. M. (2012). The structure of short-term memory scanning: an investigation using response time distribution models. *Psychon Bull Rev*, 19(3), 363-394. doi:10.3758/s13423-012-0236-8

Drisdelle, B. L., Aubin, S., & Jolicoeur, P. (2017). Dealing with ocular artifacts on lateralized ERPs in studies of visual-spatial attention and memory: ICA correction versus epoch rejection. *Psychophysiology*, *54*(1), 83-99. doi:10.1111/psyp.12675

Engle, R. W., & Roberts, J. S. (1982). How Long Does the Modality Effect Persist. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *19*(6), 343-346.

Ford, J. M., Roth, W. T., Mohs, R. C., Hopkins, W. F., 3rd, & Kopell, B. S. (1979). Event-related potentials recorded from young and old adults during a memory retrieval task. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *47*(4), 450-459.

Glucksberg, S., & Cowen, G. N. (1970). Memory for Nonattended Auditory Material. *Cognitive Psychology*, *1*(2), 149-156. doi:Doi 10.1016/0010-0285(70)90010-1

Golob, E. J., & Starr, A. (2004). Serial position effects in auditory event-related potentials during working memory retrieval. *J Cogn Neurosci*, *16*(1), 40-52. doi:10.1162/089892904322755548

Grimault, S., Nolden, S., Lefebvre, C., Vachon, F., Hyde, K., Peretz, I., . . . Jolicoeur, P. (2014). Brain activity is related to individual differences in the number of items stored in auditory short-term memory for pitch: evidence from magnetoencephalography. *Neuroimage*, *94*, 96-106. doi:10.1016/j.neuroimage.2014.03.020

Guimond, S., Vachon, F., Nolden, S., Lefebvre, C., Grimault, S., & Jolicoeur, P. (2011). Electrophysiological correlates of the maintenance of the representation of pitch objects in acoustic short-term memory. *Psychophysiology*, *48*(11), 1500-1509. doi:10.1111/j.1469-8986.2011.01234.x

Hockley, W. E., & Corballis, M. C. (1982). Tests of Serial Scanning in Item Recognition. *Canadian Journal of Psychology-Revue Canadienne De Psychologie*, *36*(2), 189-212. doi:DOI 10.1037/h0080637

Johnson, R., Jr., Pfefferbaum, A., & Kopell, B. S. (1985). P300 and long-term memory: latency predicts recognition performance. *Psychophysiology*, *22*(5), 497-507.

Korzyukov, O. A., Winkler, I., Gumenyuk, V. I., & Alho, K. (2003). Processing abstract auditory features in the human auditory cortex. *Neuroimage*, *20*(4), 2245-2258. doi:10.1016/j.neuroimage.2003.08.014

Krause, C. M., Lang, A. H., Laine, M., Kuusisto, M., & Porn, B. (1996). Event-related EEG desynchronization and synchronization during an auditory memory task. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *98*(4), 319-326.

Lefebvre, C., & Jolicoeur, P. (2016). Memory for pure tone sequences without contour. *Brain Research*, *1640*, 222-231. doi:10.1016/j.brainres.2016.02.025

Lefebvre, C., Vachon, F., Grimault, S., Thibault, J., Guimond, S., Peretz, I., . . . Jolicoeur, P. (2013). Distinct electrophysiological indices of maintenance in auditory and visual short-term memory. *Neuropsychologia*, *51*(13), 2939-2952. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2013.08.003

Lopez-Calderon, J., & Luck, S. J. (2014). ERPLAB: an open-source toolbox for the analysis of event-related potentials. *Front Hum Neurosci*, *8*, 213. doi:10.3389/fnhum.2014.00213

Makeig, S., Bell, A. J., Jung, T. P., & Sejnowski, T. J. (1996). Independent component analysis of electroencephalographic data. *Advances in Neural Information Processing Systems* *8*, 8, 145-151.

Makeig, S., Jung, T. P., Bell, A. J., Ghahremani, D., & Sejnowski, T. J. (1997). Blind separation of auditory event-related brain responses into independent components. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *94*(20), 10979-10984. doi:10.1073/pnas.94.20.10979

McEvoy, L., Levanen, S., & Loveless, N. (1997). Temporal characteristics of auditory sensory memory: neuromagnetic evidence. *Psychophysiology*, *34*(3), 308-316.

