

Université de Montréal

# **Étude électrophysiologique de la mémoire à court terme auditive**

par

Synthia Guimond

Département de psychologie

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures  
En vue de l'obtention du grade de M. Sc. en psychologie

Mai, 2011

© Synthia Guimond, 2011

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures et postdoctorales

Ce mémoire intitulé:

Étude électrophysiologique de la mémoire à court terme auditive

Présenté par :  
Synthia Guimond

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Isabelle Peretz, président-rapporteur  
Pierre Jolicœur, directeur de recherche  
Sylvie Belleville, membre du jury

## Résumé

La présente étude s'intéresse aux mécanismes neuronaux qui sous-tendent la rétention en mémoire à court terme auditive (MCTA) en utilisant la technique des potentiels reliés aux événements (PRE). Dans l'Expérience 1, nous avons isolé une composante de PRE, nommée SAN pour « sustained anterior negativity ». La SAN augmentait en amplitude négative plus le nombre de sons à maintenir en MCTA augmentait. Cet effet de charge était présent, bien que la durée totale des stimuli restait la même entre les conditions. L'effet de charge observé par la SAN dans l'Expérience 1 disparaissait dans l'Expérience 2, où les mêmes sons étaient utilisés, mais où la mémorisation de ceux-ci n'était plus requise. Finalement, dans l'Expérience 3, la tâche de MCTA a été effectuée avec et sans suppression articulatoire durant l'intervalle de rétention. L'effet de charge trouvé dans l'Expérience 1 était de nouveau observé, lorsque les participants faisaient la tâche de suppression articulatoire ou non. Ces résultats suggèrent que la SAN reflète l'activité nécessaire pour le maintien des objets acoustiques dans un système de MCTA qui serait distinct de la répétition phonologique.

**Mots-clés:** Mémoire à court terme auditive, mémoire humaine, électroencéphalographie, potentiels reliés aux événements, suppression articulatoire

## **Abstract**

We studied the neuronal mechanisms that implement acoustic short-term memory (ASTM) for pitch using event-related potentials (ERP). Experiment 1 isolated an ERP component, the sustained anterior negativity (SAN), that increased in amplitude with increasing memory load in ASTM using stimuli with equal duration at all memory loads. The SAN load effect found in Experiment 1, when pitch had to be remembered to perform the task, was absent in Experiment 2 using the same sounds when memory was not required. In Experiment 3 the memory task was performed without or with concurrent articulatory suppression during the retention interval, to suppress rehearsal via an articulatory loop. Load-related effects found in Experiment 1 were found again, whether participants engaged in concurrent suppression or not. The results suggest that the SAN reflects activity required to maintain pitch objects in an ASTM system that is distinct from articulatory rehearsal.

**Keywords:** Acoustic short-term memory, human memory, electroencephalography, event-related potentials, articulatory suppression

## Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Liste des tableaux.....	iv
Liste des figures.....	v
Liste des abréviations.....	vii
Remerciements.....	viii
Avant-propos.....	ix
Introduction.....	1
Modèles théoriques de la MCT.....	1
Neuroimagerie et MCTA.....	4
Électroencéphalographie et MCTA.....	7
Article (accepté pour publication dans <i>Psychophysiology</i> ).....	12
Experiment 1.....	18
<i>Method</i> .....	18
<i>Results</i> .....	22
<i>Discussion</i> .....	26
Experiment 2.....	27
<i>Method</i> .....	28
<i>Results</i> .....	29
<i>Discussion</i> .....	32
Experiment 3.....	33
<i>Method</i> .....	35
<i>Results</i> .....	36
<i>Discussion</i> .....	39
General Discussion.....	41
Conclusion.....	46
Références.....	51

## Liste des tableaux

*Tableau 1.* Mean ERP voltage ( $\mu\text{V}$ ) for each experiment as function of Load (1 vs. 2)...25

## Liste des figures

- Figure 1.* Results from Experiment 1: Scalp topography of the mean voltage difference between the two load conditions over the N1 time interval (110–140 ms post-tone onset) and the SAN interval (1100–1700 ms post-tone onset).....23
- Figure 2.* Results from Experiment 1: Grand average ERP waveforms in the two load conditions at the electrode sites of interest (AF3, F3, FC3, AFz, Fz, FCz, AF4, F4, and FC4) during the entire trial. The retention interval began 200 ms and ended 2200 ms after tone onset.....24
- Figure 3.* Results from Experiment 2: Scalp topography of the mean voltage difference between the two load conditions over the N1 time interval (110–140 ms post-tone onset) and the SAN interval (1100–1700 ms post-tone onset).....30
- Figure 4.* Results from Experiment 2: Grand average ERP waveforms in the two load conditions at the electrode sites of interest (AF3, F3, FC3, AFz, Fz, FCz, AF4, F4, and FC4) during the entire trial. The silent interval began 200 ms and ended 2200 ms after tone onset.....31
- Figure 5.* Results from Experiment 3: Scalp topography of the mean voltage difference between the two load conditions over the SAN time interval (1100–1700 ms post-tone onset) for the suppression and no-suppression conditions.....37

*Figure 6.* Results from Experiment 3: Grand average ERP waveforms in the two load conditions at the electrode sites of interest (AF3, F3, FC3, AFz, Fz, FCz, AF4, F4, and FC4) during the entire trial for each articulatory suppression condition. The retention interval began 200 ms and ended 2200 ms after tone onset.....38



## Liste des abréviations

EEG : électroencéphalographie

IRMf : imagerie par résonance magnétique fonctionnelle

MCT : mémoire à court terme

MCTA : mémoire à court terme auditive

MCTV : mémoire à court terme visuelle

MEG : magnétoencéphalographie

ms : milliseconde

PRE : potentiels reliés aux événements

ASTM: acoustic short-term memory

BOLD: blood-oxygen-level dependent

CNV: contingent negativity variation

dB: decibel

EEG: electroencephalography

ERP: event-related potentials

fMRI: functional magnetic resonance imaging

HEOG: horizontal electrooculogram

Hz: Hertz

ICA: independent component analysis

MEG: magnetoencephalography

MSE: mean squared error

SAN: sustained anterior negativity

SEM: standard error of the mean

SPCN: sustained posterior contralateral negativity

STM: short-term memory

$\mu$ V: microvolt

VEOG: vertical electrooculogram

## Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, Pierre Jolicœur, d'avoir cru en moi et de m'avoir permis de m'épanouir en tant qu'étudiante et jeune chercheuse dans son laboratoire au cours des dernières années. De par son intelligence, sa passion pour la recherche, sa rigueur et son sens de l'éthique, il m'a énormément appris.

Je voudrais ensuite remercier ma famille pour leurs encouragements, ainsi que mon conjoint Pierre-Guy, qui m'a toujours soutenu et qui m'a permis d'avancer, tant dans ma vie personnelle que professionnelle. Je voudrais également remercier mes amis, qui se reconnaîtront en lisant ceci, d'avoir partagé mes succès, mais aussi les moments plus difficiles et de m'avoir aidée à conserver un sain équilibre de vie.

Merci à tous mes collègues avec qui j'ai pu partager le plaisir de faire de la recherche et spécialement à ceux qui m'ont aidée à écrire l'article qui est présenté dans ce mémoire. Merci aussi aux assistants techniques, qui m'ont aidée dans la collecte des données. Finalement, merci à Pia Amping pour son aide au niveau de la programmation des expériences et à Bernard Bouchard de s'être chargé de la création des sons.

## Avant-propos

Le présent mémoire s'intéresse à la mémoire à court terme auditive (MCTA) ainsi qu'aux mécanismes neuronaux qui la sous-tendent. Au cours des dernières années, la MCTA a été moins étudiée que la mémoire à court terme visuelle (MCTV). Pourtant, la MCTA est souvent sollicitée dans nos interactions avec l'environnement, que ce soit lorsque nous devons retenir que la cloche de la fin des cours a sonné, lorsque nous voulons maintenir un numéro de téléphone dicté, ou bien lorsque notre patron nous demande verbalement d'aller chercher un dossier.

Considérant l'intérêt majeur pour l'étude de la MCTV, nous avons exploré les différentes méthodes utilisées par les chercheurs, pour étudier les mécanismes neuronaux y étant reliés. Nous nous sommes donc intéressés aux études ayant la MCTV comme sujet principal et plus précisément aux études utilisant l'électroencéphalographie (EEG). L'étude de Vogel et Machizawa, publiée en 2004 dans *Nature*, examinait une composante des potentiels reliés aux événements (PRE) enregistrée au niveau des électrodes occipitales latérales et postérieures pariétales. Cette composante augmentait en activité de façon négative, plus le nombre d'items à maintenir en MCTV augmentait. Plusieurs questionnements ont alors émergé. Pourrait-il y avoir aussi une composante des PRE semblable qui nous permettrait d'évaluer la capacité en MCTA? Comment se comporterait-elle et où serait-elle localisée? Comment pourrions-nous isoler l'activité reliée au maintien en MCTA sans que celle-ci soit mélangée avec d'autres types d'activités comme le langage?

Ces questionnements ont motivé et influencé notre démarche scientifique. Conséquemment, au sein de notre laboratoire, nous avons créé divers paradigmes expérimentaux cherchant à isoler une composante des PRE liée au maintien de l'information en MCTA. Nous avons utilisé dans ces paradigmes des sons purs, afin d'éviter tout chevauchement avec d'autres types d'activations causées par des aspects phonologiques, sémantiques ou autres, pouvant provenir de stimuli acoustiques plus complexes. L'article présenté dans ce travail est donc composé de trois expériences complémentaires. Celles-ci font état des résultats obtenus à l'aide d'un de ces paradigmes pour lequel j'étais la principale investigatrice.

L'idée originale du paradigme utilisé résulte d'une réunion à laquelle Pierre Jolicœur, François Vachon et moi-même avons participé. J'étais responsable de la cueillette des données des deux premières expériences. J'ai réalisé la quasi-totalité des analyses présentées dans le papier; Sophie Nolden a particulièrement contribué à l'Expérience 3, avec la cueillette des données, l'analyse des données comportementales, ainsi que les pré-analyses PRE. Finalement, j'ai rédigé l'article, en tenant compte des commentaires des coauteurs, qui m'ont été d'une aide précieuse.

## Introduction

Imaginez ce que serait votre vie si vous ne pouviez pas mémoriser quoi que ce soit. Si vous ne pouviez pas vous rappeler de ce que vous avez fait hier, de ce que vous devez faire demain, ou même de ce que vous étiez en train de faire il y a 5 secondes, il n'y aurait alors ni passé, ni futur, ni présent. La mémoire est donc une faculté cognitive fondamentale dans notre vie et nos interactions avec l'environnement. Elle régit la plupart de nos opérations mentales ainsi que l'essentiel de nos activités quotidiennes. Cela explique pourquoi la mémoire humaine fait l'objet de fascination et d'un grand nombre d'études scientifiques. Dans le cadre de ce travail, nous nous intéresserons principalement à la mémoire qui nous permet de maintenir de l'information sur une courte période de temps : la mémoire à court terme (MCT).

Dans un premier temps, les principaux modèles théoriques traitant de la MCT seront présentés en situant plus précisément l'intérêt d'étudier la MCT auditive (MCTA). Par la suite, une revue des principaux résultats obtenus par les chercheurs afin de localiser les régions cérébrales reliées au maintien de l'information en MCTA sera exposée. Finalement, les quelques études utilisant l'électroencéphalographie et s'étant intéressées à la rétention en MCTA seront expliquées afin d'introduire l'article présenté dans ce mémoire.

### Modèles théoriques de la MCT

La mémoire est un processus cognitif complexe. Au fil des années, les chercheurs ont divisé la mémoire en différentes catégories en fonction de leur durée, du type d'informations qu'elles maintiennent et du type de structures cérébrales qui les soutiennent (Bear, Connors & Pradiso, 2007). Atkinson et Shiffrin (1968) ont été des pionniers

quant à l'établissement d'une théorie portant sur la division de la mémoire. D'après ces chercheurs, la mémoire se divise en trois composantes : le registre sensoriel, qui est responsable de la réception de l'information par nos différents sens; la mémoire à court terme, qui est responsable de maintenir cette information sur une courte période de temps et qui possède une capacité limitée; et la mémoire à long terme, qui permet de maintenir l'information jugée importante sur de longues périodes de temps, voir même des années. Si l'information n'est pas répétée lorsqu'elle est en MCT, elle se perd après quelques secondes. Pour Baddeley (1986, 1990, 2001) la MCT est composée de différents systèmes spécialisés dans le stockage temporaire de l'information : la boucle phonologique, responsable de l'information liée au langage; le calepin visuo-spatial, responsable de l'information visuelle; et le centre exécutif, qui sélectionne et intègre l'information. Une mémoire tampon épisodique est aussi reliée au centre exécutif. Elle modélise l'information provenant de l'environnement et la rend manipulable dans le cadre de résolution de problèmes. Ces systèmes sont aussi limités dans leur capacité par des mécanismes responsables de la distribution des ressources nécessaires au stockage.

