

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE PSICOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

**Mecanismos oscilatorios en los procesos atencionales en la
memoria operativa**

**Oscillatory mechanisms of attentional processes in working
memory**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Joaquín Macedo Pascual

Directores

Claudia Poch Pérez-Botija
José Antonio Hinojosa Poveda

Madrid

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE PSICOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

Mecanismos oscilatorios en los procesos atencionales en la memoria operativa
Oscillatory mechanisms of attentional processes in working memory

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Joaquín Macedo Pascual

DIRECTORES

Claudia Poch Pérez-Botija
José Antonio Hinojosa Poveda

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Programa de Doctorado en Psicología



TESIS DOCTORAL

Mecanismos oscilatorios en los procesos atencionales en la memoria operativa

Oscillatory mechanisms of attentional processes in working memory

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Joaquín Macedo Pascual

DIRECTORES

Claudia Poch Pérez-Botija

José Antonio Hinojosa Poveda

Agradecimientos

A mi familia, comenzando por mis padres, Nati y Quino, que con su apoyo incondicional y confianza me han dado libertad absoluta para decidir cuál iba a ser mi futuro y cómo afrontarlo. Este apoyo, tanto económico como emocional, me ha permitido ser un privilegiado y nunca tendré las palabras suficientes ni para agradecerse ni, por supuesto, para pagárselo. A mi hermano Jorge, con el que he crecido y compartido durante veinticinco años y del que siempre aprendo algo. Crecer a su lado me ha hecho indudablemente mejor persona. A Rufa, mi incansable e inseparable compañera de piso desde Filomena. También a todos aquellos que durante los momentos más difíciles de la crisis echaron una mano ayudando a, entre otras cosas, permitirme que siendo prácticamente un adolescente pudiera empezar mi vida adulta en Salamanca y formarme como psicólogo y como persona y dar comienzo a esta aventura.

A mis directores Claudia y José Antonio que, pese al humilde expediente académico que traía bajo el brazo, en comparación al de muchas personas brillantes que se adentran en el mundo de la investigación, me dieron una oportunidad y confiaron en mí. Gracias a ambos por saber perdonar los errores y, a su vez, reconocer los éxitos. Esto me ha permitido poder vivir de este trabajo, haciéndome sentir un privilegiado. Muchas gracias, Claudia, entre otras muchas cosas por sentarte a mi lado y ayudarme a comprender qué había detrás de esas misteriosas funciones, comandos, variables y demás en Matlab que, cuando era (algo más) joven me parecían magia y ahora hasta disfruto escribiendo. Creo que, obviando que son investigadores brillantes en lo suyo, tanto Claudia como José Antonio han creado un ambiente de trabajo en el que, a pesar de ser figuras de autoridad como directores, siempre reina el respeto y las buenas maneras. También estaré siempre agradecido a mi supervisor durante la estancia en la Universidad de Bolonia, Vincenzo Romei, por confiar también en mí y en mi trabajo y permitirme vivir una experiencia única, tanto a nivel científico como personal. A Ángel Fernández Ramos, mi tutor del TFG, ya que gracias a la pasión por su trabajo y a lo que aprendí durante esos meses se despertó en mí el interés por hacer ciencia. Por último, a todos los profesores y profesoras que hayan sido parte de mi formación tanto durante el grado en la Universidad de Salamanca como en el máster en la Universidad Complutense de Madrid.

A mis amigos, amigas y toda la gente que quiero y aprecio. A todas esas personas que son parte de mi vida y que me han acompañado en mi paso por Cáceres, Salamanca, Cesena y Madrid. Siempre he tenido la suerte de rodearme de buenas personas, gente con ganas de vivir la vida y disfrutar y que me han motivado a seguir adelante con este camino. Mil gracias

a mis amigos de Cáceres que ya sea con distancia y llamadas online de por medio, o bien con un Bitter Kas en la Plaza Mayor más bonita del país, han estado presentes a lo largo de esta etapa. Gracias a aquellas personas de Salamanca que, tras más de diez años juntos o separados, han sido parte de mi formación como persona en una etapa inolvidable y a día de hoy siguen presentes en mi vida de una manera u otra. También gracias a la gente que me ha dado Madrid, ya más adultos y con obligaciones de personas mayores y con las que, dentro de lo que la vida casi treintañera permite, disfruto de esta distópica pero inigualable ciudad. Por supuesto debo agradecer también a mis compañeros y compañeras del CNC en Italia y de los dos pisos que habité, ya que hicieron que una estancia de investigación formara parte de mí para siempre, volviendo a España con una receta de carbonara, un nuevo idioma y muchos buenos momentos. Por último, yo que soy una persona “de números”, tengo que dar gracias a aquellos amigos y amigas que me han ayudado, desde otros campos académicos y del conocimiento a ver respuestas más allá de la ciencia y abrirme aún más a otros campos.

Millones de gracias a los cientos de participantes que han sufrido la tortuosa experiencia que en Psicología denominamos “tarea experimental”. Esas horas delante de un ordenador que, en la mayoría de los casos, se realizaban de forma voluntaria y prácticamente altruista no tienen precio. Este agradecimiento se multiplica por cien en el caso de compañeros y compañeras que, habiéndose prestado de forma voluntaria a hacer otros tantos experimentos antes, siempre han estado ahí para una prueba piloto, un registro de EEG o lo que hiciera falta. También le estoy muy agradecido a todas aquellas personas que, en algún momento, me han echado una mano con la tediosa tarea que es la colocación, montaje, desmontaje y limpieza del sistema de EEG, ayudando también a mantener entretenidos a los participantes con interesantes conversaciones de peluquería. Ya haya sido en el pluri de la Complutense, en la Universidad Autónoma, en el CNC de Bolonia o en la Universidad Nebrija siempre he tenido la suerte de contar con alguien a mi lado, ayudando a aligerar este necesario trámite. Me gustaría poder nombrar a todas aquellas personas que desinteresadamente me echaron una mano con esto, pero correría el riesgo de olvidar a alguien por lo que mil gracias a quien corresponda. También tengo que agradecer al personal de los diferentes lugares por lo que he pasado ya que han permitido que la rueda de la ciencia siga girando. Se incluye en ello desde el personal de la cafetería de la Universidad de Salamanca con su afición al alioli hasta el personal de conserjería del Instituto Pluridisciplinar, pasando por todo el personal de limpieza, servicios administrativos y cualquier persona que haya hecho posible cualquier tipo de trámite.

Gracias a todos y todas por hacerlo posible.

"You miss 100% of the shots you don't take"

Índice de tablas

Estudio 1

Figura 1. Schematic illustration of the experimental task.....	45
Figura 2. Raincloud plot of the mean behavioral performance composed by cloud of dots representing individual scores, box plot and one-sided violin plot.....	47
Figura 3. Pre cue bilateral oscillatory dynamics: Contrast expectation.....	49
Figura 4. Post cue bilateral oscillatory dynamics: Retro-cue contrast.....	50
Figura 5. Post cue bilateral oscillatory dynamics: Retro-cue type.....	52
Figura 6. Retro-cue induced alpha lateralization.....	51

Estudio 2

Figura 1. Schematic illustration of the experimental task.....	63
Figure 2. Behavioural performance.....	66
Figura 3. Retro-cued bilateral oscillatory dynamics.....	67
Figura 4. Lateralized alpha activity.....	68

Índice

Resumen.....	4
Abstract.....	7
Abreviaturas.....	10
1. Introducción.....	12
1.1. Memoria operativa.....	12
1.1.1. Definición y contexto histórico.....	12
1.1.2. Memoria operativa y atención.....	17
1.1.3. Atención selectiva al espacio representacional y retroclaves.....	18
1.1.4. Procesos de mantenimiento y olvido en la memoria operativa.....	21
1.1.5. Interferencia bidireccional entre atención al espacio perceptivo y representacional.....	23
1.2. Oscilaciones neuronales.....	25
1.2.1. Introducción y contexto histórico.....	25
1.2.2. Función de alfa en el procesamiento de información sensorial.....	28
1.2.3. Oscilaciones en la banda de alfa y estudios perceptivos.....	29
1.2.4. Oscilaciones de alfa y atención selectiva en la MO.....	31
1.2.5. Enfoques alternativos sobre la función de alfa.....	33
2. Objetivos e hipótesis.....	36
2.1. Objetivos específicos.....	36
2.1.1. Objetivo 1.....	36
2.1.2. Objetivo 2.....	36
2.1.3. Objetivo 3.....	36
2.1.4. Objetivo 4.....	36
2.2. Hipótesis.....	37
2.2.1. Hipótesis 1.....	37
2.2.2. Hipótesis 2.....	37
2.2.3. Hipótesis 3.....	37
2.2.4. Hipótesis 4.....	37
3. Estudio 1: Macedo-Pascual, J., Campo, P., Capilla, A., Hinojosa, J. A., & Poch, C. (2022). Expectance of low contrast retro-cues does not modulate anticipatory alpha power. <i>Biological Psychology</i> , 173, 108400.....	39
3.1. Abstract.....	40
3.2. Introduction.....	41
3.3. Methods.....	43
3.3.1. Participants.....	43

3.3.2. Stimuli and procedure.....	43
3.3.3. EEG data recording.....	45
3.3.4. Preprocessing and Time-frequency analysis.....	45
3.3.5. Statistical analysis.....	46
3.4. Results.....	47
3.4.1. Behavioral results.....	47
3.4.2. EEG results.....	48
3.5. Discussion.....	52
4. Estudio 2: Macedo-Pascual, J., Capilla, A., Campo, P., Hinojosa, J. A., & Poch, C. (2023). Selection within Working Memory impairs perceptual detection. Psychonomic Bulletin & Review. https://doi.org/10.3758/s13423-022-02238-2.....	58
4.1. Abstract.....	59
4.2. Introduction.....	60
4.3. Methods.....	62
4.3.1. Participants.....	62
4.3.2. Experimental task.....	62
4.3.3. EEG data recording.....	63
4.3.4. Preprocessing and oscillatory analyses.....	64
4.3.5. Statistical analyses.....	64
4.4. Results.....	65
4.4.1. Memory performance.....	65
4.4.2. Perceptual probe detection performance.....	65
4.4.3. EEG results.....	67
4.5. Discussion.....	68
5. Discusión general.....	74
5.1. Papel de alfa en el mantenimiento de información en la MO y relación con las expectativas.....	76
5.1.1. Expectativas y modulación de alfa.....	77
5.1.1. Procesamiento atencional y modulación de alfa.....	78
5.2. Atención selectiva y lateralización de alfa.....	81
5.2.1. Efecto de la retroclave en memoria y detección.....	81
5.2.2. Diferentes estados en la Memoria Operativa.....	84
5.2.3. Lateralización de alfa y facilitación o supresión del procesamiento.....	85
5.3. Limitaciones.....	87
6. Conclusiones.....	90
7. Conclusions.....	93
8. Referencias.....	96

Resumen

Introducción

La Memoria Operativa (MO) hace referencia a una serie de mecanismos que permiten mantener información temporalmente siendo esto esencial en el correcto funcionamiento de nuestra vida. La atención y la MO guardan una estrecha relación ya que, para aumentar la eficacia de esta última, es necesario seleccionar la información relevante y prevenir el procesamiento de la irrelevante. Estos procesos también se aplican a la selección o inhibición de información del ambiente y la evidencia muestra que existe un amplio solapamiento entre atención al espacio representacional y al perceptivo. Una pregunta relevante es si la selección de estímulos en la MO depende de la atención perceptiva y si comparten recursos. En cuanto a los correlatos neurales asociados a la MO y la atención, las oscilaciones en la banda de alfa (8-12 (Hertzios) Hz) son uno de los campos de investigación más reseñables. Se ha propuesto que la modulación de la potencia de alfa reflejaría una modulación endógena de la excitabilidad de la corteza visual. Es decir, a más potencia de alfa, menor excitabilidad. Alfa también ha sido asociada con la dirección de la atención, encontrando una mayor desincronización en el hemisferio contralateral al hemicampo en el que se presenta información relevante. La evidencia parece apuntar a que el papel de esta lateralización sería el de un mecanismo general de orientación de la atención. La sincronización en la banda de alfa también ha sido asociada a procesos tan diversos como la selección y mantenimiento de representaciones en la MO, el grado de demandas de procesos interno o la inhibición funcional tanto del procesamiento de estímulos provenientes del espacio perceptivo como de aquellos de la MO. Dada esta variedad de procesos y mecanismos atribuidos a las oscilaciones en la banda de alfa otra pregunta relevante es si, mientras se mantiene información en la MO, se puede modular la actividad de alfa para percibir un estímulo relevante y si esto tiene efectos en el rendimiento de memoria.