Morton, J., Crowder, R. G., & Prussin, H. A. (1971). Experiments with Stimulus Suffix Effect. *Journal of Experimental Psychology*, *91*(1), 169-&. doi:DOI 10.1037/h0031844

Murdock, B. B. (1971). Parallel-Processing Model for Scanning. *Perception & Psychophysics*, *10*(4), 289-&. doi:Doi 10.3758/Bf03212827

Nolden, S., Bermudez, P., Alunni-Menichini, K., Lefebvre, C., Grimault, S., & Jolicoeur, P. (2013). Electrophysiological correlates of the retention of tones differing in timbre in auditory short-term memory. *Neuropsychologia*, *51*(13), 2740-2746. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2013.09.010

Nolden, S., Grimault, S., Guimond, S., Lefebvre, C., Bermudez, P., & Jolicoeur, P. (2013). The retention of simultaneous tones in auditory short-term memory: a magnetoencephalography study. *Neuroimage*, *82*, 384-392. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.06.002

Pashler, H. (1988). Familiarity and visual change detection. *Percept Psychophys*, *44*(4), 369-378.

Patterson, J. V., Pratt, H., & Starr, A. (1991). Event-related potential correlates of the serial position effect in short-term memory. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *78*(6), 424-437.

Pelosi, L., Hayward, M., & Blumhardt, L. D. (1998). Which event-related potentials reflect memory processing in a digit-probe identification task? *Brain Res Cogn Brain Res*, *6*(3), 205-218.

Pelosi, L., Holly, M., Slade, T., Hayward, M., Barrett, G., & Blumhardt, L. D. (1992). Wave form variations in auditory event-related potentials evoked by a memory-scanning task and their relationship with tests of intellectual function. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *84*(4), 344-352.

Polich, J. (2007). Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clin Neurophysiol*, *118*(10), 2128-2148. doi:10.1016/j.clinph.2007.04.019

Pratt, H., Michalewski, H. J., Barrett, G., & Starr, A. (1989). Brain potentials in a memory-scanning task. I. Modality and task effects on potentials to the probes. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *72*(5), 407-421.

Ratcliff, R. (1978). A theory of memory retrieval. *Psychological Review*, *85*(2), 59-108.

Ravizza, S. M., Delgado, M. R., Chein, J. M., Becker, J. T., & Fiez, J. A. (2004). Functional dissociations within the inferior parietal cortex in verbal working memory. *Neuroimage*, *22*(2), 562-573. doi:10.1016/j.neuroimage.2004.01.039

Sessa, P., Luria, R., Verleger, R., & Dell'Acqua, R. (2007). P3 latency shifts in the attentional blink: further evidence for second target processing postponement. *Brain Res, 1137*(1), 131-139. doi:10.1016/j.brainres.2006.12.066

Sharbrough, F., Chatrian, G.-E., Lesser, R. P., Luders, H., Nuwer, M., & Picton, T. W. (1991). American Electroencephalographic Society guidelines for standard electrode position nomenclature. *J Clin Neurophysiol, 8*(2), 200-202.

Squires, K. C., Squires, N. K., & Hillyard, S. A. (1975). Decision-related cortical potentials during an auditory signal detection task with cued observation intervals. *J Exp Psychol Hum Percept Perform, 1*(3), 268-279.

Starr, A., & Barrett, G. (1987). Disordered auditory short-term memory in man and event-related potentials. *Brain, 110 (Pt 4)*, 935-959.

Sternberg, S. (1966). High-speed scanning in human memory. *Science, 153*(3736), 652-654.

Sternberg, S. (1969). Memory-scanning: mental processes revealed by reaction-time experiments. *Am Sci, 57*(4), 421-457.

Sternberg, S. (2016). In defence of high-speed memory scanning. *Q J Exp Psychol (Hove), 69*(10), 2020-2075. doi:10.1080/17470218.2016.1198820

Trehub, S. E., Schellenberg, E. G., & Kamenetsky, S. B. (1999). Infants' and adults' perception of scale structure. *J Exp Psychol Hum Percept Perform, 25*(4), 965-975.

Van Selst, M., & Jolicoeur, P. (1994). A Solution to the Effect of Sample Size on Outlier Elimination. *Quarterly Journal of Experimental Psychology, 47*(3), 631-650.

Verleger, R. (1997). On the utility of P3 latency as an index of mental chronometry. *Psychophysiology, 34*(2), 131-156.