Le modèle de Baddeley (1986, 1990, 2001) ne spécifie pas comment l'information auditive non verbale est traitée en MCT. Selon Berz (1995), une boucle de mémoire musicale viendrait se rattacher au centre exécutif du modèle de la MCT de Baddeley (1990). Elle agirait au même titre que la boucle phonologique ou que le calepin visuo-spatial, mais traiterait le matériel auditif non verbal. Selon cet auteur, cette boucle agirait de façon indépendante à la boucle phonologique. Tel que rapporté par Berz (1995), une différence a été observée au niveau des effets de récence dans les tâches de mémoire

utilisant du matériel verbal et du matériel musical (Roberts, 1986). Il existerait aussi une différence entre le niveau de distraction causée par le langage et le niveau de celle causée par l'information purement musicale, lors de tâches de compréhension de lecture (Henderson, Crew & Barlow, 1995). Ces résultats viennent supporter l'existence d'une boucle distincte qui encode et traite le matériel musical.

À l'opposé, Schendel et Palmer (2007) proposent que le matériel musical soit traité en MCT par la boucle phonologique. Les résultats de leurs recherches ont démontré que lorsqu'on demande aux participants de faire de la suppression articulatoire, c'est-à-dire répéter un mot sans cesse durant le moment de rétention, cela vient diminuer de façon significative les performances des sujets, même lorsque le matériel auditif à mémoriser est non verbal. Cela suppose qu'il n'existerait pas de boucle musicale totalement indépendante de la boucle phonologique pour le traitement des sons en MCT.

Le modèle de Baddeley (1986, 1990, 2001), bien que très populaire au cours des dernières années, est un modèle théorique auquel nous devons constamment ajouter de nouvelles composantes au fur et à mesure que nous trouvons empiriquement des systèmes de MCT indépendants des modules existants. D'autres chercheurs ont alors proposé une approche plus globale de la MCT qui tient compte des récentes études en neuroimagerie. Cette approche suppose que le cortex primaire unimodal maintient les représentations de base, tandis que les associations multimodales dans les zones exécutives, telles que le cortex pariétal postérieur et préfrontal, ajustent, recodent et ordonnent l'information en MCT (Cowan, 2008; D'Esposito, 2007; D'Esposito, Postle, & Rypma, 2000; Goldman-Rakic, 1987; Petrides, 1991; Petrides, 2005; Postle, 2006; Postle, Berger, & D'Esposito,

1999; Ruchkin, Grafman, Cameron , & Berndt, 2003). Un aspect intéressant de ce point de vue est qu'il ne nécessite pas que l'information soit transférée à différents modules indépendants pour son maintien et son traitement ultérieur. Selon cette théorie, ce serait plutôt les structures spécialisées présentes dans le cerveau, permettant la représentation de l'information, qui en assureraient aussi son maintien.

Par conséquent, la MCT de dimensions acoustiques, comme la hauteur sonore, devrait se traduire en partie par l'activation prolongée des régions du cerveau qui soutiennent le traitement de la hauteur sonore. On s'attend donc à ce que ces régions soient distinctes de celles impliquées dans la mémoire pour la couleur, par exemple. Ce modèle n'exclut toutefois pas la présence de mécanismes aidant au maintien de l'information, comme le mécanisme de répétition qui peut être utilisé afin de rafraîchir les représentations. Il faut bien faire la distinction entre l'information qui est maintenue en tant que « représentation » et les mécanismes qui peuvent aider au maintien en MCT, comme la répétition de l'information. L'étude de la mémoire à court terme auditive (MCTA) devient donc intéressante dans l'optique où elle nous permet de préciser les modèles théoriques existants sur la MCT.

#### Neuroimagerie et MCTA

La majorité des études en neuroimagerie qui ont comme sujet la MCTA se sont attardées au moment de l'encodage ou lors de la tâche de reconnaissance (Conley, Michalewski, & Starr, 1999; Chao & Knight, 1996; Pratt, Michalewski, Barrett, & Starr, 1989a, Pratt, Michalewski, Patterson, & Starr, 1989b; Pelosi, Hayward, & Blumhardt, 1998; Kaufman, Curtis, Wang, & Williamson, 1992). Ces études ne permettent donc pas de



comprendre précisément ce qui se produit lors du maintien de l'information en MCTA. Seulement un petit nombre d'études se sont penchées sur les mécanismes reliés à la rétention en MCTA. Celles l'ayant fait ont utilisé différents types de stimuli, souvent complexes ou à connotation verbale, ainsi que différents paradigmes et méthodologies, ce qui complique l'interprétation des résultats. Il n'y a donc pas de consensus actuel sur les régions du cerveau qui soutiennent le maintien en MCTA et il est difficile de tirer des conclusions claires à ce sujet. Toutefois, il est intéressant de dresser un portrait des résultats jusqu'à maintenant obtenus.

Leiberg, Lutzenberger, et Kaiser (2006) font partie des chercheurs ayant étudié le maintien en MCTA. Pour ce faire, ils ont demandé aux participants de retenir entre une et trois syllabes, prononcées par une voix féminine. Ils ont enregistré les champs magnétiques associés à l'activité du cerveau en utilisant la magnétoencéphalographie (MEG) et ils ont axé leurs analyses sur l'activité enregistrée au cours de l'intervalle de rétention. Ils ont trouvé une augmentation de l'amplitude des ondes bêta et alpha dans le lobe temporal droit et dans le lobe préfrontal droit. Selon eux, l'activité bêta refléterait l'encodage en mémoire et l'activité alpha, les mécanismes de contrôle exécutif. Koelsch et al. (2009), avec l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), ont observé une activation du cortex prémoteur ventral, du cortex prémoteur dorsolatéral, du sillon intrapariétal, du planum temporal, de l'insula antérieure et supérieure, du gyrus frontal inférieur et des aires motrices supplémentaires au cours de la rétention en MCTA avec du matériel verbal et des sons variant en hauteur sonore. Pour le matériel verbal, ils ont remarqué une activation supplémentaire dans le gyrus subcentral. D'après Koelsch et al. (2009), l'architecture

fonctionnelle du cerveau lors du maintien du matériel verbal auditif serait donc semblable à ce qui se passe pendant le maintien de la hauteur sonore. La mémoire de la hauteur sonore et la mémoire des phonèmes seraient donc reliées aux aires sensori-motrices du cerveau. Zatorre et Samson (1991) se sont aussi intéressés au maintien de la hauteur sonore lors d'une tâche de MCTA. Ils ont comparé des patients qui avaient une lésion liée à l'épilepsie réfractaire avec des sujets contrôles, afin de mieux comprendre les mécanismes neuronaux qui sous-tendent la MCTA. Une différence a été trouvée entre les deux groupes lorsqu'il y avait des bruits qui interféraient entre les deux sons cibles : les patients présentant une lésion du gyrus temporal droit avaient plus de difficulté à réaliser la tâche. Ceci suggère que cette structure est importante pour le maintien de la hauteur sonore dans la MCTA. Selon Zatorre, Evans, et Meyer (1994), le maintien de la hauteur sonore implique l'interaction du lobe temporal droit et du lobe frontal droit. Leurs résultats sont basés sur des mesures IRMf, pour lesquelles la distinction entre l'encodage, le maintien et la reconnaissance est difficile à établir, étant donné la lenteur de l'enregistrement du signal dépendant du niveau d'oxygénation cérébrale (signal BOLD).

Constatant le manque d'homogénéité à travers les résultats précédemment exposés, ainsi que la difficulté à tirer des conclusions claires sur les mécanismes neuronaux sous-jacents au maintien de l'information en MCTA, un processus de réflexion portant sur la meilleure méthodologie à employer pour l'étude du maintien de l'information en MCTA s'imposait.

## Électroencéphalographie et MCTA

L'électroencéphalographie (EEG) est une technique qui nous permet d'enregistrer, à l'aide d'électrodes disposées sur le cuir chevelu, l'activité électrique produite par l'activation synchronisée des neurones du cerveau. Lorsque nous faisons la moyenne de l'activité électrique produite à un moment donné lors d'une tâche cognitive réalisée plusieurs fois, nous parlons alors de potentiels liés aux événements (PRE). Cette technique, en plus d'être peu coûteuse, offre de grands avantages au niveau de sa précision temporelle. Elle nous permet d'isoler l'activité électrique liée aux mécanismes cognitifs à la milliseconde près. Elle est donc une méthode idéale afin de cibler l'activité produite lors du maintien de l'information en MCT, en l'occurrence, le maintien de l'information auditive.

Très peu d'études ont examiné la rétention en MCTA avec l'aide de l'EEG. Lang, Starr, Lang, Lindinger, and Deecke (1992) ont étudié l'activité électrique cérébrale durant le maintien de stimuli auditifs (notes de piano, chiffres présentés auditivement) et de stimuli visuels (chiffres présentés visuellement). Le nombre de stimuli à maintenir était constant dans toutes les conditions. Ils ont observé que le maintien des notes de pianos en MCT provoquait des ondes plus négatives lors de la rétention que le maintien des chiffres présentés auditivement. Ils ont également remarqué que la distribution du signal enregistré sur le scalp, lors de la rétention des chiffres présentés auditivement, était plus négative aux électrodes situées en frontal en comparaison avec la distribution du signal lors du maintien des chiffres présentés visuellement. Ces résultats suggèrent qu'il pourrait y avoir des

mécanismes neuronaux spécifiquement reliés au maintien des sons en MCTA pouvant être détectés à l'aide de l'EEG.

Ruchkin et al. (1997), ont fait varier la charge en MCT, en variant le nombre d'items à maintenir (dans le présent cas, des syllabes présentées auditivement ou visuellement). Ils ont observé une composante qui devenait de plus en plus négative lorsque la charge en mémoire augmentait. La variation de la charge est un moyen puissant d'étudier les corrélats neuronaux qui sous-tendent la MCT. Cette technique repose sur le postulat que plus la charge en MCT augmente, plus il y a de neurones activés, donc plus le signal enregistré devrait être important. Ruchkin et al. (1997) ont remarqué que la composante devenait plus négative lors du maintien de stimuli auditifs que lors du maintien de matériel visuel. La composante avait une distribution sur le scalp légèrement décentrée vers la gauche pour les deux modalités, mais dans le cas du maintien des stimuli auditifs, la composante était plus négative et moins latéralisée. Ils ont donc supposé que la négativité frontale enregistrée pour les stimuli auditifs était constituée de deux composantes : une première provoquant l'activation focalisée dans l'hémisphère gauche (présente également pour la modalité visuelle et qui pourrait être liée à la boucle phonologique) et une seconde, plus négative et bilatérale, présente uniquement lors du maintien de stimuli auditifs.

Ruchkin et al. (1997) ont utilisé des stimuli qui peuvent activer plusieurs systèmes sous-jacents. En fait, ils ont utilisé des stimuli (syllabes) qui pouvaient être recodés par des codes verbaux, phonologiques, sémantiques, visuels ou auditifs. Ainsi, il est difficile de relier l'activité du cerveau qu'ils ont observée à un sous-système de mémoire spécifique. Dans le présent travail, nous nous concentrons donc sur la rétention de l'information

auditive spécifiquement, en minimisant les contributions potentielles provenant des autres systèmes de mémoire (par exemple, phonologique, verbale, sémantique ou lexicale).

Tout récemment, Lefebvre et al. (2011) ont étudié le maintien des sons variant au niveau de la hauteur sonore en MCTA avec la technique des PRE. Ils ont isolé une composante de PRE présente pendant le maintien de l'information auditive. Cette dernière augmentait en négativité en fonction du nombre de sons par séquence (2-4-6) à maintenir en mémoire. Ils ont nommé cette composante SAN, pour « sustained anterior negativity ».

Lefebvre et al. (2011) ont ajouté des bruits blancs présentés au début des séquences de sons qu'ils présentaient, pour qu'il y ait toujours sept stimulations sonores lors de l'encodage. Il y avait donc un bruit blanc présenté avant les séquences de six sons, trois bruits blancs avant celles de quatre sons et cinq bruits blancs avant celles de deux sons. Ruchkin et al. (1997) avaient aussi égalisé les séquences de syllabes qu'ils présentaient aux participants, en y ajoutant des fredonnements. Égaliser la durée des séquences permet de résoudre certains problèmes intrinsèques à l'utilisation de l'EEG, comme l'accumulation de l'activité électrique produite par chaque stimulation. L'ajout de bruits blancs ou de fredonnements ne permet toutefois pas de régler les différences dans la durée du matériel pertinent à encoder à travers les conditions. Dans Lefebvre et al. (2011) par exemple, chaque son à mémoriser durait 100 ms. Les participants devaient donc mémoriser des séquences de 200 ms, lorsqu'il y avait 2 sons et des séquences de 400 ms, lorsqu'il y avait 4 sons. Il est donc difficile de s'assurer que les différences d'activation observées entre les différentes conditions de charge en mémoire soient dues à l'augmentation du nombre de

sons dans les séquences, à l'augmentation de la durée totale du matériel acoustique à maintenir en MCTA, ou bien à un mélange de ces deux facteurs.

La présentation de séquences de sons variant en hauteur sonore lors de l'encodage amène un autre problème qui nuit à l'interprétation des résultats. En fait, en plus des différentes fréquences (en Hertz) qui déterminent la hauteur sonore des sons, les participants pouvaient aussi maintenir le contour mélodique, c'est-à-dire les changements de direction en hauteur (aigu à grave; grave à aigu) présents dans la séquence de sons. Il est donc difficile de conclure que les résultats obtenus par Lefebvre et al. (2011) soient dus à l'augmentation du nombre de sons dans les séquences ou bien aux différences dans la complexité des contours mélodiques.