Objetivos

El objetivo general de esta tesis era el de arrojar luz sobre mecanismos oscilatorios en los procesos atencionales y de la memoria operativa en la regulación de la entrada sensorial. En concreto, en un primer estudio queríamos examinar el papel de las oscilaciones en la banda de alfa en el periodo de retención en la MO, comprobando si su papel está relacionado o bien con la regulación de la vía de entrada sensorial, o bien con las demandas de procesamiento internas. Los participantes realizaban una tarea de MO y

retroclaves y, en algunos bloques, estas claves eran presentadas con un contraste en el umbral de la percepción, lo cual nos permitía examinar las relaciones entre el mantenimiento en la MO y la regulación de alfa para facilitar la percepción de la retroclave.

Dado el solapamiento entre los procesos atencionales relacionados con la MO y los asociados a la percepción, en un segundo estudio nos preguntábamos si la selección de estímulos del espacio representacional depende de la atención perceptiva. En este caso, los participantes realizaban también una tarea de retroclaves, con la diferencia de que se añadía una segunda tarea de detección en la que, en algunas ocasiones, debían detectar un estímulo en el umbral de la percepción o claramente visible y que podía aparecer en cualquier momento entre la presentación de la clave y la respuesta a la tarea de MO. La realización de este experimento nos permitía estudiar los efectos bidireccionales entre la dirección de la atención a la MO y hacia el espacio perceptivo, comprobando cómo se modulan estos procesos tanto a nivel comportamental como comprobar si el aumento de demandas atencionales al espacio perceptivo reduce la lateralización de alfa provocada por una retroclave espacial.

Resultados

En el primer estudio hallamos una ausencia de modulación de alfa con el fin de percibir la retroclave de bajo contraste a pesar de que se ha demostrado que esta puede variar en función de la expectativa. Se observó, a su vez, una reducción bilateral de alfa tras la retroclave en ensayos en los que esta era de alto contraste. En cuanto a los resultados comportamentales, se produjo una mejora gracias a las retroclaves espaciales respecto a las neutrales tanto con contraste alto como bajo. Sin embargo, el rendimiento tras retroclaves espaciales era mayor cuando estas eran de alto contraste que cuando eran de bajo contraste. De forma relevante, esta mejora no iba asociada a una diferencia en la lateralización de alfa

En el segundo estudio observamos una interacción entre las demandas de la MO y las visuales. Por un lado, cuando se dirigía la atención a la MO mediante una retroclave espacial empeoraba el rendimiento en la tarea de detección visual cuando se presentaba el estímulo de bajo contraste. En cuanto al rendimiento en la MO, tras retroclaves neutrales el rendimiento era peor en bloques en los que el estímulo a detectar era de bajo contraste, es decir, cuando las demandas atencionales eran mayores. Sin embargo, el contraste del estímulo a detectar no tenía efectos perjudiciales sobre el rendimiento de MO cuando se presentaba una retroclave espacial. En cuanto a las oscilaciones en la banda de alfa, no se observaba esta modulación entre tipo de clave y contraste.

Conclusiones

Los hallazgos del primer experimento nos permiten proponer que la actividad de alfa reflejaría las demandas de procesamiento interno y sería un índice de los recursos atencionales asignados a las representaciones. Si su función fuera regular la vía de entrada sensorial, habríamos hallado mayor desincronización en bloques de bajo contraste.

Respecto al segundo estudio, los resultados parecen apoyar la idea de que existiría un recurso atencional a compartir entre los espacios perceptivo y representacional, dada la interacción entre ambas tareas. A su vez, se demostró que el efecto de las retroclaves no requiere de atención sostenida y que proporcionan un estado privilegiado al ítem señalado. Cuando se excede la capacidad atencional, el rendimiento en la MO se ve perjudicado. A su vez, cuando se dirige el foco atencional a la MO existen costes a la hora de redirigirlo al espacio perceptivo.

Abstract

Introduction

Working Memory (WM) is associated to those mechanisms that allow us to temporally hold information, being this essential in our daily life. Attention and WM maintain a close relationship: relevant information must be selected while avoiding processing of the irrelevant one. Processes related to this can be applied either to the perceptual or the representational spaces and scientific evidence shows a wide overlap between attention to both domains. One relevant question is whether selection of stimuli in WM is dependent on perceptual attention and if they share resources. Regarding neural correlates of WM and attention, oscillations on the alpha band are one of the most prolific fields of research. It has been proposed that modulation of power on the alpha band would reflect an endogenous modulation of visual cortex excitability. That is, higher alpha power, less excitability. Alpha activity has also been related to direction of attention, finding higher desynchronization across the hemisphere contralateral to the hemifield where relevant visual information is presented. This alpha lateralization has been proposed as a general mechanism of orientation of attention. Synchronization in the alpha band has also been associated with different processes as selection and retention of information in WM, the degree of internal processing demands and functional inhibition of irrelevant information, both for the perceptual and representational domains. Given the diversity of processes and mechanisms related to alpha band activity, a relevant question is whether while maintaining information in WM, alpha activity can be modulated to perceive a barely seen relevant stimulus and if this affect memory performance.

Objectives

The general objective of this doctoral thesis was to shed light on oscillatory mechanisms in WM and attention and its role controlling sensory gating. Concretely, on a first experiment we wanted to assess the role of alpha band oscillation during the retention period in WM, checking whether its function is related to either sensorial gatekeeping or is related to internal processing. Participants performed a retrocue WM task where, in some block, the contrast of the cue was on the threshold of perception, what allowed us to examine the relationship between retention in WM and modulation of alpha band activity to facilitate the perception of the barely seen retrocue.

Given the overlap between attentional processes related to WM and those associated with perception, on a second experiment we asked whether selection on stimuli

within the representational domain is dependent on perceptual attention. In this case, participants also performed a retrocue task, with the difference that we added a simple detection task where participants, on some trials, had to detect a stimulus with either high or low contrast and that could appear at any moment between the presentation of the cue and the WM response. This experiment allowed us to assess the bidirectional effects of attention to WM and to the perceptual space, checking how these processes are modulated at the behavioral level and also allowed us to see whether increase of attentional demands to the perceptual demands decrease the alpha lateralization elicited by the spatial cue.

Results

On the first experiment we found no modulation of alpha activity in order to perceive the low contrast retrocue, despite that the evidence shows that alpha can be modulated according to the expectation. Nevertheless, it was found a bilateral alpha desynchronization after the cue on high contrast trials. Regarding behavioral results, we found better performance for spatial compared to neutral cues for both contrasts. However, performance for spatial cue trials was better for high contrast trials. Importantly, this better WM performance was not associated to a modulation of alpha band lateralization across different spatial cue contrast.

On the second experiment, we found an interaction between WM and visual demand. On one side, when attention was directed to WM by a spatial retrocue, performance on the detection task was lower for low contrast trials. On the other, regarding WM performance, this was worse after neutral cues on low contrast trial compared to high contrast ones. That is, when attentional demands were higher. Nevertheless, contrast of the to-be-detected stimulus did not harm WM performance after spatial retrocues. Regarding alpha band oscillations, we did not find a modulation on the interaction between cue and contrast.

Conclusions

Findings on the first experiment allow us to propose that alpha band activity would reflect internal processing demands and that it would be an index of resources assigned to internal representations. If its function was gatekeeping of sensorial information, we would have found higher desynchronization of alpha during low contrast blocks.

Regarding the second experiment, results seem to show support to the proposals that affirm that there would be a shared resource between perceptual and representational domains, given the interaction we found between both tasks. Also, it was found that the

retrocue effect does not require sustained attention and that it gives a privileged status to the signaled item. When attentional capacity is exceeded, WM performance is harmed. In addition, when focus of attention is directed to WM there are some cost when it has to be redirected to the perceptual space.

Abreviaturas

CDA: *Contralateral Delay Activity*.

CRT: *Cathode-ray tube*.

EEG: Electroencefalograma o *Electroencephalography*.

EOG: *Electrooculography*.

et al.: *et alii*.

fMRI: Resonancia magnética funcional.

Fig.: *Figure*.

FoA: *Focus of Attention*.

Hz: Hertzios.

i.e.: *id est*.

log: *logarithm*.

MCP: Memoria a Corto Plazo.

Mdiff: *Mean difference*.

MLP: Memoria a Largo Plazo.

MO: Memoria Operativa.

ms: Milisegundo.

PF: *Psychometric Function*.

SAS: Sistema Atencional Supervisor.

SEM: *Standard Error of the Mean*.

TBRS: *Time-Based Resource Sharing*.

TDS: Teoría de Detección de Señales.

TMS: Estimulación Magnética Transcraniana.

WM: *Working Memory*.

1. Introducción

1.1. Memoria operativa

1.1.1. Definición y contexto histórico

El término MO hace referencia a una serie de procesos y mecanismos esenciales en el correcto funcionamiento de nuestra vida diaria (Garrison & Schmeichel, 2022; Jones, Milton, Mostazir, & Adlam, 2020; Spencer-Smith & Klingberg, 2015). En concreto, podemos definir a la MO como el “mantenimiento y/o manipulación en la mente de información relevante para una tarea durante periodos breves de tiempo para guiar el comportamiento subsecuente” (Gazzaley & Nobre, 2012). Por su importancia, este concepto ha recibido amplia atención por parte de la comunidad investigadora en neurociencia y psicología cognitiva (Chai, Abd Hamid, & Abdullah, 2018). Su relevancia es debida a que incluye los procesos que permiten mantener de forma temporal información de cualquier modalidad sensorial, o de la propia memoria a largo plazo (MLP), para su procesamiento, almacenamiento y para desempeñar cualquier acción (Cowan, 2022; Gazzaley & Nobre, 2012; Miller, Lundqvist, & Bastos, 2018; Oberauer, 2019).