Winkler, I., & Cowan, N. (2005). From sensory to long-term memory - Evidence from auditory memory reactivation studies. *Experimental Psychology, 52*(1), 3-20. doi:10.1027/1618-3169.52.1.3

Winkler, I., Karmos, G., & Naatanen, R. (1996). Adaptive modeling of the unattended acoustic environment reflected in the mismatch negativity event-related potential. *Brain Research*, 742(1-2), 239-252. doi:Doi 10.1016/S0006-8993(96)01008-6

### Chapitre 3 : Discussion et conclusion

L'expérience présentée dans le Chapitre 2 de ce mémoire avait pour but de comprendre les modulations dynamiques de la récupération en MCTA. Nous avons utilisé des sons non-verbaux et comparé les effets de position sérielle entre plusieurs conditions de charge tout en s'assurant d'égaliser les durées de stimulation.

La tâche devenait plus difficile avec l'augmentation de la charge mnésique, tel que montré par des TR croissants et des taux de bonnes réponse décroissants. Les données, tel qu'anticipé, ont aussi montré un effet de récence fort, c'est-à-dire que, lorsque la sonde correspondait au dernier son présenté, les TR étaient très courts, de l'ordre de ceux observés dans la condition contrôle pour laquelle aucune récupération n'était nécessaire, et les taux de bonne réponse étaient presque parfaits. Cet effet de récence n'était pas modulé par la condition de charge. Le patron de données, aux positions sérielles autres que la dernière, était toutefois différent de celui observé dans les autres études de MCTA et auquel on se serait attendu. Nous n'avons pas trouvé d'augmentation linéaire des TR, ni de diminution linéaire des taux de bonne réponse de l'avant-dernière position à la première. À part pour la condition de charge deux, pour laquelle les TR étaient un peu plus courts et les taux de bonne réponse meilleurs lorsque la sonde correspondait au premier item, il n'y avait pas de différence dans les données comportementales entre les positions sérielles autres que la dernière, ni entre les conditions de charge.

Le calcul des capacités de mémoire (*Cowan's K*; Cowan, 2001; Pashler, 1988) de chaque participant a également été d'intérêt. Nous nous attendions à ce que les participants aient une capacité d'environ quatre items, or les *K* calculés ont montré que, bien qu'ils soient généralement capables d'encoder deux sons ( $K = 1,64$ ,  $ES = 0,07$  pour la condition de charge deux), ils n'étaient pas capables d'encoder plus de 2,14 sons en moyenne pour la condition de charge quatre et 2,10 sons en moyenne pour la condition de charge six. Étant donnée l'effet de récence très fort, il semble raisonnable de penser que les participants pouvaient retenir le dernier son parfaitement et, en moyenne, un autre son dans l'ensemble mémoire.

Il est possible que le dernier son soit en mémoire échoïque. Une manière d'éviter ceci aurait été d'utiliser un son masquant, c'est-à-dire un son non pertinent à la tâche qui aurait empêché une comparaison directe entre le dernier son entendu et la sonde, séparés par un intervalle silencieux

dans notre cas. Toutefois, les théories sur la MSA décrites dans la section « La mémoire sensorielle » de l'introduction indiquent que tous les sons devraient être présents en mémoire échoïque, puisque la MSA semble durer quelques secondes et, qu'au maximum, dans la condition de charge six, il s'écoulait 3,1 s entre la présentation du premier son et la présentation de la sonde. De plus, les études précédentes effectuées dans notre laboratoire n'ont pas montré de dégradation aussi importante dans la performance, malgré que celles-ci utilisaient les mêmes stimuli et les mêmes intervalles de temps. La seule différence était qu'elles étaient effectuées avec une tâche de comparaison d'ensembles mémoire (*delayed match-to-sample*). Dans l'étude de Lefebvre et al. (2013), les taux de bonne réponse étaient de 98% pour la condition de charge deux, 92% pour la condition de charge quatre et 82% pour la condition de charge six. Les sons, étant les mêmes que ceux utilisés dans l'expérience présentée dans ce mémoire, ne pouvaient pas être recodés verbalement et étaient probablement en MSA. Une autre étude de Lefebvre et Jolicoeur (2016) visait à examiner l'effet du contour, qui est une représentation de l'évolution des fréquences et des intensités dans le temps. En utilisant les mêmes stimuli, ils ont présenté jusqu'à quatre sons à mémoriser, entrecoupés au hasard par des bruits blancs. L'ensemble test contenait le même nombre de sons que l'ensemble mémoire, sans les bruits blancs. Les taux de bonne réponse étaient de 91% pour la condition de charge deux et de 82% pour la condition de charge quatre, soit bien moindre que lorsque le contour peut être comparé directement. Étant donné que, dans notre expérience, le contour n'est d'aucune aide pour effectuer la tâche, il est possible que ce soit la raison pour laquelle la performance est si faible.