L'étude présentée dans ce mémoire avait pour but d'élaborer un paradigme nous permettant d'étudier la MCTA en simplifiant l'interprétation des résultats. Pour ce faire, nous devons utiliser du matériel acoustique n'engageant pas d'autres systèmes de mémoire, ce qui a motivé le choix d'utiliser des sons variant seulement au niveau de la hauteur sonore. De plus, nous devons trouver une façon de faire varier la charge en MCT (le nombre de sons) sans que la durée du matériel à encoder varie et sans qu'un contour mélodique puisse avoir une incidence sur les résultats. Pour ce faire, nous avons développé un paradigme dans lequel il y avait deux conditions de charge : une première dans laquelle le même son était présenté dans les deux oreilles des participants (charge 1) et une deuxième dans laquelle deux sons possédant différentes hauteurs sonores étaient présentés simultanément, un dans chaque oreille des participants (charge 2). Dans une première expérience, nous avons tenté d'isoler la SAN liée à l'augmentation de la charge en MCTA.

Dans une deuxième expérience, servant de contrôle, nous avons utilisé les mêmes paramètres méthodologiques, avec une tâche différente afin d'éliminer toute forme de maintien en MCTA. Dans une troisième expérience, les participants devaient effectuer la tâche de MCTA élaborée dans la première expérience. Dans la moitié des essais, les participants devaient effectuer une tâche de suppression articulatoire, c'est-à-dire qu'ils devaient compter de 1 à 10 pendant qu'ils maintenaient les sons en MCTA. Cette dernière expérience avait pour but d'étudier l'importance de la répétition phonologique dans le maintien des sons en MCTA ainsi que l'impact de sa suppression sur la SAN. L'article qui suit expose les résultats obtenus à l'aide de ces trois expériences.

**Article (accepté pour publication dans *Psychophysiology*)**

Electrophysiological correlates of the maintenance of the representation of pitch objects in  
acoustic short-term memory.

Synthia Guimond<sup>1</sup>, François Vachon<sup>1,2</sup>, Sophie Nolden<sup>1,3</sup>, Christine Lefebvre<sup>1</sup>, Stephan  
Grimault<sup>1,4</sup>, & Pierre Jolicœur<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Université de Montréal, Canada

<sup>2</sup>Université Laval, Canada

<sup>3</sup>University of Würzburg, Germany

<sup>4</sup>Centre National de la Recherche Scientifique, France



Short-term memory (STM) is the ability to retain information over a short period of time, on the order of several seconds. Models of STM often assume that specialized subsystems maintain information from different sensory inputs (e.g., Brooks, 1968), and a central control system coordinates the flow of information through the system (Atkinson & Shiffrin, 1968). For example, Baddeley (1986, 2001; Baddeley & Hitch, 1974) proposed that verbal information is maintained in a dedicated subsystem called the phonological loop consisting of a passive storage buffer (the phonological store) and an articulatory control process, whereas visual-spatial information is maintained in a distinct subsystem called the visuospatial sketchpad. Information in these subsystems would be selected and coordinated by a central executive system. In its present form, Baddeley's model does not account for the retention of non-verbal acoustic material or recent neuroimaging results, and it may require an ever-expanding number of specialized buffers for different types of information. Positing a subsystem specifically dedicated to non-verbal auditory information, perhaps a 'tonal loop' as suggested by Pechman and Mohr (1992) and Berz (1995), would palliate the first but leave the potential problem of needing to add more subsystems later.

Another interesting view, not entirely at odds with the one outlined above, proposes realistic neural instantiations based on knowledge gained from neuropsychological and brain imaging work. It supposes that primary unimodal cortex maintains basic representations while multi-modal association/executive areas, such as prefrontal and posterior parietal cortex, modulate, recode, order, and generally further operate on the representations held in posterior association cortices (Cowan, 2008; D'Esposito, 2007; D'Esposito, Postle, & Rypma, 2000; Goldman-Rakic, 1987; Petrides, 1991; Petrides, 2005;

Postle, 2006; Postle, Berger, & D'Esposito, 1999; Ruchkin, Grafman, Cameron, & Berndt, 2003). This view does not require information to be transferred to independent buffers for maintenance and further processing, but rather makes use of existing specialized infrastructure for representation and, perhaps, simple maintenance. Hence, the short-term retention of basic acoustic dimensions, such as pitch, should be reflected, in part, by the prolonged activation of the brain regions that support the processing of pitch, which would be distinct from those involved in memory for color, for example. The study of the neural mechanisms underlying acoustic short-term memory (ASTM) is thus critical in understanding human brain function.

The main goal of this article was to elucidate brain mechanisms that mediate the maintenance of representations of basic acoustic information in ASTM, in particular the pitch of perceived sounds, using event-related brain potentials (ERPs). A number of ERP studies have examined STM for different types of information. For example, Lang, Starr, Lang, Lindinger, and Deecke (1992) examined brain electrical activity during the retention of auditory stimuli (piano tones, spoken digits) and visual stimuli (visually-presented digits). Memory load (i.e. the number of to-be-remembered items) was kept constant in all conditions. The authors found that the maintenance of piano tones produced a larger negative wave during retention than the maintenance of spoken digits. They also found a modality-specific difference in the topography of this long-duration slow wave triggered by digits, which was more negative at frontal sites for auditory than for visual inputs. These results suggest the existence of neuronal mechanism specialized for memory of acoustic properties of auditory stimuli.

Ruchkin et al. (1997) also found a larger and less lateralized negativity for memory for auditory stimuli than for visual material. Importantly, they observed similar negative slow waves during the retention interval when the number of objects to be held in memory was varied. Varying the memory load is a good way to isolate the neuronal mechanisms related to STM. This is based on the assumption that an increase in the number of items to be maintained in STM will cause an increase in the activity of neurons working to maintain this information in an active state. Ruchkin et al. (1997) used stimuli that could activate multiple underlying systems, however. Indeed, they used stimuli (syllables) that could be recoded into verbal codes, phonological codes, visual codes, or any combination of these codes, in addition to their sensory characteristics. Given that such stimuli are endowed with the power to engage various memory subsystems, it is rather difficult to relate the pattern of brain activity they observed specifically to ASTM.

In the present work, we focus on the retention of information about pitch while minimizing potential contributions from other memory systems (e.g., phonological, verbal, semantic, lexical). Before we explain our own experiments, we will describe a recent ERP study by Lefebvre et al. (2011) in which the memory load was manipulated and the characteristics of the material to encode were controlled. Lefebvre et al. (2011) identified an ERP component specifically related to the retention of sequences of sounds in ASTM. They called the component the SAN, for sustained anterior negativity. This ERP component, derived with a mastoid reference, had a scalp distribution with a clear maximum at the fronto-central electrodes and became increasingly more negative as the number of representations to be remembered increased. This increase in amplitude with

memory load was observed during the retention interval of a simple memory task, but not in the control task involving the same stimulus presentations, showing this brain response is not an automatic consequence of stimulus presentation.

They used sequences of two, four or six tones varying only in pitch and contrasted two conditions: a memory task in which participants had to remember the content of the sequences and a control task requiring a perceptual judgment on the sound. The sequential presentation of stimuli tones used by Lefebvre et al. (2011) introduces a number of factors that require careful consideration. In addition to the individual sounds per se, auditory sequences contain information about transitions or relations between adjacent (and more distant) tones, which may create a melodic contour. Thus, the participants can also encode and retain these relations in addition to, or perhaps instead of, the individual stimulations themselves. Varying memory load by varying the number of critical elements also changes the total duration of stimulation. Lefebvre et al. (2011) dealt with this issue by adding leading white-noise bursts to equate stimulation duration across loads. Such a manipulation, however, did not resolve the difference in duration of the relevant material to maintain between different memory loads. So, the difference of duration across memory loads could possibly be related to the difference in the SAN activation observed by Lefebvre et al. (2011). Note that Ruchkin et al. (1997) used humming sounds to equalize the total length of their auditory stimuli, but in this case too, the duration of relevant material to encode was different between the load conditions.

In the present study we created a paradigm based on the simultaneous presentation of tones to be encoded and maintained in ASTM that would nonetheless enable us to vary

memory load. We did this by presenting one tone or two tones, simultaneously. In the one-tone condition, the same tone was presented to both ears (memory load of one). In the two-tone condition, two different tones were presented, one to each ear (memory load of two). These tones were presented simultaneously and were followed by a silent retention interval. At retrieval, we presented a single tone binaurally and the task was to decide whether this sound had been presented at the beginning of the trial. With this paradigm, we eliminated two concerns related to the use of sequential presentations: All memory load conditions had the same physical duration (for task-relevant stimuli) and we eliminated the presence of melodic contour. As in the study of Lefebvre et al. (2011), we used pure tones with no verbal or semantic characteristics to avoid engaging memory systems other than ASTM during the retention (e.g., verbal, semantic, lexical memory).

Our work was predicated on three guiding principles, allowing us to obtain more precise results about the maintenance of objects in ASTM. The first one was to isolate brain activity that varies with memory load, while keeping other aspects of processing constant. This simple but powerful tool was predicated on the notion that memory systems will need to work harder when they must hold more information. The second one was to focus on brain activity during the period of retention in a memory task. This principle allowed us to focus on brain activity related to maintenance in memory rather than to other perceptual and/or cognitive operations required to perform the task (such as response selection). The third principle was to use stimuli engaging as few different underlying cognitive or perceptual systems as possible. This third principle was important considering that most studies of ASTM (e.g., Crottaz-Herbette, Armagnoson & Menon, 2004; Koelsch et al.,

2009; Leiber, Lutzenberger, & Kaiser, 2006; Strand, Forssberg, Klinberg, & Norrelgen, 2008, Ruchkin et al., 1992, 1997) used verbal or phonetic material making unclear what part of the observed brain activations was caused by the verbal, semantic, or phonological nature of the stimuli, as opposed to purely acoustic representations of the stimulation.

Relying on the strengths of this novel paradigm, we examined the conditions under which the SAN can be obtained and the factors that modulate it in three experiments. In Experiment 1, participants performed the memory task described above. We found a fronto-central ERP component that increased with load—the SAN—as in the study of Lefebvre et al. (2011). In Experiment 2, we tested whether this SAN reflected brain activity related to the maintenance of pitch by removing the memory component of Experiment 1. The SAN disappeared during the retention interval when memory was not involved. Finally, Experiment 3 addressed the issue of whether the SAN is a pure correlate of ASTM storage or also reflects the contribution of internal rehearsal activity often associated with short-term retention.

## Experiment 1

### *Method*

*Participants.* Twenty-six neurologically normal university students took part in Experiment 1. All participants reported normal hearing. They received \$20 Canadian for their participation in a 2-hour session. Data from one participant were lost due to a technical problem with the EEG recording and data from two participants were excluded

from data analysis because of an excessive number of trials rejected due to artefacts, blinks, or eye movements. The remaining 23 participants (9 men) had a mean age of 21 years.

*Stimuli and Procedure.* Participants were sat in a dimly-lit electrically-shielded room in front of a shielded computer monitor. We used simple pure tones with frequencies chosen not to belong to standard musical scales (we will refer to them as “non-musical” tones). The non-musical pure tones had frequencies of 380, 419, 463, 511, 564, 623, 688, 759, 838, 925, 1022, 1128, 1245, and 1375 Hz. These frequencies divided two octaves into 14 equal logarithmic steps (Trehub, Schellenberg, & Kamenetsky, 1999) with intervals between adjacent tones in the sequence that did not correspond to notes of the well-tempered scale. Non-musical tones cannot be readily labelled or recoded into other forms of representation, as spoken or sung words and syllables as well as familiar sounds. Thus, they should be retained in a low-level acoustic format in ASTM. Every tone lasted 200 ms, including 20-ms linear onset and offset ramps. The tones were presented at 65 dB SPL via Etymotics ER-1 earphones and soft plastic ear inserts.

Each trial of the ASTM task consisted of three phases. The encoding phase consisted in the presentation of either the same tone to both ears (Load 1) or two tones differing in pitch, one to each ear (Load 2). When two tones were presented, they were selected from two different octaves to help participants to distinguish them and to encourage a distinct encoding of each tone. The smallest difference of frequencies appeared when a tone of 688 Hz was presented simultaneously with a tone of 759 Hz. In this worse case, the difference between the frequencies was of 9.3%, which is outside the range for pitch fusion (see Van den Brink, Sintnicolaas, & Van Stam, 1976). On average, the two

tones were about one octave apart, ensuring that they were quite distinct and easy to individuate. The retention phase consisted in a silent interval lasting 2000 ms during which there was no new stimulation. In the retrieval phase, a single test tone was presented to both ears and participants had to judge whether that tone was presented at encoding or not. This tone could be any one of the 14 pure tones in the stimulus set. Participants indicated their response by pressing the appropriate key on a computer keyboard. Half pressed a button with a finger of their right hand to indicate a 'same' response, and a finger of their left hand to indicate a 'different' response; the response mapping was reversed for the other half of the participants. Accuracy feedback was provided after each response: a green circle for a correct response, or a red circle for an error. A dark red feedback circle was presented when participants gave no answer or did not answer quickly enough (within 3500 ms of the onset of the test tone).

Participants pressed the space bar to initiate every trial. They were instructed to maintain their gaze fixated on the centrally-presented cross and to avoid eye blinks during the trial. There were 200 trials in each load condition distributed across 10 blocks of trials (40 trials by block). The first block was preceded by 16 practice trials that were excluded from the analyses. Load varied randomly from trial-to-trial within each block.