Cabría recalcar la importancia práctica del estudio de la MO en sus diversas modalidades sensoriales ya que es un proceso que interviene en muchas funciones relevantes para el día a día. Como ejemplo, la evaluación de la MO en su conjunto, es decir, incluyendo componentes visuales, verbales y ejecutivos, puede ayudar a predecir el aprendizaje de palabras en niños y guiar intervenciones cuando existan dificultades en la adquisición de vocabulario (Gray, Levy, Alt, Hogan, & Cowan, 2022). Además, las limitaciones en la MO pueden ser un factor que ralentice el aprendizaje de otras habilidades como la escritura, así como afectar a procesos generales como la resolución de problemas (Cowan, 2014). En cuanto a otros ejemplos concretos, la capacidad de la MO jugaría un papel bastante relevante en niños a la hora de desarrollar la habilidad para leer con éxito (Slattery, Ryan, Fortune, & McAvinue, 2021). De forma más general, la inteligencia fluida —es decir, el factor de inteligencia que no depende tanto del bagaje cultural previo— ha sido relacionada con la MO a través del desempeño del foco atencional. Aquí entenderíamos el foco atencional, según Cowan (1999), como la porción de información atendida de forma privilegiada. Esta relación entre inteligencia fluida y MO es debida a que los estímulos que entran dentro del foco atencional podrían formar asociaciones entre sí y, por ello, a mayor capacidad para almacenar conceptos simultáneamente, más complejas serían las

asociaciones que se formen (Gray et al., 2017). La capacidad de la MO parece ejercer un papel causal sobre la inteligencia fluida, aunque no sería el único factor que afectara a esta última (Hagemann, Ihmels, Bast, Neubauer, & Schankin, 2023). A su vez, la importancia práctica de estudiar sus correlatos neurales es también reseñable ya que permitiría conocer, por ejemplo, los mecanismos cerebrales relacionados con el deterioro de la capacidad de memoria asociado a la edad (Pinal, Zurrón, Díaz, & Sauseng, 2015).

El origen del uso del término *working memory* data de la década de los sesenta y es atribuido a George Miller, Eugene Galanter y Karl Pribram (1960). Miller y sus colaboradores (1960) ya relacionaron en este trabajo la MO con la consecución de planes a través del mantenimiento de información relevante en un momento dado. No obstante, el término *working memory* ya había sido utilizado anteriormente en otros contextos aunque serían Miller y sus colaboradores (1960) quienes inicialmente lo aplicarían en este sentido. Posteriormente, Atkinson y Shiffrin (1968) incluyeron la MO dentro de su modelo de memoria, denominado este modelo modal. Este modelo constaba de tres componentes, estando la MO incluida dentro del componente del almacén a corto plazo. Los otros dos componentes serían el registro sensorial y la MLP. El registro sensorial sería la vía de entrada de información, incluyendo los diferentes sentidos, y en él se mantendrían las representaciones que serían utilizadas posteriormente y procesadas por el almacén a corto plazo. En el almacén a corto plazo, que sería común a las diferentes modalidades sensoriales, entraría la información atendida, pudiendo retenerse durante periodos más amplios que en el registro sensorial. Finalmente, según este modelo, en el almacén a largo plazo la información se retendría durante más tiempo aun y recibiría esta de forma relativamente automática desde el almacén a corto plazo. En un sentido inverso, el almacén a corto plazo puede recibir y atender la información del almacén a largo plazo pudiendo manipularla y devolverla a este, por lo que la relación sería bidireccional. A pesar de la popularidad que obtuvo el modelo de Atkinson y Shiffrin (1968) y la cantidad de investigación que generó en años posteriores, muchas de sus asunciones no se sostuvieron en el tiempo y se consideró excesivamente simplista. Una de las asunciones que fueron rebatidas fue la de considerar la memoria a corto plazo (MCP) como un almacén unitario, ya que no concordaba con la evidencia obtenida. Otra asunción que realizaba el modelo modal es que el mantenimiento de la información en el almacén de la MCP garantizaba su transferencia a la MLP, siendo esta idea rebatida por Fergus Craik y Robert Lockhart (1972) a través de su propuesta de los diferentes niveles de procesamiento durante la codificación de información. A pesar de que existe disparidad en los resultados obtenidos, la evidencia acumulada hasta el momento va en la dirección de que a mayor mantenimiento en la MO, mejor rendimiento en la MLP (Hartshorne & Makovski, 2019).

Una alternativa al modelo modal de Atkinson y Shiffrin (1968) fue la aportada por Alan Baddeley y Graham Hitch (1974) con su modelo multicomponente. En esta primera versión del modelo sus autores propusieron tres componentes distintos: el ejecutivo central, el bucle fonológico y la agenda visoespacial, destacando que todos ellos serían de capacidad limitada. La adición de un componente como el ejecutivo central surge tras los hallazgos, entre otras, en tareas en las que el participante se encontraba al límite de su capacidad de la denominada MCP pero que, cuando se añadía una segunda tarea cognitiva, el efecto de interferencia entre ambas no era tan pronunciado como el que se esperaría si el almacén de MCP fuera un sistema unitario (Baddeley, 1992). Estos hallazgos, además de provenir de estudios con paradigmas de tareas duales, provenían de estudios de casos de pacientes con alteraciones neuropsicológicas. A pesar de la complejidad del ejecutivo central y de ser considerado por el propio Baddeley (1996) como un cajón de sastre conceptual, lo definen como un sistema de control atencional, siendo los otros dos componentes dependientes de este. El papel propuesto por Baddeley (1992) para el ejecutivo sería, por tanto, el de coordinador de la información y supervisor atencional. A pesar de la utilidad empírica inicial de categorizar al ejecutivo central como un único componente, la evidencia ha demostrado, como afirmaba Baddeley (1996), que comprende diversas funciones y procesos (Logie, 2016). Por ello, a la hora de estudiar su relación con los otros componentes no lo debemos tratar como un proceso con capacidad unitaria y, a su vez, habría que descartar su función como homúnculo (Baddeley, Hitch, & Allen, 2020). Si mencionamos el ejecutivo central también debemos hacer referencia al sistema atencional supervisor (SAS), concepto desarrollado por Norman y Shallice (1986) y que actuaría en las situaciones en las que la atención debe ser controlada de forma deliberada. Este tipo de procesos, controlados, precisarían de más recursos cognitivos en comparación con lo que estos autores denominan como automáticos, es decir, aquellos que pueden ser realizados sin necesidad de dirigir la atención ni de orientar las respuestas de forma deliberada. Otro de los componentes del modelo inicial, el bucle fonológico (Baddeley, 1992) también denominado articulatorio (Baddeley, 1986), serviría como almacén temporal para la información verbal y acústica. A pesar de ser considerado inicialmente un sistema dependiente o “esclavo” del ejecutivo central, se ha comprobado que su función podría ser la de guiar la acción y controlar el comportamiento a través de autoinstrucciones (Baddeley, 2011). Esta información se mantendría almacenada a través de la articulación verbal. En cuanto a la agenda visoespacial, como su propio nombre indica, abarca tanto el mantenimiento temporal como la manipulación de información visual y espacial. Por último, Baddeley (2000) propuso la adición del bucle episódico a su modelo. La función de este componente sería la de mantener y manipular temporalmente la información

episódica. Según Baddeley (2000), este almacén mantendría episodios con información de diversas modalidades que serían integradas en la dimensión espacial y en la temporal. Además, según este autor, se accedería al almacén del bucle episódico a través del ejecutivo central y su contenido provendría de los otros dos componentes de la MO o de la MLP.

De entre los modelos clásicos relativos a la MO restaría por mencionar el modelo de los procesos integrados o *embedded processes* de Nelson Cowan (1999), en el que unos componentes estarían anidados dentro de otros. Empezando de dentro hacia fuera, se encontrarían el foco atencional y la percepción consciente, que estarían integrados o anidados dentro de la porción de memoria activada a corto plazo. A su vez, esta información a corto plazo sería una pequeña parte de toda la información almacenada a largo plazo. Para Cowan (1999), tanto la información activada en la MCP como la que se encuentra en el foco atencional podrían formar nuevas asociaciones, tanto entre ellas como con la información que se vaya activando consecuentemente. En adición a estos tres componentes tendríamos, por un lado, el ejecutivo central, el cual cumpliría un papel similar al propuesto por Baddeley (1996) y, por último, un almacén sensorial en el que se mantendría información durante periodos muy breves de tiempo antes de interactuar con los componentes de memoria. Según Cowan (1999), la atención podía ser dirigida tanto a estímulos en el espacio perceptivo como a estímulos de la MLP. Posteriormente, Oberauer y Hein (2012) propusieron lo que consideraron una extensión del modelo de Cowan (1999). Para Oberauer y Hein (2012) se distinguirían tres componentes dentro de la MO: el foco atencional —que estaría compuesto por un solo estímulo—, la región de acceso directo y la parte activada de la MLP. Estos componentes estarían anidados al igual que en el modelo de Cowan (1999) y la región de acceso directo correspondería al concepto de foco atencional de este autor. La diferencia entre ambos modelos es que Oberauer y Hein (2012) proponen que dentro de los estímulos en la región de acceso directo se podría activar de forma privilegiada un solo ítem, siendo para ellos este el verdadero foco atencional y no uno más amplio como proponía Cowan (1999). La capacidad de la región de acceso directo, a pesar de ser limitada, sería mayor que la del foco atencional individual, que se encontraría anidado dentro de este foco más amplio (Oberauer & Hein, 2012).

Respecto a las definiciones que se dan actualmente sobre la MO, tal y como señala Cowan (2017) en su revisión sobre esta y la MCP, desde distintas posiciones teóricas se aportan diferentes y diversas conceptualizaciones de la MO. Oberauer (2019) propone que, dejando de lado las diferencias en las definiciones concretas, de forma general podría afirmarse que la MO hace referencia a una serie de mecanismos y procesos que mantendrían las representaciones mentales necesarias en un momento dado para llevar a cabo una tarea

cognitiva. Por otra parte, Cowan (2022), en una reciente revisión sobre el desarrollo de la MO a lo largo de las diferentes etapas vitales, simplifica la definición y considera que esta sería la pequeña cantidad de información mantenida en la mente y utilizada en tareas cognitivas. También deberíamos reseñar la definición establecida por Gazzaley y Nobre (2012) y citada anteriormente de la MO entendida como el “mantenimiento y/o manipulación en la mente de información relevante para una tarea durante periodos breves de tiempo para guiar el comportamiento subsecuente”. En un sentido metafórico, Earl K. Miller y sus colaboradores (2018) la definen como el bloc de notas del pensamiento consciente, afirmando que sería esencial para el comportamiento y la consecución de metas, ya que es donde se mantendrían y manipularían los pensamientos. La respuesta a qué es en concreto la MO depende de las asunciones que hacen los modelos teóricos desde los que se propone su definición o, simplemente, de lo específica o ambigua que sea la caracterización del término. De forma común a todas las conceptualizaciones de la MO está la asunción de que, para que esta funcione, se necesita codificar y mantener disponibles las representaciones relevantes y prevenir que aquellas que sean irrelevantes para nuestras metas interfieran. La información potencialmente intrusiva o irrelevante podría provenir tanto del espacio perceptivo como del espacio representacional, es decir, de la MO. Para finalizar, es relevante señalar que en un estudio reciente se ha aportado evidencia inicial sobre que las asunciones de los modelos de MO se extienden más allá de las poblaciones típicas en las que se suelen realizar los trabajos experimentales, ya que los sujetos participantes suelen ser estudiantes universitarios cuyo contexto es el de países occidentales, industrializados, ricos y desarrollados (Cockcroft, 2022). Es decir, parece que las asunciones de los modelos podrían ser transculturales.