L'effet de récence fort que nous avons trouvé, avec le fait que les sons sont probablement tous en MSA, pourrait indiquer qu'il existe un type de mémoire différent dans lequel un son peut être retenu avec une très haute définition. Ceci semble contredire les conclusions faites par Cowan, Sauls et Nugent (1997). Leur expérience, qui consistait à varier la longueur des intervalles de rétention et des intervalles entre les essais dans une tâche simple de comparaison de deux sons, avait montré que la détection de différence entre deux sons était affectée par la présentation préalable d'autres sons. Ceci les avait amenés à suggérer que la mémoire acoustique pure pour un son singulier séparé du motif créé par les autres sons présentés récemment n'existe pas. Nos résultats semblent démontrer le contraire, puisque le dernier son est retenu de manière parfaite indépendamment du nombre de sons présentés avant. Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus dans les expériences examinant l'effet de suffixe (*suffix effect*). Ces expériences visent à



comprendre l'interférence créée par un item qui n'est pas à retenir, présenté après l'ensemble mémoire, dans des tâches auditives le plus souvent verbales, e.g., Crowder et Morton (1969) et Morton, Crowder et Prussin (1971). Les résultats de ces expériences montrent que ce sont les items à la fin de la liste (un ou deux items) qui sont affectés par l'effet de suffixe. Ils proposent que ces derniers items sont dans une forme de mémoire auditive pré-catégorisation (*precategory acoustic store*) qui pourrait très bien être une autre appellation pour la MSA, mais dans un contexte de mémoire auditive verbale. Quoiqu'il en soit, il semble que la qualité de l'encodage des derniers items se dégrade avec le changement du contexte. Dans leur cas, les premiers items ont été encodés sémantiquement, mais le dernier, toujours en MSA, est susceptible de subir une dégradation et de quitter la MSA avant d'avoir été encodé si un masque est présenté. Dans notre cas, au fil de la présentation des sons, il est possible que les sons deviennent encodés en tant que mélodie avec un contour et que le dernier son soit le seul qui reste dans un état pré-catégorisation dans lequel toutes ses caractéristiques sont connues de manière indépendante de la mélodie. Cette hypothèse est en ligne avec une hypothèse appelée enregistrement des régularités plus ancre (*regularity-record plus anchor*) développé dans les paradigmes étudiant la *mismatch negativity* (MMN), une composante PRE induite lorsqu'il y a une déviation par rapport à un patron de sons attendu ou à une régularité (Cowan, Winkler, Teder et Naatanen, 1993; Korzyukov, Winkler, Gumenyuk et Alho, 2003; Winkler, Karmos et Naatanen, 1996). Ces études ont montré l'importance que peut avoir le plus récent item présenté en tant que stimulus réactivant la trace mémoire de la régularité ou servant d'ancre. Pour utiliser l'analogie proposée par Winkler et Cowan (2005), l'ancre serait comme un son permettant d'accorder plusieurs musiciens (typiquement le A, 440 Hz) et permettant de jouer la mélodie, connue, aux bonnes hauteurs. Dans notre expérience, le dernier son est connu nettement et le reste des sons serait une mélodie ayant un contour relatif à cette ancre.

En ce qui concerne les résultats électrophysiologiques, nous avons trouvé les mêmes effets que ceux décrits dans la littérature, i.e., une diminution de l'amplitude de la P3 avec l'augmentation de la charge mnésique (Pelosi et al., 1992; Starr et Barrett, 1987). L'analyse par position sérielle, (lorsque la sonde est présente dans l'ensemble mémoire) a toutefois démontré que l'amplitude de la P3 était significativement plus grande lorsque la sonde correspondait au dernier son en mémoire, similairement aux effets décrits dans la littérature (Chao et Knight, 1996; Golob et Starr, 2004; Patterson et al., 1991). Cependant, leurs résultats montraient principalement une augmentation linéaire de l'amplitude de la P3 avec l'augmentation de la récence, tandis que nos résultats

montrent une P3 moins ample et similaire entre toutes les positions autres que la dernière. De plus, la P3 ne dépendait pas de la charge, celle-ci n'étant pas différente entre les charges lorsque séparée entre les sondes correspondant au dernier son et les sondes correspondant à un autre son que le dernier. L'amplitude de la P3 corrélait également avec les TR et les taux de bonne réponse. Il semble donc que l'amplitude de la P3 ne reflète pas tant la difficulté de la tâche que la force de la trace mnésique, autrement dit, la confiance avec laquelle la correspondance entre la sonde et l'item se fait.