*Electrophysiological Recording and Statistical Analyses.* Continuous electroencephalographic (EEG) activity was recorded at a sampling rate of 512 Hz using 64 Ag/AgCl electrodes mounted on an elastic cap with electrodes at 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, using the International 10–10 nomenclature and a BioSemi ActiveTwo system. The original bandpass on the system was direct current (DC) to 134 Hz. In addition, the horizontal electrooculogram (HEOG) was measured as the voltage difference across a pair of electrodes positioned lateral to left and to right eyes to monitor horizontal eye moves. The vertical electrooculogram (VEOG) was measured as the voltage difference across Fp1 and an electrode placed below the left eye, to monitor eye blinks. Two electrodes were also placed at the mastoids and all EEG signals were re-referenced offline to their average. A 5-Hz low-pass filter was applied to HEOG and VEOG signals prior to screening for ocular artefacts.

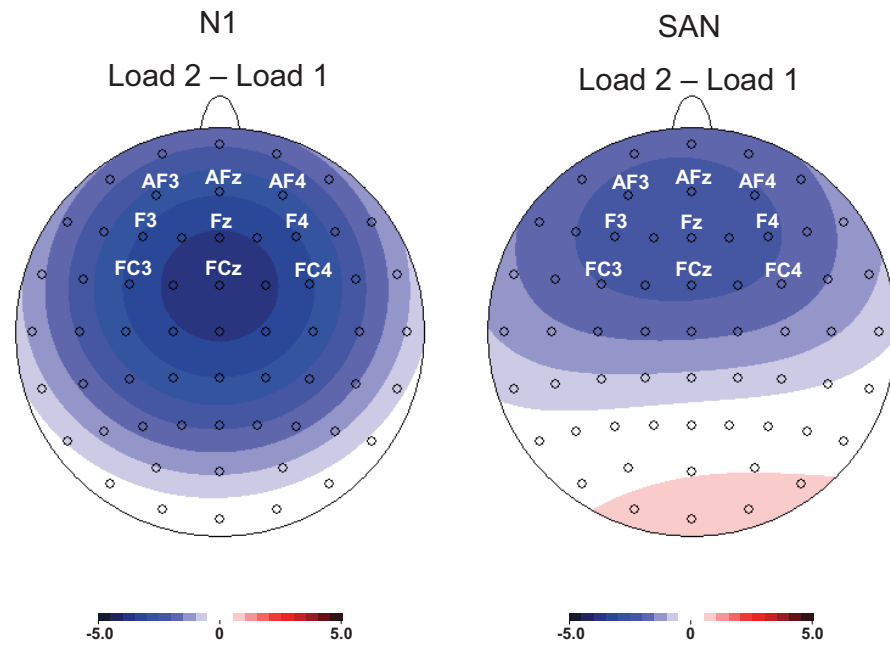
Behavioural responses (the accuracy) were analyzed using paired-sample *t*-tests to determine if there was a difference in accuracy for the two load conditions. ERPs were analyzed offline by applying a 0.01-Hz high-pass filter and a 10-Hz low-pass filter to the continuous recording. The data were segmented relative to the onset of the encoding stimulus, including a 400-ms pre-stimulus period to 2400 ms after the offset of the encoding tones; baseline corrected using the average voltage on a period of 200 ms pre-stimulus period. Trials containing blinks (VEOG > 50  $\mu$ V), eye movements (HEOG > 35  $\mu$ V), and EEG artefacts (any channel with a voltage change larger than 100  $\mu$ V on a 50 ms interval), were removed prior to ERP averaging, by applying automated artefact detection routines. Averages of the EEG recording during trials with a correct response were computed for each electrode in each condition, for each participant. The main statistical analyses were conducted on data collected during the retention interval from 1100 to 1700

ms after the onset of the first stimulus. We focused on this latter portion of the retention interval to ensure that we did not include any late sensory activity caused by the mere presentation of the tones or encoding processes, and we excluded the last 500 ms of the retention interval to reduce effects related to anticipation of the probe. In separate analyses, we analyzed the difference between load conditions during encoding. ANOVAs were performed to evaluate the effect of memory load and the possible lateralization of the observed components. The Greenhouse–Geisser procedure was applied on every within-subject effect for which the sphericity assumption was violated.

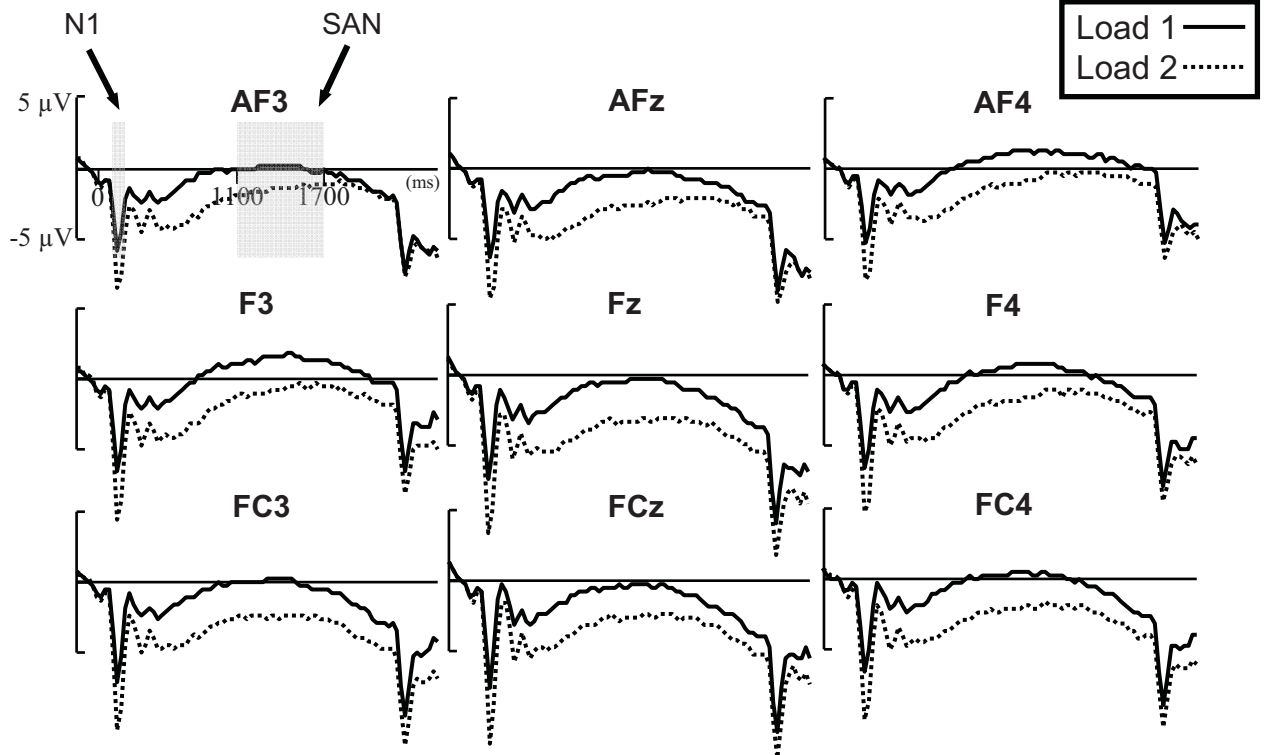
### *Results*

*Behavioural Data.* Mean accuracy was higher at Load 1 ( $M = 97\%$ ;  $SEM = 0.21$ ) than at Load 2 ( $M = 85\%$ ;  $SEM = 0.42$ ),  $t(22) = 6.85$ ,  $SEM=0.02$ ,  $p < .0001$ ,  $d = 2.01$ , indicating that task difficulty increased with load.

*Electrophysiological Data.* Figure 1 shows scalp distributions of the mean voltage difference across memory load conditions for the SAN interval (1100–1700 ms after tone onset) and the auditory N1 interval (110–140 ms after tone onset). The grand-average waveforms for the electrodes of interest (AF3, F3, FC3, AFz, Fz, FCz, AF4, F4, and FC4) are presented in Figure 2. The mean voltage for these electrodes for the SAN and N1 intervals are presented in Table 1 as function of load conditions.



*Figure 1.* Results from Experiment 1: Scalp topography of the mean voltage difference between the two load conditions over the N1 time interval (110–140 ms post-tone onset) and the SAN interval (1100–1700 ms post-tone onset).



*Figure 2.* Results from Experiment 1: Grand average ERP waveforms in the two load conditions at the electrode sites of interest (AF3, F3, FC3, AFz, Fz, FCz, AF4, F4, and FC4) during the entire trial. The retention interval began 200 ms and ended 2200 ms after tone onset.

Table 1. Mean ERP voltage ( $\mu\text{V}$ ) for each experiment as function of Load (1 vs. 2).

	Experiment 1		Experiment 2		Experiment 3	
	SAN	NI	SAN control	NI	SAN no-suppression	SAN suppression
Load 1 (SEM)						
AF3	0.50 (0.91)	-2.75 (0.36)	1.51 (0.70)	-4.14 (0.38)	1.30 (0.59)	5.99 (1.65)
F3	1.72 (0.71)	-2.95 (0.34)	0.08 (0.61)	-5.04 (0.37)	0.67 (0.40)	5.20 (1.78)
FC3	0.29 (0.65)	-2.99 (0.32)	0.01 (0.60)	-5.45 (0.36)	0.43 (0.34)	2.82 (1.13)
AFz	-0.09 (0.82)	-3.08 (0.40)	0.76 (0.87)	-4.77 (0.38)	1.26 (0.58)	4.52 (1.48)
Fz	-0.34 (0.67)	-3.30 (0.40)	-0.95 (0.65)	-5.70 (0.40)	0.69 (0.50)	2.68 (1.19)
FCz	-0.45 (0.65)	-3.09 (0.41)	-0.32 (0.53)	-5.49 (0.41)	0.50 (0.49)	1.68 (0.98)
AF4	1.38 (0.91)	-2.39 (0.36)	1.98 (0.72)	-4.10 (0.33)	1.40 (0.64)	5.70 (1.77)
F4	0.66 (0.60)	-2.98 (0.38)	0.24 (0.59)	-5.21 (0.38)	0.71 (0.42)	4.21 (1.21)
FC4	0.46 (0.43)	-2.75 (0.37)	-0.12 (0.61)	-5.20 (0.39)	0.71 (0.42)	2.64 (1.01)
Load 2 (SEM)						
AF3	-1.24 (0.96)	-4.29 (0.40)	1.22 (0.77)	-6.32 (0.41)	-0.61 (0.62)	4.45 (1.77)
F3	-0.49 (0.88)	-4.75 (0.37)	-0.08 (0.57)	-7.68 (0.44)	-1.19 (0.50)	4.23 (1.75)
FC3	-2.11 (0.79)	-4.98 (0.38)	-0.11 (0.53)	-8.45 (0.41)	-1.71 (0.53)	2.01 (1.04)
AFz	-2.03 (1.07)	-4.75 (0.46)	-0.08 (0.82)	-7.27 (0.42)	-0.63 (0.78)	4.07 (1.50)
Fz	-2.88 (0.91)	-5.31 (0.51)	-1.24 (0.66)	-8.71 (0.44)	-1.17 (0.59)	1.57 (1.10)
FCz	-2.50 (0.86)	-5.11 (0.54)	-0.55 (0.57)	-8.85 (0.45)	-1.28 (0.59)	0.26 (1.04)
AF4	-0.49 (0.92)	-3.94 (0.41)	1.46 (0.85)	-6.35 (0.40)	-0.17 (0.69)	5.51 (1.71)
F4	-1.25 (0.70)	-4.79 (0.43)	-0.21 (0.58)	-8.04 (0.47)	-0.79 (0.58)	3.06 (1.25)
FC4	-1.72 (0.68)	-4.70 (0.43)	-0.58 (0.58)	-8.30 (0.45)	-1.02 (0.48)	1.50 (1.11)

A  $2 \times 3 \times 3$  repeated-measures ANOVA with Load (1 vs. 2), Left-right electrode position (left, midline, and right), and Anterior-posterior electrode position (anterior-frontal, frontal, and frontal-central) was performed on the mean voltage of the nine electrodes of interest during the SAN interval. The ANOVA showed a main effect of Load

with more negative mean voltage at Load 2 than at Load 1,  $F(1, 22) = 17.67$ ,  $MSE = 25.79$ ,  $p < .0001$ ,  $d = 1.79$ . There were no interaction between Load and Left-right electrode position,  $F(2, 44) = 0.15$ ,  $MSE = 2.64$ ,  $p > .79$ ,  $d = 0.17$ , nor between Load and Anterior-posterior electrode position,  $F(2, 44) = 1.61$ ,  $MSE = 1.32$ ,  $p > .21$ ,  $d = 0.54$ . There was a main effect of Left-right electrode position,  $F(2, 44) = 5.49$ ,  $MSE = 13.11$ ,  $p < .01$ ,  $d = 1.00$ , reflecting a greater negativity at midline electrodes than at lateralized electrodes, but no main effect of Anterior-posterior electrode position,  $F(2, 44) = 0.77$ ,  $MSE = 32.33$ ,  $p > .43$ ,  $d = 0.37$ .

The same ANOVA performed on the mean activity at the same electrodes during the N1 time interval indicated that the N1 was significantly larger at Load 2 than at Load 1,  $F(1, 22) = 144.63$ ,  $MSE = 2.36$ ,  $p < .0001$ ,  $d = 5.13$ . There was a significant interaction between Load and Anterior-posterior electrode position,  $F(2, 44) = 12.09$ ,  $MSE = 0.14$ ,  $p < .0001$ ,  $d = 1.48$ , pointing to a smaller load effect at the anterior sites (i.e. AF3, AFz, and AF4), which is consistent with the scalp distribution presented in Figure 1. There was also a main effect of Left-right electrode position,  $F(2, 44) = 8.06$ ,  $MSE = 1.34$ ,  $p < .01$ ,  $d = 1.21$ , reflecting a greater negativity at midline electrodes than at lateralized electrodes. None of the other effects reached significance.