Algunos debates abiertos y cuestiones a resolver en este campo son, por ejemplo, cómo se codifica la información en la MO, cómo la MO y la memoria sensorial se relacionan con la atención o si la capacidad de la MO está limitada a un número máximo y fijo de objetos o, por el contrario, está limitada por recursos asignados de forma flexible (Shevlin, 2020). En relación a este debate, por un lado, ciertos autores afirman que la capacidad está limitada a un número discreto de ítems como abogaban George Miller (1956) y Nelson Cowan (2001) con sus famosos números mágicos 7 y 4, respectivamente. Los números mágicos 7 y 4 hacen referencia al número máximo de ítems que se podrían almacenar en la MO, esperando que, si la información a retener supera este límite de *slots* los estímulos sobrantes no sean almacenados (Cowan, Roudier, Blume, & Scott Saults, 2012). En contraposición, situaríamos a los autores que respaldan que la capacidad de la MO está limitada en base a un recurso mnemónico continuo (Ma, Husain, & Bays, 2014). La presunción de que la capacidad de la MO está limitada a un número discreto de objetos o *slots*, ha ido perdiendo peso en favor de

las teorías y de la evidencia que afirma que la MO sería un recurso que sería asignado de forma flexible a todos los estímulos mantenidos en ella, haciendo que conforme aumente la cantidad estímulos en la MO, se declinen gradualmente los recursos asignados a cada uno de ellos (Bays & Husain, 2008; Ma et al., 2014). Cuando determinada información es considerada obsoleta para la persona, los recursos atencionales son redirigidos hacia aquellas nuevas representaciones que sean relevantes para sus metas (Taylor, Tomić, Aagten-Murphy, & Bays, 2022). Independientemente de la asunción de un modelo teórico u otro, Robert Logie y sus colaboradores (2020) afirman, en un sentido general, que la capacidad de la MO vendría dada por la de cada uno de los componentes que intervienen en estos procesos y por la eficiencia con la que trabajan entre sí. Es decir, en función de la estrategia que siga una persona al realizar una tarea de MO hará uso de unos componentes u otros, por lo que será necesario disociarlos mediante manipulación experimental para aislar los efectos de cada uno en la capacidad de la MO,

1.1.2. Memoria operativa y atención

A pesar de que en ciencias cognitivas el término «atención» sea utilizado con diversos fines y asunciones, podríamos definirlo como una serie de mecanismos, tanto cognitivos como neuronales, que se encargarían de aprovechar de la forma más eficiente posible los recursos disponibles y limitados necesarios para realizar procesos como almacenar información, procesar esta o recuperarla (Hommel et al., 2019). En concreto, el estudio de la atención visual es un campo prolífico cuya producción científica no ha dejado de crecer en las últimas décadas, abriendo múltiples ramas de conocimiento (Carrasco, 2011).

Una forma de conceptualizar la atención de manera más específica sería entenderla como un proceso involucrado en la selección de información y en su priorización (Oberauer, 2019). En concreto, englobaríamos este tipo de procesos dentro del concepto de atención selectiva, entendida como el mecanismo mediante el cual seleccionamos información relevante e ignoramos o suprimimos información irrelevante, por lo que puede observarse que existe un gran solapamiento con las definiciones de la MO aportadas anteriormente (Awh, Vogel, y Oh, 2006; Olivers, 2008), siendo dos constructos altamente interrelacionados. De hecho, este solapamiento sería aún mayor cuando se dirige la atención al espacio representacional, es decir, a los estímulos que ya no forman parte del espacio perceptivo. Tanto durante el período de codificación como el de mantenimiento de información en la MO tienen lugar procesos atencionales para facilitar el procesamiento de

información relevante e impedir el de la irrelevante (Chun, 2011; Gazzaley & Nobre, 2012). Además de impedir la entrada en el sistema de información irrelevante, una vez que una representación ya forma parte de la MO puede ser tanto eliminada como sustituida por otra, con el fin de liberar capacidad (Kim, Smolker, Smith, Banich, & Lewis-Peacock, 2020). La función de la atención selectiva es esencial, ya que en un ambiente perceptivo o en un entorno representacional plagado de multitud de estímulos es necesario que exista un sistema que priorice la información necesaria para la consecución de nuestras metas y establezca algún tipo de filtros para aquella que no sea relevante (Yantis, 2008). Tanto cuando se atiende al espacio perceptivo como a los estímulos en la MO es importante, por un lado, seleccionar la información relevante y, por otro, inhibir la irrelevante o prevenir su procesamiento. De hecho, se puede considerar también a la MO como una interacción entre la selección de información relevante del espacio perceptivo y el posterior mantenimiento activo de esta en representaciones internas (Chun, 2011).

1.1.3. Atención selectiva al espacio representacional y retroclaves

Es un hecho contrastado que la atención visual selectiva al espacio perceptivo mejora el rendimiento de memoria y la eficacia de sus procesos, mejorando tanto la precisión en la respuesta como la velocidad de esta (Posner, 1980). La atención al espacio perceptivo puede acaecer tanto durante el periodo previo a la aparición de los estímulos como cuando estos están presentes (Gazzaley & Nobre, 2012). En contraposición, los procesos de atención selectiva también pueden aplicarse al espacio representacional. Como afirmaba Nelson Cowan (1999) en el desarrollo de su modelo de procesos integrados y, posteriormente, Oberauer y Hein (2012), cuando la atención se dirige de forma selectiva hacia la MO se puede priorizar un determinado ítem dentro de ella y dotarle de un estado de representación más privilegiada, considerando que ha entrado en el foco atencional. La atención hacia las representaciones en la MO puede venir dada de acuerdo a nuestras metas, es decir, de forma endógena, o guiada por alguna característica del ambiente y de forma involuntaria, es decir, de forma exógena (Van Ede, Board, & Nobre, 2020).

La atención hacia estímulos que ya no están presentes en el espacio perceptivo, sino que han sido codificados en la MO, ha sido estudiada mediante el paradigma de retroclave. La forma de atención selectiva mencionada aquí va más allá del mantenimiento normal en la MO, como el dado por los procesos de *refreshing*, que se detallarán posteriormente, ya que los estímulos señalados por la retroclave entran en un estado privilegiado en comparación con los no señalados (Lorenc, Mallett, & Lewis-Peacock, 2021; Makovski &

Pertsov, 2015; Poch, Campo, & Barnes, 2014). En este tipo de experimentos, tras presentar en primer lugar una serie de estímulos a memorizar, se muestra una clave que indica de forma retroactiva —retroclave— qué estímulo o estímulos de los anteriormente presentados será relevante para una posterior respuesta. Los estímulos no señalados por la retroclave se mantendrían en un estado latente mientras que aquel señalado recibiría una priorización en su procesamiento. En un trabajo seminal acerca de este tema, Griffin y Nobre (2003) demostraron que el patrón de mejora en el rendimiento cuando se dirige la atención hacia representaciones en la MO era equivalente a cuando se dirigía la atención a localizaciones espaciales antes de que se presenten los estímulos. Es decir, se veía una mejora en el rendimiento de memoria similar cuando se dirigía la atención hacia el espacio perceptivo que cuando se dirigía hacia representaciones en la MO. También encontraron que los costes de cambio cuando se señalaba un estímulo mediante la clave, pero luego se preguntaba por otro diferente, eran similares en las condiciones de retroclave y preclave. Durante el mismo año, en un estudio que pretendía evaluar la transición de memoria icónica a MO, Landman, Spekreijse, y Lamme (2003) demostraron que, una vez que una serie de estímulos habían sido codificados y habían desaparecido del campo perceptivo, cualquiera de ellos podía ser señalado por una clave retroactiva para guiar la respuesta posterior en un tarea de *change detection* y mejorar el rendimiento de memoria. Estos autores también demostraron que señalar un estímulo con una retroclave no perjudicaba al resto de los almacenados, ya que en una de las condiciones de sus experimentos utilizaban una segunda retroclave que corregía a la primera. Esta condición experimental no difería estadísticamente de aquella en la que únicamente se usaba una retroclave, por lo que Landman y sus colaboradores (2003) concluyeron ya en este trabajo inicial que las representaciones en la MO podían ser mantenidas sin atención focalizada a pesar de estar en un estado menos privilegiado que el estímulo señalado por la retroclave. Desde entonces, la importancia del paradigma de retroclaves ha ido en aumento, ya que permite afrontar importantes preguntas experimentales tales como cuáles son los efectos de la selección atencional en el mantenimiento en la MO, qué tipo de información puede ser priorizada y, en general, cómo la información en la MO puede ser elegida para su procesamiento (Souza & Oberauer, 2016).

Las retroclaves pueden ser tanto un estímulo presentado de forma central y que marque una característica del estímulo, es decir, una clave endógena, como uno localizado en la periferia visual o denominado como clave exógena, siendo ambos tipos efectivos (Matsukura, Cosman, Roper, Vatterott, & Vecera, 2014; Souza & Oberauer, 2016). Así, el mecanismo por el que se seleccionan los estímulos mediante retroclaves no es simplemente espacial ya que sus efectos se mantienen usando claves simbólicas como, por ejemplo,

colores o claves semánticas (Heuer & Schubö, 2016a; Poch, Capilla, Hinojosa, & Campo, 2017; Ye, Hu, Ristaniemi, Gendron, & Liu, 2016). Comparando claves físicamente iguales que aportan o bien información espacial, o bien información temporal, se ha observado que el efecto beneficioso de la retroclave es equivalente (Heuer & Rolfs, 2022). Por lo general, como línea base se utilizan ensayos en los que, en vez de informativa, la retroclave sería neutral. Es decir, se presentaría una clave no informativa que no guiaría la atención hacia ninguno de los anteriormente codificados. Otro tipo de claves frente a los que las retroclave tienen una mayor ventaja en el rendimiento son las claves simultáneas o *simu-cues*, que se presentarían en el momento en el que aparece de nuevo el set de memoria (Souza & Oberauer, 2016). Este tipo de claves se utilizan en paradigmas de detección de cambio en los que se presentan de nuevo los estímulos que habían sido codificados, señalando sobre cuál se está preguntando. Por otro lado, tendríamos las postclaves que, a diferencia de las claves simultáneas, se presentarían una vez que desaparece de nuevo el *set* de memoria sobre el que se está preguntando y antes de que el participante dé la respuesta. Ambos tipos de clave, como se ha dicho, presentan una menor mejoría en el rendimiento que las retroclaves pero mayor que los ensayos en los que no se presenta ninguna clave informativa (Souza & Oberauer, 2016).