Étant donné qu'il n'y avait pas de différence entre les effets de charge pour les sondes présentes dans l'ensemble mémoire et les sondes absentes de l'ensemble mémoire, nous avons utilisé le même raisonnement pour expliquer les effets de la condition sonde-absente. Nous savons que les participants avaient confiance que la sonde ne correspondait pas au dernier item (générant une P3 ample), mais vu que leurs K indiquent qu'ils ne retenaient, en moyenne, que deux sons, leur confiance en la correspondance, ou non-correspondance, de la sonde était plus faible et égale pour les autres positions, induisant une P3 de faible amplitude. S'il avait été possible de faire une séparation par position sérielle pour ces essais pour lesquels la sonde était absente de l'ensemble mémoire, par exemple en questionnant la présence de la sonde à une position spécifique, nous pensons que nous aurions observé les mêmes effets que dans la condition de sonde présente.

L'ACI a également permis de mieux comprendre les mécanismes dynamiques se produisant durant la récupération en MCTA en dissociant l'activité cérébrale en plusieurs décours temporels d'activation ayant chacun une distribution unique sur le cuir chevelu. Nos résultats suggèrent deux sous-systèmes distincts impliqués dans la mémoire acoustique et dans la récupération. La décomposition du signal a mis en évidence l'activité de la P3. Deux composantes différentes avaient un décours temporel et une distribution cohérente avec la P3, la seule différence étant qu'elles étaient chacune légèrement latéralisées par rapport à l'électrode centrale d'intérêt (POz). Il est possible qu'il y ait une explication à ces deux distributions différentes, qu'il s'agisse de dominance manuelle, de performance globale ou encore d'entraînement musical, mais la taille et la composition de notre échantillon ne nous a pas permis de déterminer la raison de cet effet. Similairement aux effets vus dans les analyses PRE, l'activation dans ces deux composantes était plus forte lorsque la sonde correspondait au dernier son présenté que lorsqu'elle correspondait à n'importe quel autre item. Une autre composante (la composante ICA 4, Figure 5., p.43) semblait

refléter la P3a (Polich, 2007), une activation plus précoce que la P3b (P3) et ayant une distribution sur le cuir chevelu plus antérieure. Cette P3a montrait les mêmes effets que la P3, c'est-à-dire qu'elle était plus ample lorsque la sonde correspondait au dernier son, indépendamment de la charge mnésique.

Enfin, nous avons trouvé une composante intéressante (la composante ICA 4), dans le sens où, contrairement aux composantes reflétant la P3a et la P3b, pour lesquelles l'activation est plus grande pour les sondes correspondant au dernier son, cette composante montrait une activation plus grande pour les sondes correspondant à un des autres sons en mémoire. Cette activation reflétait une négativité antérieure qui commençait plus tard et était soutenue dans le temps. Ces attributs de distribution sur le scalp, de décours temporel, de polarité opposée et d'effet de position sérielle pour les sondes correspondant à un item autre que le dernier suggèrent que cette composante reflète un processus cognitif différent, déployé uniquement lorsque la force de la trace mnésique, ou l'effet d'ancre, ne donne pas de correspondance concluante. Cette composante ACI montre d'ailleurs un décours temporel et une distribution sur le scalp similaire à une composante de PRE qui a été étudiée dans de multiples études effectuées dans notre laboratoire, la négativité antérieure soutenue (SAN ; *sustained anterior negativity*). Il s'agit d'une activation négative mesurée durant l'intervalle de rétention de tâche de MCTA, dont l'amplitude augmente de manière générale avec l'augmentation de la charge mnésique, mais, de manière plus intéressante, corrèle avec la capacité de mémoire réelle des participants (Grimault et al., 2014; Guimond et al., 2011; Lefebvre et Jolicoeur, 2016; Lefebvre et al., 2013; Nolden, Bermudez, et al., 2013; Nolden, Grimault, et al., 2013). Il est possible que le même processus impliqué dans la rétention et produisant la SAN soit impliqué dans la récupération en MCTA. Dans cette situation, il s'agirait de conserver les sons moins bien retenus (c'est-à-dire les sons autres que le dernier) en mémoire afin de les comparer à la sonde. Il s'agirait d'une avenue intéressante pour des études futures, mais le manque de variabilité dans la capacité mnésique des participants dans notre paradigme ne nous a pas permis d'observer une corrélation entre l'amplitude de cette négativité et la capacité.