### *Discussion*

We observed that neural activity measured during the maintenance of pitch information in ASTM varied with load. When there were more tones to maintain in memory the amplitude of the fronto-central negativity, the SAN, was larger. The patterns of results were similar to those reported by Lefebvre et al. (2011), but present results were

observed with the simultaneous presentation of different sounds at the higher load level. The results suggest that the SAN reflects brain activity required to maintain a greater number of representations rather than temporal relationships between notes or differential durations of relevant acoustic information. The load effect on the SAN was observed using pure tones, which limits the activation of representations related to lexical, semantic, or other types of processing not specifically related to low-level acoustic information.

In addition to load effects during retention, we also found a larger auditory N1 response when we presented two distinct tones at encoding compared to when we presented the same tone to both ears. This load effect on the N1 presumably reflects the stimulation of additional frequency-tuned auditory neurons when two different tones are presented (Kandel, Schwartz, & Jessell, 2000). Interestingly, the SAN had a larger load effect at sites more anterior than those for the N1 distribution peak (see Figure 1). This difference in scalp distribution may suggest that neuronal generators related to the maintenance of pitch are different than those implicated during encoding, while the overlap suggests there may also be neuronal overlap. Other studies focusing on source localization using other methods such as magnetoencephalography (MEG) or functional magnetic resonance imaging (fMRI) in fact suggest that the neural generators of the ASTM-related load effects can be distinguished from those of the auditory N1 (e.g., Grimault et al., 2009).

## Experiment 2

Experiment 2 was a control experiment designed to determine whether the sustained load effect observed during the retention interval in Experiment 1 was due to active maintenance activity in ASTM, as opposed to some form of sensory persistence of the

initially greater N1 caused by the presentation of two tone frequencies rather than of a single tone frequency (see Figures 1 and 2).

In order to relate the load effects on the SAN to ASTM, per se, rather than to some other non-specific stimulus-related effect, participants performed a control task in which memory for the first stimuli was not required to perform the task. We presented the same initial stimulations as in the Experiment 1, but these stimuli were not relevant to the task. Rather, the task was to decide whether the second stimulus, the one presented after the 2000-ms silent period, was low pitch or high pitch, without reference to the initial stimulation. Thus, as in Experiment 1, we presented either a single tone to both ears (Load 1) or a different tone to each ear (Load 2). However, because this stimulus had no task relevance, this procedure eliminated the need to remember the first sound event, but it preserved the same physical stimulation used in the memory task of Experiment 1, thus equating all low-level physical stimulation aspects of the task.

### *Method*

The method was identical to that employed in Experiment 1, except as noted below.

*Participants.* Twenty-nine adults took part in this experiment. Data for two subjects were excluded because of blinks, eye movements, and/or electrical artefacts. The remaining 27 subjects (3 men) had a mean age of 22 years.

*Stimuli and Procedure.* The stimulation and timing of each trial was identical as in Experiment 1, but the instructions differed. Participants could ignore the first stimulation and were instructed to respond on the basis of the second stimulus in each trial. The task was to decide whether the second tone had a low pitch or a high pitch. For the purpose of

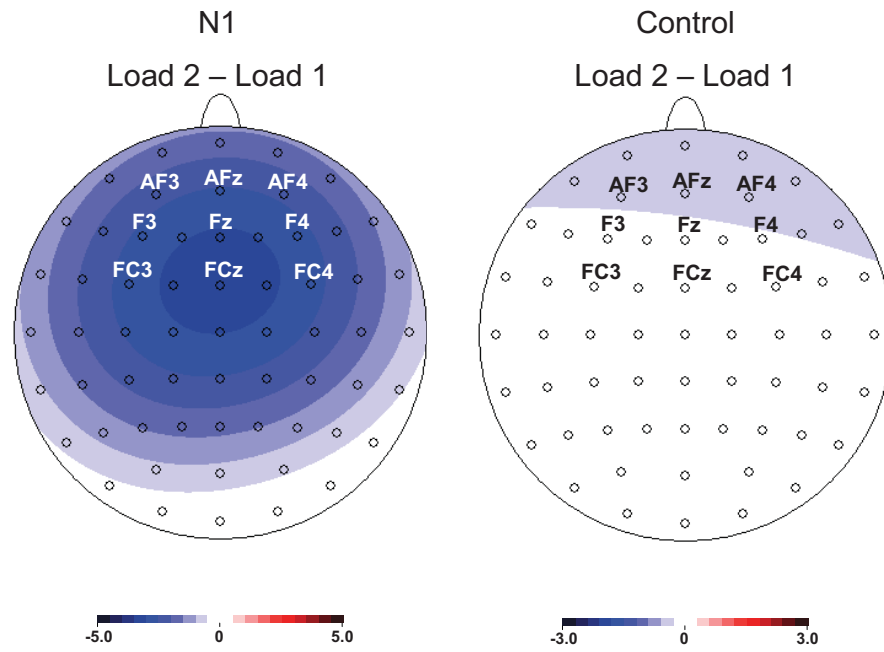


this experiment we created two sets of stimuli: a low-pitch set (380, 419, 463, 511, and 564 Hz) and a high-pitch set (925, 1022, 1128, 1245, and 1375 Hz). This decision did not depend on a comparison with the stimuli presented at the beginning of each trial. Half of the participants pressed a button with a finger of their right hand to indicate a “low pitch” response, and a finger of their left hand to indicate a “high pitch” response; the response mapping was reversed for the other half of the subjects.

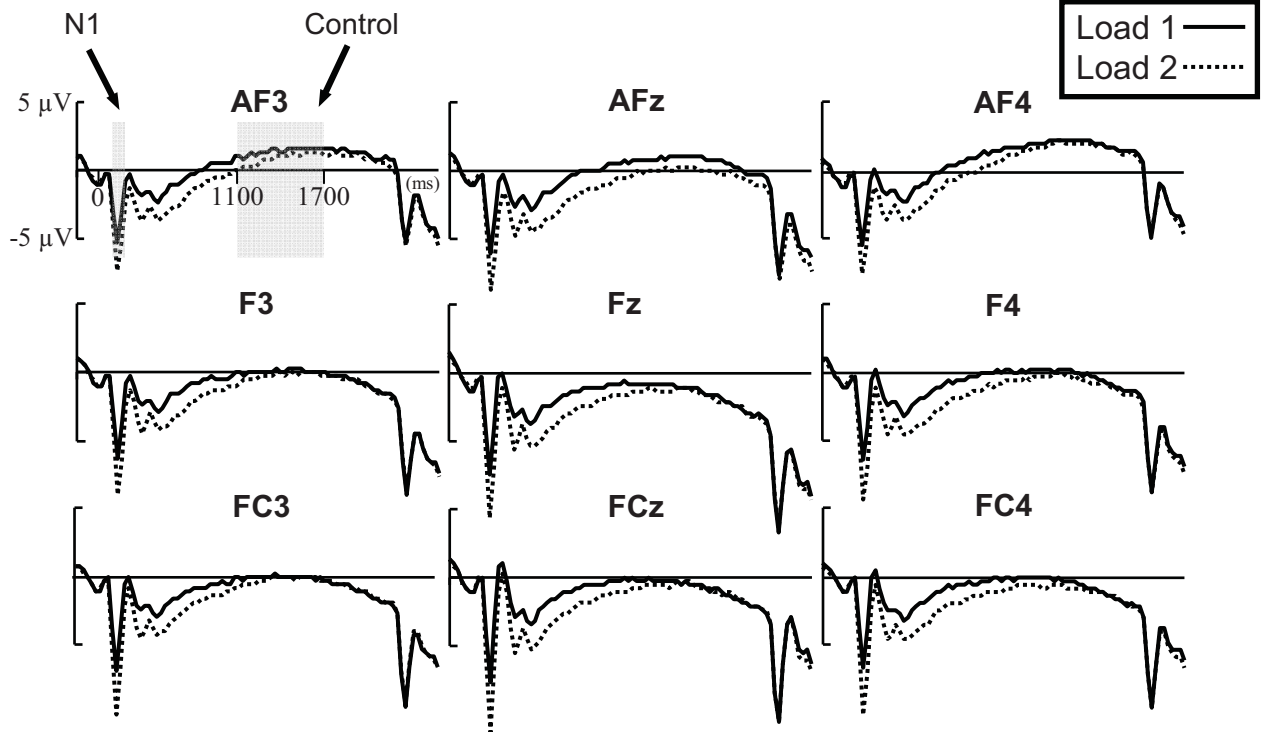
### *Results*

*Behavioural Results.* The mean accuracy in this control experiment was 94% ( $SEM = 0.19$ ) at Load 1 and 93% ( $SEM = 0.19$ ) at Load 2. The accuracy of the high-low pitch judgment was not affected by load,  $t(26) = 1.25$ ,  $SEM = 0.01$ ,  $p > .21$ ,  $d = 0.5$ .

*Electrophysiological Results.* Figure 3 shows scalp distributions of the mean voltage difference across memory load conditions during the SAN interval (1100–1700 ms after tone onset) and the N1 interval (110–140 ms after tone onset). The grand-average waveforms for the electrodes of interest are presented in Figure 4. The mean voltage for these electrode sites during the SAN and N1 intervals are presented in Table 1 as function of load conditions.



*Figure 3.* Results from Experiment 2: Scalp topography of the mean voltage difference between the two load conditions over the N1 time interval (110–140 ms post-tone onset) and the SAN interval (1100–1700 ms post-tone onset).



*Figure 4.* Results from Experiment 2: Grand average ERP waveforms in the two load conditions at the electrode sites of interest (AF3, F3, FC3, AFz, Fz, FCz, AF4, F4, and FC4) during the entire trial. The silent interval began 200 ms and ended 2200 ms after tone onset.

As in Experiment 1, a  $2 \times 3 \times 3$  repeated-measures ANOVA with Load, Left-right electrode position, and Anterior-posterior electrode position was performed on the mean voltage at the nine electrode sites of interest during the SAN interval. As expected, there was no main effect of Load,  $F(1, 26) = 2.08$ ,  $MSE = 8.28$ ,  $p > .16$ ,  $d = 0.57$ , and no interaction was found between Load and Left-right electrode position,  $F(2, 52) = 0.54$ ,  $MSE = 2.31$ ,  $p > .55$ ,  $d = 0.29$ , nor between Load and Anterior-posterior electrode position,  $F(2, 52) = 0.93$ ,  $MSE = 1.46$ ,  $p > .37$ ,  $d = 0.38$ . There was a main effect of Left-right electrode position,  $F(2, 52) = 3.68$ ,  $MSE = 12.81$ ,  $p < .05$ ,  $d = 0.75$ , reflecting a greater negativity at

midline electrodes than at lateralized electrodes, and a main effect of Anterior-posterior electrode position,  $F(2, 52) = 9.63$ ,  $MSE = 15.47$ ,  $p < .001$ ,  $d = 1.22$ , because the mean voltage was less negative at the more anterior electrodes (i.e. AF3, AFz, and AF4).

The same ANOVA was performed on the signal recorded during the N1 interval. The activity registered at Load 2 was significantly more negative than at Load 1,  $F(1, 26) = 164.08$ ,  $MSE = 5.66$ ,  $p < .0001$ ,  $d = 5.02$ . The Load by Anterior-posterior electrode position interaction was significant,  $F(2, 52) = 41.79$ ,  $MSE = 0.25$ ,  $p < .0001$ ,  $d = 2.54$ , indicating a smaller Load effect at the more anterior sites. The interaction between Load and Left-right electrode position was also significant,  $F(2, 52) = 5.47$ ,  $MSE = .25$ ,  $p < .01$ ,  $d = 0.92$ , because of the Load effect was larger at midline electrodes compared to lateralized electrodes. These results are consistent with scalp distribution presented in Figure 3.

*Across-Experiments Analysis.* A  $2 \times 2$  mixed ANOVA was performed on the mean voltage recorded at the electrodes of interest during the SAN interval with Load as the within-subject factor and Experiment as the between-subjects factor. Importantly, the two-way interaction was significant,  $F(1, 48) = 10.16$ ,  $MSE = 16.30$ ,  $p < .01$ ,  $d = 0.92$ , confirming the larger Load effect found in Experiment 1 relative to Experiment 2.

### *Discussion*

The results were clearcut: Although the ERP at fronto-central electrodes was initially larger for Load 2 stimuli than for Load 1 stimuli, this difference diminished rapidly during the silent period to a level that was near zero, and it was significantly smaller than in Experiment 1 despite identical physical stimulation parameters. The results provide strong support for our interpretation of the sustained load effects observed in Experiment 1 as a

reflection of brain activity specifically related to the maintenance of representations in ASTM. When the need to maintain acoustic information was no longer required for the task, the load effect was present during the first acoustic stimulation, but quickly diminished to eventually vanish in the latter portion of the silent interval. The initial ERP difference across loads likely reflects persistence of the greater sensory activations when two tones were presented relative to one tone. It is also possible that the initial encoding into ASTM is somewhat automatic, or difficult to avoid given participation in a task that did require processing of a sound presented a few seconds later. Nonetheless, the load effect on the SAN was larger and sustained in Experiment 1, and transient and rapidly decreasing in Experiment 2, suggesting that the SAN in the latter portion of the retention interval reflects active maintenance in ASTM. For these reasons, the present results provide strong evidence that the SAN that was observed in Experiment 1 is a good index of brain activity mediating retention in ASTM.