En cuanto al curso temporal de los efectos de las retroclaves, parece que son necesarios entre 300 y 600 milisegundos (ms) para que provoquen una modificación en el rendimiento de memoria (Schneider, Mertes, & Wascher, 2016; Souza & Oberauer, 2016; Souza, Rerko, & Oberauer, 2014, 2016; Tanoue & Berryhill, 2012; van Moorselaar, Günseli, Theeuwes, & Olivers, 2015). Tras este breve periodo de tiempo, el ítem señalado por la retroclave entraría en un estado privilegiado y su representación se vería protegida de posibles interferencias con respecto a los ítems no señalados y de la degradación con el paso del tiempo (Heuer & Schubö, 2016b; Lorenc et al., 2021; Makovski & Pertzov, 2015; Poch et al., 2014; Rerko, Souza, & Oberauer, 2014; van Moorselaar et al., 2015), sin necesitar atención sostenida para mantener este estímulo en un estado privilegiado (Rerko et al., 2014). Por ejemplo, se ha observado que si un estímulo es señalado por la retroclave perteneciendo a un *set* de memoria junto con otros tres estímulos, su curva de olvido sería similar a la de un ensayo en el que se presentara un único estímulo a memorizar (Pertzov et al., 2017). Al igual que se observó en el trabajo seminal de Landman y sus colaboradores (2003), según evidencia más reciente señalar un estímulo por la retroclave no tendría costes para los estímulos que no han sido señalados (Myers, Chekroud, Stokes, & Nobre, 2018). Antes de ser señalados por la retroclave, los estímulos codificados se mantendrían en un estado latente, siendo el efecto de esta el de aumentar la fidelidad de la representación neural señalada (Sprague, Ester, & Serences, 2016). Los estímulos priorizados en la MO

estarían almacenados en un estado representacional diferente, por lo que los no priorizados seguirían estando disponibles pero no causarían interferencia (Wan, Menendez, & Postle, 2022).

De acuerdo con una revisión realizada por Souza y Oberauer (2016) en la que intentaban condensar la investigación con retroclaves realizada hasta el momento, se proponía que sus efectos están mediados por la dirección de la atención hacia los estímulos individuales en la MO. Souza y Oberauer (2016) establecen que estos beneficios y, sobre todo, la modulación de la atención sobre la memoria viene dada por cuatro vías: fortalecimiento de la representación del estímulo, selección de esta para una posterior recuperación, protección del estímulo señalado ante posibles interferencias y prevención del procesamiento de las representaciones no relevantes. Por otra parte, parece que este beneficio de la retroclave no viene dado por una mayor asignación de recursos hacia el estímulo privilegiado según una investigación reciente por parte de Lin y Fougny (2022). De esta afirmación no se deduce que el uso de retroclaves provoque una liberación de recursos que puedan ser asignados a otras tareas. En una novedosa propuesta Luo, Huang, y Tian (2023) argumentan que el efecto de la retroclave sólo será efectivo cuando el proceso de consolidación de los estímulos en la MO haya sido insuficiente hasta la presentación de esta. Así mismo, el periodo temporal posterior a la aparición de la retroclave también formaría parte del proceso de consolidación.

1.1.4. Procesos de mantenimiento y olvido en la memoria operativa

De acuerdo con Oberauer, Farrell, Jarrold y Lewandowsky (2016) hay tres grupos de hipótesis que tratan de explicar cuáles son los factores que limitan la MO. En primer lugar, cabe mencionar las teorías que afirman que las representaciones de la MO decaen con el tiempo, lo cual podría ser contrarrestado a través del proceso de *refreshing*, que sería de dominio general y dependiente de la atención central (Barrouillet & Camos, 2014). La limitación vendría dada porque no todas las representaciones almacenadas pueden ser refrescadas y, por ello, algunas decaerían. Adicionalmente, si este proceso dependiente de la atención central fuera necesario para otra tarea el mantenimiento de los estímulos en la MO se vería perjudicado. Estas teorías incluyen la propuesta según el modelo de TBRS de Barrouillet y Camos (2014). El proceso por el que se mantienen los estímulos en la MO según el modelo de *Time-Based Resource-Sharing* (TBRS) de Barrouillet y Camos (2014) es el de *refreshing*, es decir, la atención hacia cada uno de los ítems mantenidos es lo que prevendría su decaimiento. Se puede considerar el *refreshing* como un proceso análogo al del

desplazamiento del foco de atención hacia el espacio perceptivo, ya que este se va fijando secuencialmente en cada uno de los estímulos de la MO (Camos et al., 2018; Myers, Stokes, & Nobre, 2017). Según este modelo, el mantenimiento en la MO dependerá de un recurso atencional central por lo que, si la atención se desplaza al espacio perceptivo y, por tanto, lo hace el foco atencional, el mantenimiento en la MO se verá resentido. Según Camos y sus colaboradores (2018), el proceso de *refreshing* actuaría sobre los contenidos de la región de acceso directo propuesta por Oberauer y Hein (2012), por lo que argumentan que ambas propuestas son compatibles. Se espera que, si así es, exista una interacción y competición entre el mantenimiento en la MO y la percepción visual.

Como se ha mencionado, este modelo también predice que el decaimiento sucederá si se desplaza el foco atencional fuera de los estímulos en la MO, lo cual puede limitar la capacidad de la MO en paradigmas de doble tarea. En segundo lugar, Oberauer y sus colaboradores (2016) mencionan las teorías de los recursos atencionales que, según algunos autores, o bien se asignarían de forma continua y flexible y podrían subdividirse en las cantidades necesarias para cada proceso o estímulo (Ma et al., 2014), o bien se asignarían a un número discreto de *slots* y, por tanto, serían dedicados a un número máximo de objetos en un formato de todo o nada (Cowan et al., 2012). Las teorías de los recursos atencionales, en consecuencia, asumen que el mantenimiento en la MO necesita de esta asignación y que, a su vez, llevar a cabo otras operaciones cognitivas en un dominio similar podría substraer recursos al proceso de retención, reduciendo la capacidad de la MO (Oberauer et al., 2016). Una de las diferencias entre las teorías de los recursos atencionales y de los procesos de *refreshing* es que estos últimos actuarían de forma secuencial sobre las representaciones mantenidas, mientras que los recursos atencionales podrían ser asignados en paralelo. En tercer y último lugar, Oberauer y sus colaboradores (2016) proponen en esta revisión que la limitación en la capacidad de la MO podría venir dada por la interferencia mutua provocada entre las representaciones almacenadas en la MO. Estos autores analizan la capacidad de estas hipótesis para explicar hallazgos consistentes como el efecto en la MO de aumentar el *set* de memoria, el procesamiento de distractores o las diferencias individuales. En resumen, en el dominio visual, el decaimiento aportaría una porción menor de la limitación capacidad de la MO mientras que una combinación de las propuestas de las teorías de los recursos atencionales sumadas a las de la interferencia ofrecerían una explicación más completa (Oberauer et al., 2016).

Evidencia posterior por parte de Pertzov, Manohar y Husain (2017) muestra que el olvido dentro de la memoria operativa vendría dado por una interacción entre la interferencia entre los diferentes ítems y el paso del tiempo, haciendo que este último no

sea el único determinante. Estos autores también afirman que esta interferencia se reduciría cuando los recursos asignados para el mantenimiento en la MO no vean sobrepasada su capacidad. La interacción entre la interferencia entre diversos estímulos dentro de la MO y el paso del tiempo ha sido confirmada en un experimento reciente por Li y Noguchi (2022). Esto quiere decir que a un menor número de ítems mantenidos mayor será el tiempo durante el que su representación sea fiel. En conclusión, a pesar de que la combinación de teorías mencionada ofrezca un mayor rango de explicaciones respecto a la evidencia aportada por los estudios de MO hasta ese momento, todavía son muchos los huecos que quedan por rellenar y, por ello, las propuestas experimentales que se pueden plantear.

1.1.5. Interferencia bidireccional entre atención al espacio perceptivo y representacional

Según los modelos que abogan por un *pool* de recursos atencionales compartidos entre los diferentes procesos que afectan tanto al espacio perceptivo como a la MO, las demandas de una tarea que requiera atención a uno de estos espacios tendrán efectos en el otro. Es decir, las demandas atencionales al espacio perceptivo causarán interferencia en una tarea de MO y viceversa. Ejemplo de evidencia viene por parte de paradigmas de doble tarea como, por ejemplo, el aplicado por Kiyonaga, Dowd y Egner (2017). Manipulando por un lado la carga de la MO —es decir, las demandas de atención interna— y, por el otro, la dificultad de una tarea de búsqueda visual —es decir, las demandas de atención al espacio perceptivo— hallaron una interacción y dependencia entre ambas. Debido a que tanto el mantenimiento en la MO como el proceso de búsqueda visual dependen de recursos atencionales, el aumentar las demandas en una de las dos tareas restaría eficiencia en la otra (Kiyonaga et al., 2017). A nivel neural, Kiyonaga y sus colaboradores (2017) hallaron que el hecho de tener que dirigir la atención a la tarea visual alteraba las representaciones neurales en la MO. En una línea similar, Williams, Pouget, Boucher y Woodman (2013) mostraron que, si durante el periodo de mantenimiento en una tarea de *change-detection* se divergía la atención viso-espacial de la localización anterior de los estímulos hacia otro lugar, empeoraba la precisión en la respuesta.

Souza y Oberauer (2017) establecen una disociación entre atención visual y atención central. Para estos autores, la atención central sería la encargada del mantenimiento en la MO, posiblemente a través del proceso de *refreshing* (Barrouillet & Camos, 2014), que será detallado próximamente y que, en resumen, prevendría el

decaimiento de las representaciones en la MO. Por otro lado, (Souza & Oberauer, 2017) encontraron que las demandas de atención visual solo empeoraban el desempeño en una tarea perceptiva y no en la de MO. Dadas las similitudes entre la atención selectiva a los espacios representacional y perceptivo es de gran interés discernir si, por ejemplo, comparten un recurso atencional común o si, por el contrario, la limitación en capacidad de ambas puede venir dada por una competición por la representación de estímulos en las cortezas sensoriales.

Según evidencia reciente, el control de los procesos de selección de estímulos en la MO y la atención dirigida hacia el espacio perceptivo podrían partir de áreas comunes en la región prefrontal (Panichello & Buschman, 2021). En este trabajo de Panichello y Buschman (2021) también se mostró que la propia selección de una representación en la MO y la focalización de la atención a un estímulo en el espacio perceptivo conllevaban actividad diferenciada en la corteza parietal y la corteza visual, respectivamente. A pesar de que por su propia naturaleza haya diferencias entre los procesos atencionales al espacio perceptivo y al representacional, parecen tener mecanismos similares de selección de estímulos relevantes (Souza, Thalmann, & Oberauer, 2018). Estas similitudes han propiciado líneas de investigación que analizan, a su vez, las diferencias e interacciones entre la atención a ambos espacios. No obstante, en la siguiente sección expondremos algunos de los mecanismos neuronales asociados a esta serie de procesos cognitivos.