En conclusion, nous avons montré que la récupération en MCTA est fortement dépendante de la force de la trace mnésique. Nous avons trouvé un effet de récence fort qui est en ligne avec les hypothèses d'enregistrement des régularités plus ancre, montrant que ce dernier item n'est pas seulement en MSA, mais également dans un état dans lequel son identité est connue avec une haute

définition et qui agit comme un point de référence autour duquel les autres sons sont encodés de manière relative et moins définie. Nous suggérons donc que la MCTA purement acoustique est médiée par deux sous-systèmes distincts. Le mécanisme utilisé pour retenir le dernier son est reflété par l'activité de la P3a et de la P3b et ne dépend pas du nombre d'items à retenir. Le mécanisme impliqué dans la rétention et la récupération en MCT des sons autres que le dernier génère des P3a et P3b plus faibles, en lien avec une trace mnésique plus faible, et semble impliquer des mécanismes de rétention actifs reflétés par la SAN. La récupération en mémoire de ces autres sons est affectée par la charge mnésique, la capacité de mémoire étant limitée. Nous avons ainsi été capable de montrer que l'activité corticale est fortement liée à la qualité de la trace mnésique et moins à la difficulté de la tâche. Les ACI nous ont aussi permis de mieux comprendre la dynamique de la récupération en MCTA en soulignant des différences importantes dans le déroulement temporel de l'activité selon le besoin de traitement.

## Références

Atkinson, R. C., Herrmann, D. J. et Wescourt, K. T. (1974). *Search processes in recognition memory*. Communication présentée Theories in cognitive psychology: The Loyola Symposium. Oxford, England: Lawrence Erlbaum.

Atkinson, R. C. et Juola, J. F. (1974). *Search and decision processes in recognition memory*. WH Freeman.

Atkinson, R. C. et Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes (*Psychology of learning and motivation* (Vol. 2, p. 89-195): Elsevier.

Baddeley, A. (2000). The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends Cogn Sci*, 4(11), 417-423.

Baddeley, A. D. et Hitch, G. (1974). Working memory (*Psychology of learning and motivation* (Vol. 8, p. 47-89): Elsevier.

Bell, A. J. et Sejnowski, T. J. (1995). An information-maximization approach to blind separation and blind deconvolution. *Neural Comput*, 7(6), 1129-1159.

Burrows, D. et Okada, R. (1971). Serial Position Effects in High-Speed Memory Search. *Perception & Psychophysics*, 10(4), 305-&. doi: Doi 10.3758/Bf03212831

Chao, L. L. et Knight, R. T. (1996). Prefrontal and posterior cortical activation during auditory working memory. *Brain Res Cogn Brain Res*, 4(1), 27-37.

Clifton, C. et Birenbaum, S. (1970). Effects of Serial Position and Delay of Probe in a Memory Scan Task. *Journal of Experimental Psychology*, 86(1), 69-&. doi: DOI 10.1037/h0029980

Corballis, M. C. (1967). Serial Order in Recognition and Recall. *Journal of Experimental Psychology*, 74(1), 99-+. doi: DOI 10.1037/h0024500

Corballis, M. C., Kirby, J. et Miller, A. (1972). Access to Elements of a Memorized List. *Journal of Experimental Psychology*, 94(2), 185-+. doi: DOI 10.1037/h0032780

Cowan, N. (1984). On Short and Long Auditory Stores. *Psychological Bulletin*, 96(2), 341-370. doi: Doi 10.1037/0033-2909.96.2.341

Cowan, N. (2001). The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity. *Behav Brain Sci*, 24(1), 87-114; discussion 114-185.

Cowan, N., Saults, J. S. et Nugent, L. D. (1997). The role of absolute and relative amounts of time in forgetting within immediate memory: The case of tone-pitch comparisons. *Psychonomic Bulletin & Review*, 4(3), 393-397. doi: Doi 10.3758/Bf03210799

Cowan, N., Winkler, I., Teder, W. et Naatanen, R. (1993). Memory Prerequisites of Mismatch Negativity in the Auditory Event-Related Potential (Erp). *Journal of Experimental Psychology-Learning Memory and Cognition*, 19(4), 909-921. doi: Doi 10.1037/0278-7393.19.4.909

Crowder, R. G. (1976). Principles of learning and memory.