### Experiment 3

The combined results of Experiments 1 and 2 suggest that the SAN reflects brain activity related to maintenance in ASTM. The aim of Experiment 3 was to determine with further precision what contributes to the elicitation of the SAN. Does it reflect activity in a memory store specialized for the maintenance of acoustic information, or could it reflect a greater use of rehearsal when memory load was increased?

D'Esposito (2007) hypothesized that active rehearsal consists of a repetitive selection of relevant representations or recurrent direction of attention to the items to maintain in STM. According to Baddeley (1986), subvocal articulation could mediate

rehearsal of various types of material, following a transformation or recoding of stimuli to make them verbalizable. The utilization of concurrent articulatory suppression, which is a concurrent articulatory task during the retention interval, would interfere with possible rehearsal of the tonal information required for the memory task (Murray, 1968; Schendel & Palmer, 2007). Considering the debates in the literature regarding the nature of STM and on the role of rehearsal, we chose to study brain activity related to ASTM with and without articulatory suppression to increase the likelihood that the activity recorded during retention in ASTM represented storage of acoustic information in underlying storage mechanisms per se, rather than internal rehearsal processes. We used the same paradigm as in Experiment 1, but we included a condition of articulatory suppression. The goal of Experiment 3 was to determine if we can still observe an increase in the magnitude of the SAN with memory load while effective rehearsal is made more difficult via concurrent articulation.

The design was identical that in Experiment 1, except that in half of the trials we asked participants to count out loud during the retention phase. We used a within-subject design in which all participants performed the memory task with and without concurrent articulatory suppression. This enabled us to compare the amplitude of the load effect on the SAN during ASTM maintenance with suppression and no-suppression conditions. We expected to replicate the load effect on the magnitude of the SAN found in Experiment 1 in the no-suppression condition. The new question was whether the same modulation could be found with concurrent articulation task. A substantial load effect on the SAN would suggest

that this effect reflects the activity related to the maintenance of information in a storage system rather than the activity of an internal rehearsal mechanism.

### *Method*

The method was identical to that employed in Experiment 1, except as noted below.

*Participants.* Forty-five university students participated in Experiment 3. Data from 14 subjects were excluded from data analysis because of an excessive number of trials rejected due to artefacts, blinks, or eye movements. Note that this large number of rejected participants is due, in part, to the directive to speak aloud during the retention interval in the suppression condition, and the associated movement caused excessive noise in the EEG signals for some participants. The remaining 31 subjects (7 men) had a mean age of 22 years.

*Procedure.* The no-suppression and suppression conditions were tested in separate halves of the session. Experimental trials in each half were each preceded by 16 practice trials, which were not analysed. In each half, five blocks were presented. Each blocks consisted of 40 trials, half of them for each condition of load. Trials for different loads were randomly intermixed within each block. So there were 100 trials per condition of load for each suppression condition. Half of the subjects started with the memory blocks and continued with the suppression blocks and the other half started with the suppression blocks and continued with the memory blocks.

In the suppression blocks participants counted aloud from 1 to 10, continuously, during the retention interval. Subjects were asked to start pronouncing the numbers as soon

as the first stimulus presentation was over and to stop at the onset of the retrieval interval even if they had not yet reached 10.

*Electrophysiological Recording and Statistical Analyses.* We used the same procedure to record and analyse electrophysiological signals as in Experiment 1, except as noted below.

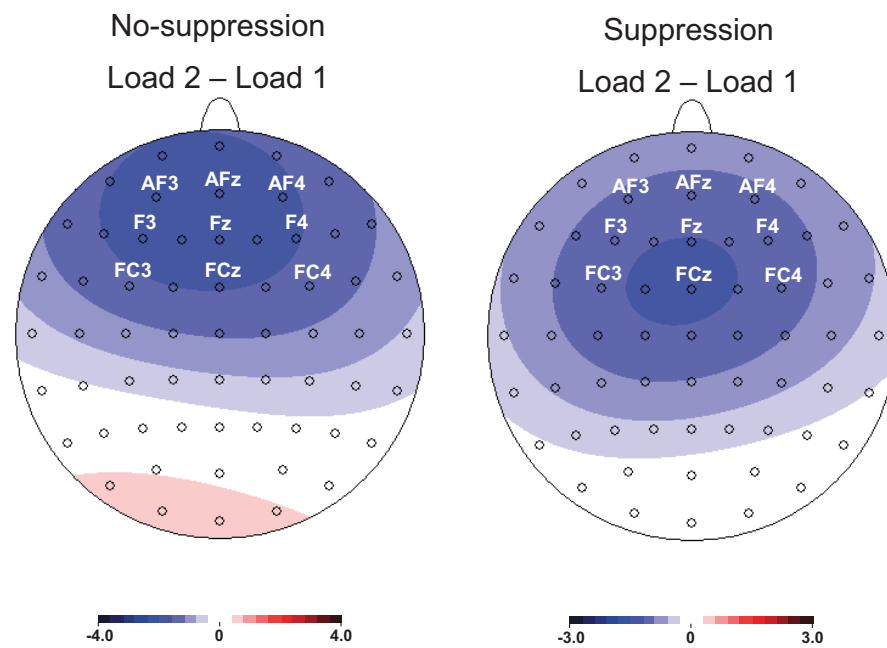
The data of three further participants with more than 40 % of rejected trials could be recuperated by using Independent Component Analysis (ICA). This analysis was not necessary in the others experiments, because the rejection rate of participant was relatively low, but that was not the case here. Components related to ocular artefacts were selected by comparing the components identified by the ICA to the signal waveforms and by examining the topography of the components, and then removed from the signal. The ICA was performed after the application of the high-pass filter. Artefact rejection was performed after the ICA and backward transformation, making sure that the ICA had been successful.

### *Results*

*Behavioural Results.* The mean accuracy rate was 94% ( $SEM = 0.16$ ) for Load 1 and 81% ( $SEM = 0.23$ ) for Load 2 in the no-suppression condition, and 92% ( $SEM = 0.17$ ) for Load 1 and 79% ( $SEM = 0.23$ ) for Load 2 in the suppression condition. These means were submitted to a  $2 \times 2$  repeated-measures ANOVA with Articulatory Suppression (no-suppression vs. suppression) and Load (1 vs. 2) as within-subject factors. Overall, accuracy was significantly lower in suppression blocks,  $F(1, 30) = 6.55$ ,  $MSE = 0.002$ ,  $p < .016$ ,  $d = 0.94$ , and at Load 2,  $F(1, 30) = 83.48$ ,  $MSE = 0.006$ ,  $p < .001$ ,  $d = 3.34$ . There was no significant interaction,  $F(1, 30) = 0.04$ ,  $MSE = 0.001$ ,  $p > .84$ ,  $d = 0.07$ .



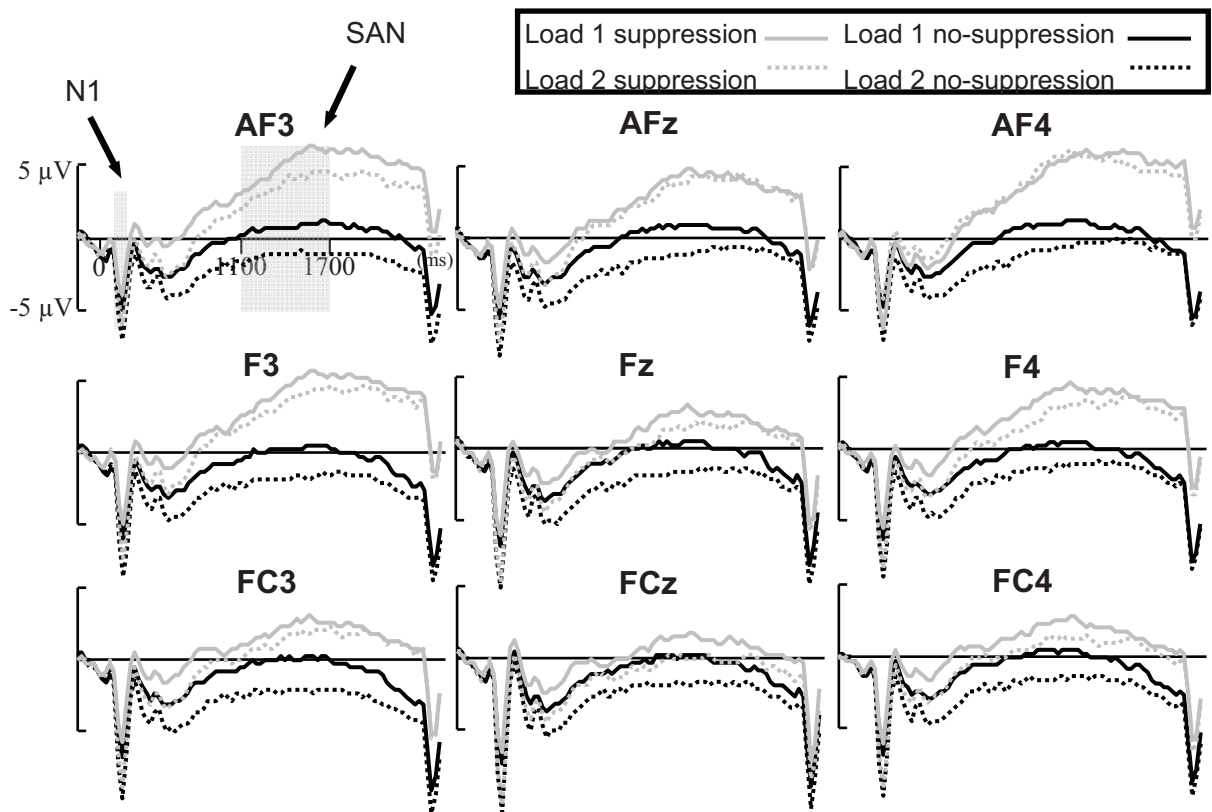
*Electrophysiological Results.* The scalp distributions of the mean voltage difference across Load conditions for both Articulatory Suppression conditions (no-suppression vs. suppression) within the SAN interval are presented in Figure 5. The distribution found in the no-suppression condition was similar to that observed in Experiment 1. The activity registered at Load 2 was more negative than at Load 1 and the difference was strongest at the fronto-central electrodes. A similar distribution was found for the condition with suppression.



*Figure 5.* Results from Experiment 3: Scalp topography of the mean voltage difference between the two load conditions over the SAN time interval (1100–1700 ms post-tone onset) for the suppression and no-suppression conditions.

Grand average waveforms for each Load and Articulatory Suppression condition for the nine electrodes of interest are shown in Figure 6. Clear differences between Load

conditions are observable in both suppression conditions. During the SAN interval, the activation was more negative at Load 2 in both no-suppression and suppression conditions. Figure 6 also shows that voltage was more positive in suppression than in no-suppression blocks. We quantified the memory-load response by computing the mean voltage for the electrodes of interest in each condition of Load and Articulatory Suppression between 1100 and 1700 ms after the onset of the first tone, presented in Table 1.



*Figure 6.* Results from Experiment 3: Grand average ERP waveforms in the two load conditions at the electrode sites of interest (AF3, F3, FC3, AFz, Fz, FCz, AF4, F4, and FC4) during the entire trial for each articulatory suppression condition. The retention interval began 200 ms and ended 2200 ms after tone onset.

Those mean voltages were submitted to a repeated-measures ANOVA with Articulatory Suppression (no-suppression vs. suppression) and Load (1 vs. 2). There were significant main effects of Articulatory suppression,  $F(1, 30) = 9.38$ ,  $MSE = 365.05$ ,  $p < .01$ ,  $d = 1.12$ , and Load  $F(1, 30) = 23.39$ ,  $MSE = 23.16$ ,  $p < .0001$ ,  $d = 1.77$ . The two-way interaction was not significant,  $F(1, 30) = 2.89$ ,  $MSE = 16.93$ ,  $p > .10$ ,  $d = 0.62$ . These results demonstrated that the effect of Load was present in both no-suppression and suppression conditions and was not affected by the presence of articulatory suppression.

### *Discussion*

The goal of Experiment 3 was to determine whether the SAN component found in Experiment 1 represents storage in ASTM or the activity related to internal rehearsal processes. We asked participants to count out loud during the retention interval in half of the blocks to suppress rehearsal. Memory accuracy was reduced significantly, but by less than two percent by suppression, relative to the no-suppression condition and the effect was statistically additive with memory load. This result suggests that the contribution of mechanisms that could also be implicated in the rehearsal of verbal information (Chan, Ho, & Cheung, 1998; Iwanaga & Itoh, 2002; Koelsch et al., 2009; Schendel & Palmer, 2007; Semal, Demany, Ueda, & Halle, 1996) was extremely modest in the current paradigm, at best. Alternatively, the small loss of accuracy under suppression could reflect a general dual-task cost associated with the additional central executive load required to perform the concurrent counting task while also maintaining pitch information in ASTM. Another possible explanation of the small drop in accuracy in the suppression task is that

participants were still counting when the probe stimulus was presented, making the probe more difficult to hear and to encode.