1.2. Oscilaciones neuronales

1.2.1. Introducción y contexto histórico

Uno de los correlatos neurales más estudiados y asociados con diversos procesos cognitivos son las oscilaciones neuronales, que hacen referencia a la actividad sincronizada de grupos amplios de neuronas que si se activan de manera simultánea tenderían a actuar de forma conjunta. Las oscilaciones se darían de forma rítmica a diferentes frecuencias, que hacen referencia al número de ciclos por segundo, siendo estas medidas en Hz. Es decir, una frecuencia de 10 Hz representaría 10 ciclos por segundo. En cuanto a la actividad de las ondas podemos analizar parámetros como su amplitud, fase o cambios de longitud. Estas oscilaciones tienen un papel esencial, ya que son consideradas un mecanismo que organiza de forma coordinada el procesamiento neural y la transferencia de información entre las diversas regiones del cerebro (Mazaheri, Slagter, Thut, & Foxe, 2018). La actividad sincronizada permitiría la transmisión de una representación neural de un grupo de neuronas presináptico a uno postsináptico ya que, por el contrario, si no se comunicaran en sincronía los *inputs* enviados por el grupo presináptico llegarían en momentos aleatorios del ciclo de excitabilidad del grupo postsináptico y la comunicación no sería efectiva (Fries, 2015). Estos procesos oscilatorios tienen una función esencial en el funcionamiento del cerebro de los mamíferos, ya que dentro de este tendrían lugar al mismo tiempo diferentes funciones relacionadas con distintas frecuencias que, a su vez, podrían interactuar entre ellas e incluso acoplarse con el fin de permitir llevar a cabo procesos cognitivos (Esghaei, Treue, & Vidyasagar, 2022).

Las técnicas de registro más asociadas al estudio de las oscilaciones cerebrales y que más fiabilidad aportan son las de electroencefalografía y la magnetoencefalografía. La invención del término electroencefalograma (EEG) viene dada por el trabajo pionero de Hans Berger (1929) hace casi un siglo. Podemos definir el EEG como el registro de las oscilaciones de los potenciales eléctricos del cerebro a través de electrodos colocados sobre el cuero cabelludo (Nunez & Srinivasan, 2006). Es en este primer trabajo donde Berger (1929) hace referencia a las ondas alfa, las cuales obtienen ese nombre ya que fueron las primeras que observó y las que con más amplitud contaban en el registro, describiéndolas como ondas de primer orden. Este patrón de ondas era detectado cuando el sujeto se encontraba con los ojos cerrados, tranquilo y en calma. Por otro lado, también hizo referencia a las ondas beta (12-30 Hz), más rápidas, pero de menor amplitud que las ondas alfa y calificadas como de segundo orden. Cinco años después del trabajo seminal de Berger

(1929), Adrian y Matthews (1934) replicaron los primeros registros confirmando que el patrón de ondas observado era producto de la actividad eléctrica de la corteza cerebral. A diferencia de Berger (1929), que proponía que la distribución de las ondas partía de toda la corteza, Adrian y Matthews (1934) argumentaron que provenía de ciertas áreas de los lóbulos occipitales asociadas a la visión. La razón que aportaron es que las ondas aparecían si la función visual se suprimía cuando los ojos estaban cerrados o cuando el campo visual era uniforme y carecía de detalles. En este trabajo, Adrian y Matthews (1934) comienzan a asociar la actividad de alfa con un ritmo pasivo, ya que describen que aparecía cuando un área cerebral aparentemente no realizaba ninguna tarea en un momento dado, por lo que sus neuronas comenzarían a disparar de forma sincronizada. Estos autores también aportaron la primera evidencia de modulación de los ritmos cerebrales a través de la presentación de estímulos que parpadeaban con diferentes tasas de frecuencia. Por otra parte, Jasper y Andrews (1938) diferenciaron las ondas alfa occipitales de las observadas en zonas precentrales, atribuyendo características diferenciales a estas últimas. Desde entonces se ha recorrido un largo camino intentando resolver tanto el papel funcional que tienen estas oscilaciones en el cerebro como cuál es su origen y cuáles son sus mecanismos.

Hasta el día de hoy se ha ido asociando las ondas alfa con diferentes procesos cognitivos. Algunos autores han relacionado a alfa con un ritmo pasivo, ya que se cree que su potencia guarda una relación inversa con la excitabilidad cortical (Pfurtscheller, 2003). Es decir, a mayor potencia o sincronización de alfa menor excitabilidad cortical y viceversa. Fue definido como un ritmo pasivo ya que Pfurtscheller, Stancák, y Neuper (1996) consideraban que las áreas o regiones en las que tenía lugar una sincronización en esta banda entraban en lo que denominaban *idling mode*, es decir, en un estado de reposo o al ralentí a la espera de desempeñar una función activa. Según estos autores, la banda de beta y, en concreto, sus frecuencias más cercanas a la de alfa, tendrían un papel similar en áreas visuales (Pfurtscheller et al., 1996). De hecho, tanto las frecuencias más lentas de beta como las de la banda de alfa comparten la característica de que, en reacción a un estímulo o tarea pueden ver tanto un aumento como un descenso en su sincronización, a diferencia de otras bandas de frecuencia que tradicionalmente solo ven aumentada su sincronización (Klimesch, 2012).

También se ha asociado la modulación de alfa con la dirección del foco atencional. En este sentido, un hallazgo común es el de observar una desincronización de alfa en áreas posteriores contralaterales a la dirección del foco atencional y, a la inversa, una mayor sincronización en áreas posteriores ipsilaterales a la dirección de la atención (Capilla, Schoffelen, Paterson, Thut, & Gross, 2014; Foster & Awh, 2019; Thut, Nietzel, Brandt, &

Pascual-Leone, 2006). El aumento ipsilateral en la sincronización de alfa y/o el aumento contralateral ha sido definido como lateralización de alfa. Incidiendo en las similitudes entre la atención selectiva al espacio perceptivo y a la MO, el objetivo del segundo estudio que se plantea en esta tesis es el siguiente: comprobar si se puede dirigir el foco atencional hacia la MO mientras que el espacio perceptivo requiere atención y, a su vez, comprobar la modulación de alfa provocada por esta competición. Por otra parte, en un estudio ya tradicional que investigaba la relación causal entre actividad oscilatoria y excitabilidad cortical, Romei y sus colaboradores (2008) encontraron que los participantes con menor excitabilidad cortical, es decir, cuyo umbral para percibir un fosfeno inducido por estimulación magnética transcraniana (TMS) era mayor, contaban con una mayor potencia de alfa que aquellos con umbrales más reducidos. Durante el mismo año también se aportó evidencia sobre la correlación entre una mayor potencia de alfa y una menor capacidad para discriminar estímulos de bajo contraste en una tarea perceptiva (Dijk, Schoffelen, Oostenveld, & Jensen, 2008), lo que en un principio podría apoyar las propuestas de la *Load theory* (Lavie et al., 2014) y los modelos de reclutamiento sensorial (Konstantinou et al., 2012). Adicionalmente, al igual que la actividad alfa puede ser modulada en función de la dirección de la atención también lo puede ser a través de las expectativas temporales. Se ha observado que cuando el participante puede realizar expectativas temporales sobre la aparición de un estímulo tiene una mayor desincronización de alfa previa a la presentación de este que cuando se presenta de forma irregular y no es predecible (Rohenkohl & Nobre, 2011).

Otros rangos de frecuencias estudiados en relación con procesos atencionales son, por ejemplo, el de theta (4-8 Hz) y el de gamma (>30 Hz). En el caso de la actividad en la banda de theta, algunos autores como Fries (2015) han sugerido que podría tener un papel en procesos de muestreo atencional. En este sentido, según Fries (2015) la atención selectiva realizaría un muestreo de los estímulos visuales en el torno a un ritmo de entre 4 y 8 Hz. Ya en un trabajo seminal sobre la relación entre la actividad en áreas frontales de theta y la MO, Jensen y Tesche (2002) hallaron un aumento en la potencia en la franja superior de esta banda (7-8,5 Hz) con el aumento de carga de memoria operativa durante el periodo de mantenimiento. El aumento de actividad en la banda de theta durante el periodo de mantenimiento de la MO visual ha sido un hallazgo constante en la literatura (Pavlov & Kotchoubey, 2022). No obstante, a pesar de que en los estudios experimentales que se expondrán en la presente tesis se han realizado análisis de tiempo-frecuencia en las bandas de theta y beta, la argumentación de la misma y discusión de los resultados obtenidos se centrará en la actividad en la banda de alfa.

1.2.2. Función de alfa en el procesamiento de información sensorial

Teorías como la de *Gating by Inhibition* (Bonnetfond & Jensen, 2012; Jensen, Bonnetfond, & VanRullen, 2012; Jensen & Mazaheri, 2010) afirman que la función de alfa sería, como su nombre indica, inhibitoria pero en un sentido activo por lo que se situarían en contraposición a lo propuesto por Pfurtscheller (2003). De acuerdo con los autores que proponen esta teoría (Bonnetfond & Jensen, 2012; Jensen et al., 2012; Jensen & Mazaheri, 2010), el papel de alfa sería, a través de pulsos inhibitorios hacia áreas o redes irrelevantes, el de guiar y facilitar el paso de información hacia regiones relevantes para la tarea en cuestión. Específicamente, la sincronización de alfa formaría parte de un mecanismo atencional arriba-abajo. Según la hipótesis de *Inhibition-Timing* este mecanismo tendría lugar inhibiendo el procesamiento irrelevante y regulando el periodo temporal en el que las neuronas pueden disparar (Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2006). Como contraparte, una reducción en la sincronización de alfa permitiría el paso de información guiándola hacia áreas relevantes. Estas interpretaciones se basan, entre otros, en un estudio de Sauseng y sus colaboradores (2009) en el que observaban, en un primer experimento, un aumento en la sincronización de alfa en el hemisferio ipsilateral a los estímulos relevantes según aumentaba la carga de memoria y, en un segundo experimento, un aumento en la sincronización según aumentaban los estímulos irrelevantes pero no en función de los relevantes.