Crowder, R. G. et Morton, J. (1969). Precategorical Acoustic Storage *Perception & Psychophysics*, 5(6), 365-&. doi: Doi 10.3758/Bf03210660

Debener, S., Makeig, S., Delorme, A. et Engel, A. K. (2005). What is novel in the novelty oddball paradigm? Functional significance of the novelty P3 event-related potential as revealed by independent component analysis. *Cognitive Brain Research*, 22(3), 309-321. doi: 10.1016/j.cogbrainres.2004.09.006

Delorme, A. et Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *J Neurosci Methods*, 134(1), 9-21. doi: 10.1016/j.jneumeth.2003.10.009

Engle, R. W. et Roberts, J. S. (1982). How Long Does the Modality Effect Persist. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 19(6), 343-346.

Glucksberg, S. et Cowen, G. N. (1970). Memory for Nonattended Auditory Material. *Cognitive Psychology*, 1(2), 149-156. doi: Doi 10.1016/0010-0285(70)90010-1

Golob, E. J. et Starr, A. (2004). Serial position effects in auditory event-related potentials during working memory retrieval. *J Cogn Neurosci*, 16(1), 40-52. doi: 10.1162/089892904322755548

Grimault, S., Nolden, S., Lefebvre, C., Vachon, F., Hyde, K., Peretz, I., . . . Jolicoeur, P. (2014). Brain activity is related to individual differences in the number of items stored in auditory short-term memory for pitch: evidence from magnetoencephalography. *Neuroimage*, 94, 96-106. doi: 10.1016/j.neuroimage.2014.03.020

Guimond, S., Vachon, F., Nolden, S., Lefebvre, C., Grimault, S. et Jolicoeur, P. (2011). Electrophysiological correlates of the maintenance of the representation of pitch objects in acoustic short-term memory. *Psychophysiology*, 48(11), 1500-1509. doi: 10.1111/j.1469-8986.2011.01234.x

Hockley, W. E. et Corballis, M. C. (1982). Tests of Serial Scanning in Item Recognition. *Canadian Journal of Psychology-Revue Canadienne De Psychologie*, 36(2), 189-212. doi: DOI 10.1037/h0080637

Johnson, R., Jr., Pfefferbaum, A. et Kopell, B. S. (1985). P300 and long-term memory: latency predicts recognition performance. *Psychophysiology*, 22(5), 497-507.

Jung, T. P., Makeig, S., McKeown, M. J., Bell, A. J., Lee, T. W. et Sejnowski, T. J. (2001). Imaging brain dynamics using independent component analysis. *Proceedings of the Ieee*, 89(7), 1107-1122. doi: Doi 10.1109/5.939827

Korzyukov, O. A., Winkler, I., Gumenyuk, V. I. et Alho, K. (2003). Processing abstract auditory features in the human auditory cortex. *Neuroimage*, 20(4), 2245-2258. doi: 10.1016/j.neuroimage.2003.08.014

Krause, C. M., Lang, A. H., Laine, M., Kuusisto, M. et Porn, B. (1996). Event-related EEG desynchronization and synchronization during an auditory memory task. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 98(4), 319-326.

Lefebvre, C. et Jolicoeur, P. (2016). Memory for pure tone sequences without contour. *Brain Research*, 1640, 222-231. doi: 10.1016/j.brainres.2016.02.025

Lefebvre, C., Vachon, F., Grimault, S., Thibault, J., Guimond, S., Peretz, I., . . . Jolicoeur, P. (2013). Distinct electrophysiological indices of maintenance in auditory and visual short-term memory. *Neuropsychologia*, *51*(13), 2939-2952. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2013.08.003

Luck, S. J. (2014). *An introduction to the event-related potential technique*. MIT press.

Makeig, S., Bell, A. J., Jung, T.-P. et Sejnowski, T. J. (1996). *Independent component analysis of electroencephalographic data*. Communication présentée Advances in neural information processing systems.

Makeig, S. et Onton, J. (2011). ERP features and EEG dynamics: an ICA perspective. *Oxford handbook of event-related potential components*, 51-87.