Importantly, the SAN persisted in the presence of articulatory suppression. Based on this result, we can suppose that storage and maintenance of acoustic material is not completely dependent on implicit rehearsal, such as inner singing. Not only would covert singing be particularly difficult for two simultaneous notes, it appears that overt repetition is associated with a positive shift of the usual SAN. If one would attribute the negative shift in the SAN with increasing ASTM load as due to a greater involvement of some form of internal rehearsal, one would have expected to observe a negative shift of the SAN functions during suppression rather than a positive shift. In related work in our laboratory we also observed positive shifts when participants were instructed to perform covert suppression. Thus, the positive shift observed here was not likely caused by the muscular activity associated with overt suppression. Taken together, the results suggest that the load effects observed on the SAN reflect activity needed to maintain low-level acoustic information in brain structures that implement the underlying memory storage of ASTM. These structures presumably can provide input to a rehearsal mechanism, enabling inner singing. But our results suggest that the load effects on the SAN reflect brain activity of the underlying structures that maintain low level acoustic information rather than activity related to rehearsal per se.

Ruchkin et al. (1997) proposed that the frontal negativity in the auditory modality that they found was constituted by a first negative component in the left hemisphere, which was also present in the visual modality, and by another negative and bilateral component,

present only in the auditory modality. Our results support the idea that the negative bilateral component observed by Ruchkin et al. (1997) may be related to the retention of pitch in ASTM and not to rehearsal. In fact, our results also suggest that Ruchkin et al. (1997) observed the SAN (related to maintenance of the pitch of the material to maintain) and another left negative component, which could be related to verbal or phonological characteristics of the material used in their experiment.

### General Discussion

The goal of our study was to improve our understanding of the neuronal representation of ASTM in the human brain. To do so we used the ERP method to isolate electric brain activity related to the maintenance of representations of pitch in ASTM. We focused on brain activity that increased with memory load (Principle 1), during the retention interval of a memory task (Principle 2), with very simple acoustic material that minimized activation of systems other than ASTM (pure tones that varied in pitch; Principle 3). Most importantly, we found a component of the ERP that increased in amplitude with memory load, but only when sound objects varying in pitch were actively remembered. This component was a sustained negative response at fronto-central electrodes that persisted through the entire duration of the retention interval. We call this component the SAN, for sustained anterior negativity (Lefebvre et al., 2011). An important contribution of our study is that we found a load-related response on the SAN using stimulations with same duration at both levels of memory load. This alternate method for the delivery of sounds resulting in different memory loads is important because it allays concerns associated with differential sequence-length effects across memory loads. We also

established that the SAN was present even if participants performed an articulatory suppression task during retention, suggesting that activity required to maintain pitch objects in an ASTM system is distinct from articulatory or phonological rehearsal.

All participants in our experiments did report having normal hearing, and their behavioural performance was consistent with their reports, being superior to 90% correct in our baseline condition. Although it, undoubtedly, would have been better to have performed some audiometric evaluations of our participants, none of our main electrophysiological findings are compromised by this lack of audiometry. Importantly, we have to mention that the amplitudes of the tones were well-above typical thresholds, and the frequencies used were within a relatively small range. Yet, any difference found between the 1-tone and 2-tone conditions is not necessarily shielded from some undeclared hearing problems. For instance, a participant with a unilateral hearing loss might be able to perform well in the 1-tone condition given that the same tone was presented to both ears, while experiencing difficulties in the 2-tone condition (a different tone to each ear at encoding) when the test tone was previously presented to the impaired ear. However, all participants had a normal-looking increase in the amplitude of the auditory N1 in the 2-tone condition relative to the 1-tone condition, suggesting that our findings were not compromised by impaired hearing. Furthermore, all of our experimental manipulations were evaluated using within-subjects comparisons. Even significant hearing losses, not known to a participant, would affect all conditions in the experiment to an equal extent, under equivalent stimulation conditions (e.g., memory with and without concurrent suppression).

The samples in each experiment were constituted of a majority of women. We did not control the gender of the participants, because we had no a priori reason to believe that the properties of ASTM would be influenced by this variable. Importantly, our investigations of the SAN were performed using within-subjects designs in which every participant acted as his/her, own control. Nonetheless, we performed a number of statistical analyses to determine whether we could detect effects of gender on the amplitude of the ASTM load effects on measured brain activity in the present study. None of these analyses revealed significant interactions of gender with any of the factors under investigation.<sup>1</sup>

Another issue concerns possible overlap or similarities with the SAN and the component usually called the contingent negativity variation (CNV). This component is also a fronto-central negativity, but it is usually related to preparatory processes between a warning stimulus and a target stimulus (Gaillard, & Van Beijsterveldt, 1991; Ruchkin, Sutton, Mahaffey, & Glaser, 1986). Falkenstein, Hoormann, Hohnsbein and Kleinsorge (2003) showed that the CNV, with a maximum effect at FCz, was bigger when the demands of the task increased. However, they observed no CNV at Fpz and only a little effect at AFz. In our Experiment 1, we clearly see the SAN at Fpz and AFz (see Figure 1 and Figure

---

<sup>1</sup> To evaluate the possible effect of gender on the SAN with the maximum of statistical power, a  $2 \times 2$  mixed ANOVA was performed on the mean voltage recorded at the electrodes of interest during the SAN interval with Load as the within-subject factor and Gender as the between-subjects factor, with the results from Experiment 1 and from the condition with no-suppression of Experiment 3 (15 men and 39 women). Importantly, there was no interaction between Load and Gender,  $F(1, 52) = 1.21$ ,  $MSE = 20.61$ ,  $p > .28$ ,  $d = 0.31$ , providing no support for the notion that gender had an impact on the load-related effect on the SAN. Another  $2 \times 2 \times 2$  mixed ANOVA was performed on the mean voltage recorded at the electrodes of interest during the SAN interval with Load and Suppression condition as the within-subject factor and Gender as the between-subjects factor on the data in Experiment 3, to examine whether Gender had an impact on the Suppression condition. This was not the case, as no interaction was found between Gender and Suppression condition,  $F(1, 29) = 1.08$ ,  $MSE = 363.96$ ,  $p > .30$ ,  $d = 0.39$ . Overall, we could find no support for the

2), suggesting that our component is likely to be due to something other than merely effort. Moreover, Ruchkin and al. (1995) demonstrated that the slow wave negativity modulated only by the increase in task demand was clearly different from the one present when the memory load increased. They performed an experiment in which they manipulated the task demand and the memory load. They found no increase in negativity at frontal electrodes in the condition where only effort was manipulated but they found an effect of load related to memory. This evidence provides additional reasons to believe that the SAN is distinct from the CNV.

In our results, there are other indications that the increased negativity observed at Load 2 relative to Load 1 is unlikely to reflect a general increase in task difficulty. On that basis, one would have predicted that the results of Experiment 3 would have been different from those we observed. If the negative shift in the SAN with increasing ASTM load was due to a higher task demand, it would be difficult to explain why we found a positive shift in the suppression condition of Experiment 3, where task demand increased. Moreover, recent experiments on visual short-term memory (VSTM) in our laboratory, in which memory load was manipulated, do not show bigger fronto-central negativity in the higher load condition (Lefebvre et al., 2011). For all these reasons, we believe that the SAN we observed is an ERP component related to the maintenance of pitch in ASTM and not a CNV related to variations in effort.



A final observation relates to the distinction between the ASTM and VSTM. Our results highlight that the scalp distribution of the manifestation of ASTM, namely the SAN, is entirely different from the scalp distribution of the main ERP component related to maintenance in VSTM, namely the SPCN (sustained posterior contralateral negativity; Jolicœur, Sessa, Dell'Acqua, & Robitaille, 2006). The SPCN has a clear maximum activation at very posterior scalp sites that is unlike the SAN (e.g., Brisson & Jolicœur, 2008; Jolicœur, Brisson, & Robitaille, 2008; McCollough, Machizawa, & Vogel, 2007; Predovan et al., 2009; Prime & Jolicœur, 2009). Taken together, these results suggest the existence of distinct sensory stores for the maintenance of information in ASTM and VSTM. These inferences, based on large differences in scalp distributions for specific indices of ASTM and VSTM, are corroborated by MEG and fMRI evidence (see Grimault, et al., 2009; Koelsch et al., 2009; Robitaille, Grimault, & Jolicœur, 2009). These differences in patterns of brain activity are consistent with models in which the short-term retention of sensory information is likely to engage mechanisms that are also specialized for their encoding and perception.

## Conclusion

La présente étude avait pour but d'examiner l'activité cérébrale à l'aide de l'EEG lors du maintien des sons en MCTA. Dans une première expérience, nous avons isolé une composante de PRE liée au maintien de la hauteur sonore en MCTA. Cette composante, nommée SAN pour « sustained anterior negativity », augmente en négativité aux électrodes fronto-centrales, plus il y a de sons variant en hauteur sonore à maintenir en MCTA. Nous avons élaboré un paradigme de recherche permettant de faire varier la charge en mémoire en présentant les sons simultanément, ce qui nous a permis de contrôler les problèmes méthodologiques qu'engendrait la présentation séquentielle des stimuli sonores à maintenir présents dans Lefebvre et al. (2011). Dans une deuxième expérience, les participants entendaient les mêmes stimulations sonores sauf qu'ils recevaient la consigne de ne pas les mémoriser. Cette expérience contrôle nous permettait de nous assurer que la SAN était seulement présente lorsque la mémorisation des sons était exigée. Dans une troisième expérience, les participants devaient faire la même tâche de MCTA que dans la première expérience, en effectuant cette fois une tâche de suppression articulatoire durant le moment de rétention dans la moitié des essais. Cette expérience nous a permis de constater que la SAN persistait, qu'il y ait une tâche de suppression articulatoire ou non. Ces derniers résultats suggèrent que la SAN reflète le maintien des représentations des sons en MCTA et non pas le simple processus de répétition de ceux-ci.

Au niveau théorique, nos résultats viennent appuyer l'idée que le système de MCTA qui se charge du maintien des sons diffère de la MCTA pour le matériel verbal. Ruchkin et al. (1997) avaient observé une composante de PRE plus prédominante aux électrodes du

côté gauche, qui devenait également de plus en plus négative avec l'augmentation du nombre d'items à maintenir. Cette composante était aussi présente lors du maintien de syllabes présentées visuellement, mais elle était plus faible que celle observée pour les syllabes présentées auditivement. De plus, l'activation enregistrée lors du maintien de stimuli auditifs était moins latéralisée. Dans notre étude, la SAN, reliée au maintien des sons en MCTA, se concentrait aux électrodes fronto-centrales. Puisque Ruchkin et al. (1997) utilisaient du matériel verbal, nous pouvons supposer qu'ils observaient une composante reliée plutôt à la mémoire des stimuli verbaux, ou à l'utilisation de la répétition phonologique, qui était plus latéralisée à gauche. Cependant, dans leur condition utilisant du matériel auditif verbal, cette dernière composante devait se mélanger avec la SAN, créant ainsi une plus grande négativité et un déplacement de l'activation vers le centre. Considérant les résultats obtenus par Ruchkin et al. (1997) ainsi que le fait que la SAN persiste même lorsqu'une tâche de suppression articulatoire est effectuée lors de la rétention, nous pouvons supposer que la SAN se dissocie des mécanismes cérébraux reliés au maintien du matériel verbal en MCTA. Cela suggère que les mécanismes cérébraux reliés au maintien des sons en MCTA sont différents de ceux reliés au maintien du langage, ce qui constitue un apport important aux modèles théoriques portant sur la MCT.

Une seconde implication théorique de nos résultats est qu'ils confirment que les processus neuronaux reliés au maintien des sons en MCTA sont différents de ceux reliés au maintien de l'information en MCTV. En effet, la SAN, principalement enregistrée aux électrodes fronto-centrales, se différencie de façon importante de la SPCN, la composante de PRE reliée au maintien de l'information visuelle et présente aux électrodes occipitales

latérales et postérieures pariétales (Vogel & Machizawa, 2004). De plus, puisqu'il y a un certain chevauchement des électrodes activées lors de la présentation des sons (N1) et la période de rétention (SAN), cela supporte l'hypothèse que certains mécanismes liés à la perception des sons seraient aussi impliqués dans la mémoire de ceux-ci. Ceci est un appui aux modèles théoriques de la MCT affirmant que les structures cérébrales spécialisées dans les représentations de certains types d'informations (comme le cortex primaire unimodal) contribueraient aussi en partie à leur maintien (ex : Cowan, 2008; D'Esposito, 2007; D'Esposito, et al. 2000; Goldman-Rakic, 1987; Petrides, 1991; Petrides, 2005; Postle, 2006; Postle, et al. 1999; Ruchkin, et al. 2003).

Bien que nous ayons développé un paradigme de recherche rigoureux, notre étude comporte quelques limites qui méritent d'être abordées. Une première limite est que nous nous sommes fiés au jugement des participants en leur demandant si leur ouïe était normale et que nous ne leur avons pas fait passer de tests audiométriques. Il n'est donc pas impossible qu'un ou deux participants, ne sachant pas qu'ils avaient une diminution de l'audition, se soient glissés dans nos échantillons. Ceci peut donc avoir ajouté une certaine variabilité dans les données. Cependant, puisque les analyses ont été effectuées à l'aide d'ANOVAs à mesures répétées, ceci diminue l'impact de la variabilité interindividuelle sur les résultats. De plus, nos données PRE semblent indiquer qu'il n'y avait pas de problème majeur au niveau de l'ouïe chez nos participants. En effet, les N1 auditives de tous les participants ont été examinées et elles régissaient normalement, c'est-à-dire que la présentation de deux sons provoquait une plus grande N1 que lorsqu'un seul son leur était présenté.