A pesar de la popularidad de esta teoría, la evidencia que la soporta no es lo suficientemente potente como para respaldar todas sus asunciones. En su primera propuesta, Jensen y Mazaheri (2010) basan su argumentación en dos puntos: en primer lugar, rebaten que el papel de alfa sea el de mantener ciertas áreas a la espera o al ralentí como afirmaban Pfurtscheller y sus colaboradores (1996), para afirmar que sería un papel más activo ya que se habían observado modulaciones de alfa, incluyendo su lateralización, en diversas tareas de memoria operativa; en segundo lugar, a la hora de defender el papel de alfa como inhibición funcional de áreas irrelevantes, Jensen y Mazaheri (2010) hacen alusión a un único estudio de MO somatosensorial en monos (Haegens, Osipova, Oostenveld, & Jensen, 2010) en el que la actividad de alfa, al comparar ensayos correctos frente a incorrectos, era mayor en áreas occipitales y en áreas ipsilaterales a la mano relevante en el estudio, que en este caso era la derecha. En un estudio posterior, Bonnetfond y Jensen (2012) hallaron que la actividad de alfa era mayor cuando los participantes esperaban un distractor potente y el tiempo de reacción era rápido. Este efecto no sucedía cuando

esperaban un distractor menor y tampoco al realizar la anterior comparación con ensayos con tiempos de reacción considerados lentos. También observaron un mayor ajuste de fase frente a la aparición del distractor potente para los ensayos con tiempos de reacción rápidos. A pesar de ser una interpretación tentadora, el papel de alfa como inhibidor funcional en la entrada de información sensorial y de áreas irrelevantes no se ha sostenido en la evidencia posterior, como se argumentará a continuación. En apoyo a esta teoría, Günseli y sus colaboradores (2019) buscaron aportar evidencia causal del papel de alfa en la supresión de información irrelevante y del de theta (4-8 Hz) en la priorización de información relevante mediante la aplicación de TMS durante la realización de una tarea de MO. En este experimento, tras la presentación de una retroclave se aplicaban pulsos repetitivos de TMS, o bien en áreas prefrontales, o bien en áreas parietoccipitales, con la intención de aumentar la sincronización de alfa o theta. Estos autores hallaron que, cuando se aplicaba la TMS en el ritmo de alfa en áreas parietoccipitales contralaterales al hemisferio no relevante o en el ritmo de theta en áreas prefrontales contralaterales al hemisferio relevante, se producía una mejora en el rendimiento de MO. Por otra parte, Günseli y sus colaboradores (2019) también estudiaron los correlatos neurales de estos procesos mediante resonancia magnética funcional (fMRI), hallando que la actividad neural en las respectivas áreas correlacionaba con el efecto que la TMS había tenido sobre ellas. Es decir, hallaron una menor actividad neural en áreas parietoccipitales tras la estimulación de alfa, interpretando este resultado como una supresión de las representaciones irrelevantes. Como conclusión, las pruebas a favor de que el ritmo de alfa no cuenta con un papel pasivo son diversas y suficientes como para generar amplio interés y consenso al respecto. Sin embargo, las asunciones sobre la sincronización de alfa como inhibidor sensorial o de las representaciones mantenidas en la MO se basan en supuestos que aún no han sido apoyados por una evidencia concluyente.

1.2.3. Oscilaciones en la banda de alfa y estudios perceptivos

Una muestra de que las teorías de la inhibición pueden pecar de un exceso de simplismo lo aportan los estudios que investigan la relación entre la actividad oscilatoria y la percepción visual. Ejemplo de la complejidad del papel de esta banda de frecuencia es el hecho de que se haya observado que podemos diferenciar entre los efectos de la velocidad de alfa y los de su potencia. Muestra de ello es un estudio de Samaha y Postle (2015) en el que individuos con frecuencias individuales de alfa más rápidas, como puede ser de 11 Hz frente a aquellos con frecuencias más lentas como 9.5 Hz, contaban con una mejor

resolución temporal en su percepción visual, por lo que se hipotetizaba que la actividad en la banda de alfa podría marcar una ventana de integración perceptiva (Samaha & Postle, 2015). Estas ventanas de integración perceptiva tendrían ciclos de aparición de aproximadamente cada 100 ms. Trabajos como el de Samaha y Postle (2015) pueden aportar hallazgos que van en una dirección común a algunas propuestas de la teoría de inhibición, como el hecho de que la actividad en la banda de alfa marque una ventana de integración perceptiva ya que, por ejemplo, Bonnefond y Jensen (2012) encontraban un ajuste de fase ante la aparición de distractores potentes, lo cual iba asociado a tiempos de reacción más cortos. No obstante, los estudios perceptivos han ido mostrando un panorama mucho más diverso en cuanto a alfa como un rango de frecuencias que contiene diferentes mecanismos. La base de muchos de estos estudios perceptivos es la Teoría de Detección de Señales (TDS) y tareas de detección simples. Según la TDS, la detección de un estímulo dependería de la cantidad de señal sensorial frente al ruido, siendo ambos factores variables a lo largo de diferentes ensayos. A su vez, las veces que un participante reporta haber visto un estímulo cuando estaba presente, denominado también como *hit*, dependen de su sensibilidad al estímulo y del criterio de respuesta (Limbach & Corballis, 2016; Samaha, Iemi, & Postle, 2017). La sensibilidad al estímulo se mide a través de la *d* prima o *d'*, siendo esta una medida de discriminabilidad que se calcula sustrayendo las puntuaciones normalizadas a *z* de las falsas alarmas a las puntuaciones normalizadas a *z* de los *hits*. Estas falsas alarmas hacen referencia a los ensayos en los que el participante reporta haber visto el estímulo cuando no estaba presente. En cuanto al criterio de respuesta, este puede variar con la tarea y, si es más conservador, la persona tenderá más a reportar que no ha visto el estímulo frente a un criterio liberal, con tendencia a reportar su presencia.

Según las teorías de *Gating by Inhibition* deberíamos esperar una correlación negativa entre la potencia de alfa antes de la presentación del estímulo relevante y la sensibilidad a este. Un resultado común es observar una mayor desincronización de alfa antes de la aparición del estímulo en ensayos *hit* frente a los *misses*, en los que el sujeto reporta no haber visto el estímulo pese a estar presente (Samaha, Iemi, Haegens, & Busch, 2020). Aunque a priori podría parecer que esto muestra apoyo a las teorías de la inhibición como regulación de la vía de entrada sensorial, lo relevante de estos estudios es que una mayor desincronización de alfa no solo lleva a mayor tasa de *hits*, sino también de falsas alarmas y de confianza en la respuesta, dejando fuera cualquier modulación en la precisión o sensibilidad al estímulo (Samaha et al., 2020). Por ejemplo, Limbach y Corballis (2016) hallaron una correlación inversa entre la detección del estímulo y la sincronización de alfa, pero en mayor medida asociada a la modulación del criterio de respuesta antes que a la sensibilidad al estímulo. Es decir, observaron que una mayor potencia de alfa conducía a un

criterio más conservador de respuesta, ya que cuando se da una mayor desincronización la persona es más propensa a reportar que el estímulo estaba presente (Limbach & Corballis, 2016), lo que puede conducir, como hemos mencionado, tanto a una mayor tasa de *hits* como de falsas alarmas (Samaha et al., 2020). En un estudio posterior que constaba de dos experimentos de EEG, Iemi, Chaumon, Crouzet, y Busch (2017) compararon la evidencia a favor de dos modelos: por un lado, un modelo en el que una mayor desincronización de alfa conduciría a un criterio más liberal de respuesta a través de amplificar tanto la señal como el ruido en el sistema sensorial; por otro lado, un modelo en el cual una menor potencia de alfa provocaría un aumento de la sensibilidad al estímulo. Estos autores, a través de ambos experimentos, mostraron que la menor potencia de alfa se asociaba a reportar un mayor número de veces la presencia del estímulo, sin importar si este había aparecido o no y, por tanto, apoyando el primer modelo. En un estudio reciente que manipulaba mediante aplicación de TMS los parámetros de la velocidad de alfa y de su amplitud se ha aportado evidencia de que la sensibilidad perceptiva —es decir, lo que vemos— y la confianza en nuestra percepción —lo que creemos ver— son mecanismos independientes (Di Gregorio et al., 2022). Di Gregorio y sus colaboradores (2022) demostraron que una velocidad de alfa más rápida se reflejaba en mejor precisión gracias a una mejor resolución temporal y, por tanto, mayor sensibilidad al estímulo, como se ha mencionado previamente en el trabajo de Samaha y Postle (2015). Respecto a la confianza en la respuesta, Di Gregorio y sus colaboradores (2022) hallaron un aumento de esta en relación con una disminución de la potencia de alfa contralateral al estímulo relevante después de la aparición del estímulo y no antes, como se ha observado previamente. Estos autores relacionan esta desincronización post-estímulo con un mayor rendimiento en habilidades metacognitivas para juzgar el rendimiento (Di Gregorio et al., 2022), mientras que la desincronización previa a la aparición del estímulo estaría relacionada con la dirección del sesgo perceptivo (Iemi et al., 2017; Limbach & Corballis, 2016; Samaha et al., 2020). En conjunto, la evidencia aportada por estas líneas de investigación parece dirigirnos en contra de la interpretación de alfa como un simple regulador de entrada de información sensorial y de conducción de la información a través del sistema, como apoyan las teorías de *Gating by Inhibition* (Jensen & Mazaheri, 2010).

1.2.4. Oscilaciones de alfa y atención selectiva en la MO

Mediante el uso de diferentes variantes del paradigma de retroclaves, la línea de investigación que precede a esta tesis y en la cual desembocan sus hallazgos ha aportado

información sobre el papel de la modulación de alfa en la selección de las representaciones en la MO. También se ha investigado cuál sería el papel de alfa en la posible inhibición de información irrelevante o distractores.

El primer estudio de esta línea sería el llevado a cabo por Poch, Campo y Barnes (2014), en el cual investigaban de forma pionera los mecanismos oscilatorios asociados a la selección de estímulos en la MO. Esta propuesta experimental era de gran importancia ya que, mientras que la selección o inhibición de estímulos en el campo perceptivo había sido estudiada en trabajos como el de Bonnefond y Jensen (2012), se desconocía si estos mecanismos serían compartidos por el espacio representacional. En este primer estudio, Poch y sus colaboradores (2014) replicaron los hallazgos obtenidos en estudios perceptivos ya que encontraron una mayor sincronización en el hemisferio ipsilateral al señalado por la retroclave y una mayor desincronización en el contralateral. Su interpretación fue que estos resultados apoyaban las teorías de que el papel de alfa sería el de inhibir y suprimir el procesamiento de los estímulos no relevantes o distractores. Esto se vería refrendado por el hecho de que encontraron una mayor actividad en la banda de gamma (30-70 Hz), la cual está asociada al procesamiento activo de información (Fries, 2009, 2015). Por otro lado, encontraron un beneficio de la retroclave tanto en precisión como en tiempos de reacción. En un estudio posterior por parte de Poch y sus colaboradores (2017) se comprobó si esta lateralización en la actividad se debía o no a un proceso endógeno de orientación de la atención hacia los estímulos relevantes. Para ello se utilizó un paradigma de retroclaves en el que la clave, en lugar de señalar la localización del estímulo relevante, señalaba una característica de este que, en su caso, era su color. Poch y sus colaboradores (2017) replicaron los resultados de una lateralización en la orientación de alfa, pero esta vez gracias a un mecanismo endógeno de orientación de la atención que sería independiente de las características de la clave. En un tercer estudio (Poch, Valdivia, Capilla, Hinojosa, & Campo, 2018) la función de alfa como inhibición de información irrelevante o distractores quedó en entredicho. En este trabajo, Poch y sus colaboradores (2018) manipularon la carga de información relevante y la de información irrelevante, con el fin de observar los efectos disociados en la modulación de la actividad en alfa. Observaron un aumento bilateral en la sincronización de alfa con más estímulos relevantes a mantener mientras que el aumento del número de estímulos irrelevantes no modulaba la actividad de alfa. A pesar de hallar lateralización de alfa tras la retroclave, esta era independiente de la carga de memoria. Esta evidencia se interpretó como un primer indicio de que mientras que la lateralización de alfa reflejaría un mecanismo general de orientación de la atención, el aumento bilateral en la sincronización vendría dado por un aumento en las demandas de procesamiento interno en lugar de contar con un papel inhibitorio (Poch et al., 2018). Dado que se produce un

aumento de la sincronización de alfa durante el período de retención y, a su vez, una reducción en la sincronización cuando se espera la aparición de un estímulo relevante, se planteó como objetivo del primer estudio de esta tesis la siguiente propuesta: estudiar si la actividad de alfa durante el periodo de mantenimiento de la MO puede ser modulada para facilitar la percepción de un estímulo relevante que, en este caso, sería una retroclave en el umbral de la percepción. Además, en el caso de hallar una modulación, ver los efectos que tiene en el rendimiento de la MO. Continuando con la línea de investigación, también cabe mencionar que a lo largo de los diferentes trabajos se observó un hallazgo constante en la latencia de la lateralización de alfa: esta no abarcaba todo el periodo de retención tras la retroclave, sino que aparecía al principio para luego desvanecerse (Poch, Capilla, et al., 2017; Poch, Carretie, & Campo, 2017; Poch et al., 2018), yendo esta evidencia de la mano de la aportada por Rerko y sus colaboradores (2014), que afirman que no es necesaria la atención sostenida para mantener al estímulo señalado por la clave en un estado privilegiado.