McEvoy, L., Levanen, S. et Loveless, N. (1997). Temporal characteristics of auditory sensory memory: neuromagnetic evidence. *Psychophysiology*, *34*(3), 308-316.

Monsell, S. (1978). Recency, Immediate Recognition Memory, and Reaction-Time. *Cognitive Psychology*, *10*(4), 465-501. doi: Doi 10.1016/0010-0285(78)90008-7

Morton, J., Crowder, R. G. et Prussin, H. A. (1971). Experiments with Stimulus Suffix Effect. *Journal of Experimental Psychology*, *91*(1), 169-&. doi: DOI 10.1037/h0031844

Murdock, B. B. (1971). Parallel-Processing Model for Scanning. *Perception & Psychophysics*, *10*(4), 289-&. doi: Doi 10.3758/Bf03212827

Nees, M. A. et Walker, B. N. (2013). Flexibility of working memory encoding in a sentence-picture-sound verification task. *Journal of Cognitive Psychology*, *25*(7), 800-807. doi: 10.1080/20445911.2013.801846

Neisser, U. (1967). *Cognitive psychology*. East Norwalk, CT, US: Appleton-Century-Crofts.

Nolden, S., Bermudez, P., Alunni-Menichini, K., Lefebvre, C., Grimault, S. et Jolicoeur, P. (2013). Electrophysiological correlates of the retention of tones differing in timbre in auditory short-term memory. *Neuropsychologia*, *51*(13), 2740-2746. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2013.09.010



Nolden, S., Grimault, S., Guimond, S., Lefebvre, C., Bermudez, P. et Jolicoeur, P. (2013). The retention of simultaneous tones in auditory short-term memory: a magnetoencephalography study. *Neuroimage*, 82, 384-392. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.06.002

Pashler, H. (1988). Familiarity and visual change detection. *Percept Psychophys*, 44(4), 369-378.

Patterson, J. V., Pratt, H. et Starr, A. (1991). Event-related potential correlates of the serial position effect in short-term memory. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 78(6), 424-437.

Pelosi, L., Holly, M., Slade, T., Hayward, M., Barrett, G. et Blumhardt, L. D. (1992). Wave form variations in auditory event-related potentials evoked by a memory-scanning task and their relationship with tests of intellectual function. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 84(4), 344-352.

Polich, J. (2007). Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clin Neurophysiol*, 118(10), 2128-2148. doi: 10.1016/j.clinph.2007.04.019

Pratt, H., Michalewski, H. J., Barrett, G. et Starr, A. (1989). Brain potentials in a memory-scanning task. I. Modality and task effects on potentials to the probes. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 72(5), 407-421.

Ratcliff, R. (1978). A theory of memory retrieval. *Psychological Review*, 85(2), 59-108.

Ravizza, S. M., Delgado, M. R., Chein, J. M., Becker, J. T. et Fiez, J. A. (2004). Functional dissociations within the inferior parietal cortex in verbal working memory. *Neuroimage*, 22(2), 562-573. doi: 10.1016/j.neuroimage.2004.01.039

Squires, K. C., Squires, N. K. et Hillyard, S. A. (1975). Decision-related cortical potentials during an auditory signal detection task with cued observation intervals. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 1(3), 268-279.

Starr, A. et Barrett, G. (1987). Disordered auditory short-term memory in man and event-related potentials. *Brain*, 110 (Pt 4), 935-959.

Sternberg, S. (1966). High-speed scanning in human memory. *Science*, 153(3736), 652-654.

Sternberg, S. (1969). Memory-scanning: mental processes revealed by reaction-time experiments. *Am Sci*, 57(4), 421-457.

Sternberg, S. (1975). Memory scanning: New findings and current controversies. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 27(1), 1-32.

Trehub, S. E., Schellenberg, E. G. et Kamenetsky, S. B. (1999). Infants' and adults' perception of scale structure. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 25(4), 965-975.

Verleger, R. (1997). On the utility of P3 latency as an index of mental chronometry. *Psychophysiology*, 34(2), 131-156.

Winkler, I. et Cowan, N. (2005). From sensory to long-term memory - Evidence from auditory memory reactivation studies. *Experimental Psychology*, 52(1), 3-20. doi: 10.1027/1618-3169.52.1.3

Winkler, I., Karmos, G. et Naatanen, R. (1996). Adaptive modeling of the unattended acoustic environment reflected in the mismatch negativity event-related potential. *Brain Research*, 742(1-2), 239-252. doi: Doi 10.1016/S0006-8993(96)01008-6