Il faut aussi mentionner que la majorité des participants était de sexe féminin. En fait, nous n'avions pas de raison de croire a priori que le sexe des participants pouvait avoir une influence sur les mécanismes neuronaux reliés à la MCTA de bas niveau, tel que nous l'étudions. Pour nous assurer qu'il n'y ait pas de biais causé par ce rapport hommes/femmes inégal dans nos échantillons, nous avons alors effectué des analyses posthoc, qui n'ont démontré aucune interaction entre le sexe des participants et les facteurs reliés à la SAN. Nos résultats supportent donc le fait que le sexe ne semble pas avoir d'impact sur les mécanismes neuronaux reliés à la MCTA.

Tous les participants devaient remplir un questionnaire concernant leur expérience musicale et les échantillons utilisés dans les trois expériences étaient constitués de personnes possédant différents niveaux d'expériences musicales. Dans le cadre de cette étude, nous ne nous sommes pas attardés à l'impact de cette expérience sur la MCTA, puisque le nombre de musiciens dans les échantillons était négligeable. Cette question est toutefois très pertinente. Des recherches futures devraient se pencher plus précisément sur l'étude des différences entre les musiciens et les non-musiciens, quant à leurs résultats comportementaux ainsi qu'à leurs mécanismes neuronaux sous-tendant leur MCTA. Puisque nous avons désormais découvert une composante de PRE stable représentant le maintien en MCTA, la SAN pourra être utilisée afin d'étudier les différences individuelles quant à la capacité de leur MCTA et être utile pour l'étude des caractéristiques spécifiques des musiciens.

Afin d'activer le plus simple système de MCTA possible, les sons utilisés dans nos expériences devaient varier au niveau d'une seule caractéristique acoustique. Dans la

présente étude, les sons variaient donc uniquement au niveau de la hauteur sonore. Cela nous a permis de contrôler l'influence qu'auraient pu avoir d'autres types de matériels auditifs plus complexes possédant des caractéristiques sémantiques ou phonologiques. Cependant, nous ne pouvons pas généraliser la SAN au maintien de toutes les autres caractéristiques acoustiques des sons, comme l'amplitude ou le timbre. D'autres études, utilisant un paradigme similaire, mais faisant varier d'autres caractéristiques acoustiques des sons, devront donc être réalisées.

Finalement, avec l'EEG, nous ne pouvons malheureusement pas faire de localisations de sources très précises. Bien que nous ayons enregistré la SAN aux électrodes fronto-centrales, cela ne veut pas dire nécessairement que l'activité enregistrée provient des neurones situés à cet endroit précis du cortex. Une façon intéressante qui pourrait être utilisée afin de pouvoir examiner les structures cérébrales reliées à la provenance du signal de la SAN serait d'utiliser le même paradigme, mais cette fois-ci en combinant l'enregistrement EEG avec la MEG et l'IRM. Cela nous permettrait d'élaborer des conclusions plus claires quant aux structures cérébrales qui sont impliquées lors du maintien des sons en MCTA.

## Références

- Atkinson R. C., & Shiffrin R.M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. In Spence K. W., Spence J. T., *The psychology of learning and motivation* (Vol. 2, pp. 89–195). Oxford, England: Academic Press.
- Baddeley A. D. (1986). *Working memory*. Oxford: Oxford University Press.
- Baddeley, A. D. (2001). Is working memory still working? *American Psychologist*, *56*, 851–864.
- Baddeley, A. D., & Hitch, G. J. (1974). Working memory. In Bower, G. H. (Eds.), *The psychology of learning and motivation*, *8* (pp. 47–89). New York: Academic Press.
- Bear, M. F., Connors, B. W., & Paradiso, M. A. (2007). *Neurosciences à la découverte du cerveau*. (A. Nieoullon, Trans. 3ème ed.). Paris: Editions Pradel.
- Berz, W. L. (1995). Working memory in music: A theoretical model. *Music Perception*, *12*, 353–364.
- Brisson, B., & Jolicœur, P. (2008). Express attentional re-engagement but delayed entry into consciousness following invalid spatial cues in visual search. *PLoS ONE*, *3*, 1–9.
- Brooks, L. (1968). Spatial and verbal components of the act of recall. *Canadian Journal of Psychology*, *22*, 349–368.
- Chan, A. S., Ho, Y. C., & Cheung, M. C. (1998). Music training improves verbal memory. *Nature*, *396*, 128.
- Chao, L. L. & Knight R. T. (1996). Prefrontal and posterior cortical activation during auditory working memory. *Cognitive Brain Research*, *4*, 27-37.

- Conley, E. M., Michalewski, H. J. & Starr, A. (1999). The N100 auditory evoked potential indexes scanning of auditory short-term memory. *Clinical Neurophysiology*, *110*, 2086-2093.
- Cowan, N. (2008). What are the differences between long-term, short-term, and working memory? *Progress in Brain Research*, *169*, 323–338.
- Crottaz-Herbette, S., Anagnosona, R. T., & Menon, V. (2004). Modality effects in verbal working memory: differential prefrontal and parietal responses to auditory and visual stimuli. *NeuroImage*, *21*, 340–351.
- D’Esposito, M. (2007). From cognitive to neural models of working memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *362*, 761–772.
- D’Esposito, M., Postle, B. R., & Rypma, B. (2000). Prefrontal cortical contributions to working memory: evidence from event-related fMRI studies. *Experimental Brain Research*, *133*, 3–11.
- Falkenstein, M., Hoormann, J., Hohnsbein, J., & Kleinsorge, T. (2003). Short-term mobilization of processing resources is revealed in the event-related potential. *Psychophysiology*, *40*, 914–923.
- Gaillard, A. W. K., & Van Beijsterveldt, C. E. M. (1991). Slow brain potentials elicited by a cue signal, *Journal of Psychophysiology*, *5*, 337–347.
- Goldman-Rakic, P. S. (1987). Circuitry of the prefrontal cortex and the regulation of behavior by representational memory. V. B. Mountcastle, F. Plum, & S. R. Geiger, Eds.), pp. 373–417. In *Handbook of neurobiology*. Bethesda: American Physiological Society.



- Grimault, S., Lefebvre, C., Vachon, F., Peretz, I., Zatorre, R., & Jolicœur, P. (2009). Load-dependent brain activity related to acoustic short-term memory for pitch. *The Neurosciences and Music III: Disorders and Plasticity: Annals of the New York Academy of Science*, 1169, 273–277.
- Henderson, M.T., Crews, A. & Barlow, J. (1945). A study of the effect of music distraction on reading efficiency. *Journal of Applied Psychology*, 29, 313-317.
- Iwanaga, M., & Ito, T. (2002). Disturbance effect of music on processing of verbal and spatial memories. *Perceptual and Motor Skills*, 94, 1251–1258.
- Jolicœur, P., Brisson, B., & Robitaille, N. (2008). Dissociation of the N2pc and sustained posterior contralateral negativity in a choice response task. *Brain Research*, 1215, 160–172.
- Jolicœur, P., Sessa, P., Dell'Acqua, R., & Robitaille, N. (2006). On the control of visual spatial attention: Evidence from human electrophysiology. *Psychological Research*, 70, 414–424.
- Kandel, E., Schwartz, J., & Jessell, T. (2000). *Principles of Neural Science*. (fourth ed.), McGraw-Hill, New York.
- Kaufman, L., Curtis, S., Wang, J.-Z., & Williamson, S. J. (1992). Changes in cortical activity when subjects scan memory for tones. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 82, 266-284.
- Koelsch, S., Schulze, K., Sammler, D., Fritz, T., Müller, K., & Gruber, O. (2009). Functional architecture of verbal and tonal working memory: An fMRI study. *Human Brain Mapping*, 30, 859–873.

- Lang, W., Starr, A., Lang, V., Lindinger, G. & Deecke, L. (1992). Cortical DC potential shifts accompanying auditory and visual short-term memory. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 82, 285–95.
- Lefebvre, C., Vachon, F., Grimault, S., Thibault, J., Guimond, S., Peretz, I., Zatorre, R. J., & Jolicœur, P. (2011). *Distinct electrophysiological indexes for the maintenance of acoustic and visual stimuli in short-term memory*. Manuscript submitted for publication, Department of Psychology, University of Montreal, Montreal, Canada.
- Leiberg, S., Lutzenberger, W., & Kaiser, J. (2006). Effects of memory load on cortical oscillatory activity during auditory pattern working memory. *Brain Research*, 1120, 131–140.
- McCollough, A. W., Machizawa, M. G., & Vogel, E. K. (2007). Electrophysiological measures of maintaining representations in visual working memory. *Cortex*, 43, 77–94.
- Murray, D. J. (1968). Articulation and acoustic confusability in short-term memory. *Journal of Experimental Psychology*, 78, 679–684.
- Pechmann, T., & Mohr, G. (1992). Interference in memory for tonal pitch: Implications for a working-memory model. *Memory & Cognition*, 20, 314–320.
- Pelosi, L., Hayward, M. & Blumhardt, L. D. (1998). Which event-related potentials reflect memory processing in a digit-probe identification task? *Cognitive Brain Research*, 6, 205-218.
- Petrides, M. (1991). Monitoring of selections of visual stimuli and the primate frontal cortex. *Proceedings of the Royal Society of London (Biology)*, 246, 293–298.

- Petrides, M. (2005). Lateral prefrontal cortex: architectonic and functional organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 360, 781–795.
- Postle, B. R. (2006). Working Memory as an emergent property of the mind and brain. *Neuroscience*, 139, 23–28.
- Postle, B. R., Berger, J. S., & D'Esposito, M. (1999). Functional neuroanatomical double dissociation of mnemonic and executive control processes contributing to working memory performance. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96, 12959–12964.
- Pratt, H. Michalewski, H. J., Barrett, G. & Starr, A. (1989a). Brain potentials in memory-scanning task. I. Modality and task effects on potentials to the probes. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 72, 407-421.
- Pratt, H. Michalewski, H. J., Patterson, J. V. & Starr, A. (1989b). Brain potentials in a memory-scanning task. III. Potential to the items being memorized. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, 73, 41-51.
- Predovan, D., Prime, D., Arguin, M., Gosselin, F., Dell'Acqua, R., & Jolicœur, P. (2009). On the representation of words and nonwords in visual short-term memory: Evidence from human electrophysiology. *Psychophysiology*, 46, 191–199.
- Prime, D. J., & Jolicœur, P. (2009). Mental rotation requires visual short-term memory: Evidence from human electric cortical activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 2437–2446.

- Roberts, L.A., Millen, D.R., Palmer, C., & Tartter, V.C. (1986). Modality and suffix effects in memory for melodic and harmonic musical materials, *Cognitive Psychology*, 18, 123-157.
- Robitaille, N., Grimault, S., & Jolicœur, P. (2009). Bilateral parietal and contralateral responses during the maintenance of unilaterally-encoded objects in visual short-term memory: Evidence from magnetoencephalography. *Psychophysiology*, 46, 1090–1099.
- Ruchkin, D. S., Berndt, R. S., Johnson, R., Jr., Ritter, W., Grafman, J., & Canoune, H. L. (1997). Modality-specific processing streams in verbal working memory: Evidence from spatio-temporal patterns of brain activity. *Cognitive Brain Research*, 6, 95–113.
- Ruchkin, D. S., Canoune, H., L., Johnson, R., Ritter, W. (1995). Working and preparation elicit different patterns of slow wave event-related brain potentials. *Psychophysiology*, 32, 399–410.
- Ruchkin, D. S., Grafman, J., Cameron, K., & Berndt, R. S. (2003). Working memory retention systems: A state of activated long-term memory. *Behavioral and Brain Sciences*, 26, 709–777.
- Ruchkin, D. S., Johnson, R. J., Grafman, J., Canoune, H., Ritter, W. (1992). Distinctions and similarities among working memory processes: an event-related potential study. *Cognitive Brain Research*, 1, 53–66.

- Ruchkin, D.S., Sutton, S., Mahaffey, D. and Glaser, J. (1986). Terminal CNV in the absence of motor response. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *63*, 445–463.
- Schendel, Z. A. & Palmer, C. (2007). Suppression effects on musical and verbal memory. *Memory & Cognition*, *35*, 640–650.
- Semal, C., Demany, L., Ueda, K., & Halle, P. A. (1996). Speech versus nonspeech in pitch memory. *Journal of the Acoustic Society of America*, *100*, 1132–1140.
- Strand, F. Forssberg, H., Klingberg, T., & Norrelgen, F. (2008). Phonological working memory with auditory presentation of pseudo-words – An event related fMRI study. *Brain Research*, *1212*, 48–54.
- Trehub, S. E., Schellenberg, E., G., & Kamenetsky, S. B. (1999). Infants' and adults' perception of scale structure. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *25*, 965–975.
- Van den Brink, G., Sintnicolaas, K., & Van Stam, W. S. (1976). Dichotic pitch fusion. *Journal of the Acoustical Society of America*, *59*, 1471–1476.
- Vogel, E. K., & Machizawa, M. G. (2004). Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*, *428*, 748-751.
- Zatorre, R. J. & Samson, S. (1991). Role of the right temporal neocortex in retention of pitch in auditory short-term memory. *Brain*, *114*, 2403-2417.
- Zatorre, R. J., Evans, A. C. & Meyer, E. (1994). Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch. *The Journal of Neuroscience*, *14*, 1908-1919.