1.2.5. Enfoques alternativos sobre la función de alfa

Otros autores como Palva y Palva (2007) también proponen un papel activo de alfa, ya que afirman que su función durante la retención de estímulos en la MO sería el de seleccionar y mantener sus representaciones neuronales, trabajando en conjunto con la actividad de otras bandas de frecuencia como, por ejemplo, beta. Van Diepen y Mazaheri (2017) propusieron una tarea con ensayos sin distractores y con ensayos con distractores, siendo lo relevante que en el caso de que la modalidad a detectar fuera auditiva los distractores serían visuales y viceversa. Además, analizaron tanto la actividad en línea base como de forma previa a la aparición de los estímulos y de los distractores. Estos autores (van Diepen & Mazaheri, 2017) encontraron que, al comparar la actividad antes del distractor con la actividad en línea base, en los ensayos con distractores visuales había una mayor sincronización de alfa cuando se esperaba el distractor que en los ensayos en los que no. Aunque esto podía parecer un apoyo de nuevo a las teorías de la inhibición funcional, van Diepen y Mazaheri (2017) hallaron que esta diferencia significativa era debida a cambios en la actividad de la línea base comparando ensayos con distractores visuales frente a sin ellos, ya que al realizar la misma comparación pero en el periodo anterior al distractor o al estímulo no había diferencias entre ensayos con distractores visuales o sin ellos. Es decir, en los bloques de ensayos en los que se esperaba un distractor visual el nivel en línea base de sincronización de alfa era menor, pero se igualaba antes de la presentación

de los estímulos, por lo que no había un aumento de alfa cuando tenían que inhibir el distractor visual respecto a cuando no. Van Diepen y Mazaheri (2017) interpretan este aumento de alfa respecto a la línea base cuando se esperaba un distractor visual como una mayor asignación de recursos hacia áreas sensoriales por lo que no reflejaría únicamente un papel en la supresión de información irrelevante.

En un trabajo similar al realizado por Poch y sus colaboradores (2018), Schroeder, Ball y Busch (2018) comprobaron los efectos de una mayor carga de memoria y/o una mayor intrusión de los distractores en la modulación de alfa con el fin de seguir indagando en si su papel funcional es el de la inhibición de información irrelevante. Estos autores encontraron, al igual que en el trabajo de Poch y sus colaboradores (2018), una mayor sincronización de alfa con una mayor carga de MO y, al contrario de lo esperado, una mayor desincronización bilateral de alfa cuando se esperaba un distractor potente, lo que ponía en entredicho su papel inhibitorio. Schroeder y sus colaboradores (2018) hipotetizan que esta disminución de la actividad de alfa podría reflejar también un aumento en las demandas de procesamiento interno en el caso de la MO. En una línea similar, Vissers, van Driel y Slagter (2016) hallaron que, a pesar de que existía lateralización de alfa tras una clave espacial, esta no aumentaba según se incrementaba el número de distractores. Manza, Hau, y Leung (2014) también hallaron un aumento en la sincronización de alfa al aumentar los estímulos a mantener, pero no al aumentar los distractores. En el mismo sentido, (Antonov, Chakravarthi, & Andersen, 2020) encontraron un aumento en la sincronización de alfa ipsilateral a los estímulos relevantes y, sin embargo, esto tampoco se traducía en una supresión de los estímulos irrelevantes, sino en una facilitación del procesamiento de los relevantes.

Por tanto, los trabajos llevados a cabo en el desarrollo y expuestos en la presente tesis han tenido como intención abordar preguntas experimentales centradas en dos niveles de estudio. Como se abordará a continuación, por un lado, se ha analizado la respuesta comportamental tanto a nivel de rendimiento en la MO como de detección perceptiva de estímulos, evaluando la interacción entre los procesos implicados en ambos. Por otro lado, se han analizado los datos recogidos mediante EEG a través de un abordaje de tiempo-frecuencia para, en conjunto, resolver preguntas experimentales tales como el papel de alfa durante el periodo de retención en la MO, su modulación mediante expectativas, el papel de la lateralización cuando existe una competición por el foco atencional entre los espacios representacional y perceptivo, etc.

2. Objetivos e hipótesis

El objetivo general de la tesis doctoral es la de examinar los correlatos neurofisiológicos de la interacción de los procesos atencionales entre el espacio perceptivo y representacional.

2.1. Objetivos específicos

2.1.1. Objetivo 1

Estudiar el impacto del incremento de las demandas perceptuales en el mantenimiento de información en la MO.

2.1.2. Objetivo 2

Estudiar el impacto del incremento de las demandas perceptuales en la selección de información en la MO.

2.1.3. Objetivo 3

Estudiar la modulación endógena de alfa durante el periodo de retención en la MO ante distintas expectativas perceptuales.

2.1.4. Objetivo 4

Estudiar la modulación de alfa ligada a la selección de información relevante dentro de la MO.

2.2. Hipótesis

En la presente tesis partimos de la hipótesis general de que los procesos de mantenimiento y selección de información en la MO, es decir, aquellos que actúan sobre el espacio representacional y aquellos que actúan sobre el espacio perceptivo son similares y compartidos. En base a esto establecemos cuatro hipótesis específicas en relación a los objetivos de la tesis doctoral.

2.2.1. Hipótesis 1

El aumento de las demandas perceptuales reducirá el rendimiento de la MO ya que interferirá con el proceso de mantenimiento de información en el espacio representacional.

2.2.2. Hipótesis 2

La existencia de un mecanismo atencional común encargado de la selección de información en los espacios perceptivo y representacional propiciaría que el aumento de las demandas atencionales perjudicara la selección de información en la MO, la detección de un estímulo perceptivo o ambos.

2.2.3. Hipótesis 3

Esperamos una reducción en la sincronización de alfa ante el aumento de las demandas perceptuales para detectar un estímulo relevante, lo cual podría interactuar con el mantenimiento de información en la MO.

2.2.4. Hipótesis 4

Tras la selección de información en la MO mediante retroclaves esperamos una lateralización en la actividad de alfa que podría verse atenuada cuando las demandas atencionales al espacio perceptivo sean más elevadas.

3. Estudio 1: Macedo-Pascual, J., Campo, P., Capilla, A., Hinojosa, J. A., & Poch, C. (2022). Expectance of low contrast retro-cues does not modulate anticipatory alpha power. *Biological Psychology*, 173, 108400.

3.1. Abstract

It has been proposed that alpha oscillations reflect the endogenous modulation of visual cortex excitability. In particular, alpha power increases during the maintenance period in Working Memory (WM) tasks have been interpreted as a mechanism to avoid potential interference of incoming stimuli. In this study we tested whether alpha power was modulated during the maintenance of WM to enhance the processing of relevant incoming perceptual stimuli. To this aim, we manipulated the contrast of a stimulus presented during the maintenance period of a WM task. The to-be-detected stimulus could indicate which of the encoded representations was going to be probed after the delay (spatial retro-cue) or could signal that all the representations had equal probability to be tested (neutral retro-cue). Time-frequency analysis revealed that alpha power preceding retro-cue presentation was not differently modulated by the two different contrast conditions. This is, participants did not endogenously modulate alpha oscillations upon low perceptual contrast stimuli incoming. These results suggest that alpha delay activity is not a goal directed mechanism to control the inflow of information during WM maintenance. Instead, current data suggest that alpha delayed activity might be an index of increased allocation of attentional resources to the processing of the WM representations.

3.2. Introduction

Due to the highly limited Working Memory (WM) capacity, selective attention is a key mechanism to WM maintenance, that helps us to focus on relevant representations and to inhibit potential interference. At a neural level, it has been proposed that selective attention operates through a functional inhibition mechanism implemented in an alpha oscillatory code (Bonnefond & Jensen, 2012; Haegens, N acher, Luna, Romo, & Jensen, 2011; Jensen & Mazaheri, 2010). Alpha activity is believed to reflect the excitatory state of visual cortex (Pfurtscheller, 2003; Pfurtscheller et al., 1996), determining subsequent perception (Arnal & Giraud, 2012; Dugue, Marque, & VanRullen, 2011; Michel et al., 2007; Rohenkohl & Nobre, 2011; Romei, Gross, & Thut, 2010; Romei et al., 2008; Thut et al., 2006; VanRullen, 2016).

A growing body of evidence have demonstrated that visual alpha oscillations can be goal modulated. Allocating attention to a spatial location reduces alpha oscillatory power in the contralateral visual cortex in relation to the ipsilateral hemisphere (Capilla et al., 2014; Foster & Awh, 2019; Keefe & St ormer, 2021; Woodman, Wang, Sutterer, Reinhart, & Fukuda, 2021). According to the gating by inhibition model, alpha lateralization arises to facilitate relevant information processing through the pulsed inhibition of task-irrelevant areas or networks (Bonnefond & Jensen, 2012; Haegens et al., 2011; Jensen & Mazaheri, 2010; Klimesch et al., 2006). This model is strengthened by the fact that alpha power scales with memory load during WM retention (Jensen, Gelfand, Kounios, & Lisman, 2002; Manza et al., 2014; Poch et al., 2018). Accordingly, posterior alpha oscillations arise during the retention period of a visual WM task as a top-down mechanism to prevent upcoming distractor processing (Bonnefond & Jensen, 2012; E. K. Miller et al., 2018).

However, although alpha power memory scaling is a robust finding, there are very few studies examining its role in distractor processing during WM delay. Bonnefond and Jensen (2012) examined the top-down modulation of alpha oscillations during the delay period of a Sternberg task as a function of the distraction strength. As predicted by the alpha inhibition hypothesis, they found that alpha power was increased in those blocks in which a strong distraction was expected in contrast to weak distraction blocks. These results demonstrated that posterior alpha oscillations can be endogenously modulated to close the doors of perception to prevent the interference of distractor processing. Although these results highlight the functional role of alpha oscillations in sensory inhibition, it cannot be deduced the function that alpha oscillations play in retaining WM representations. To shed light into this question, another study (Heinz & Johnson, 2017) examined the relation

between alpha load scaling and distractor processing. By examining the ERPs evoked by a distractor presented in the delay period of a WM task, they found that load dependent changes in alpha synchronization correlated with the magnitude of distractor evoked potentials. Alpha power has been previously correlated with the excitability of visual cortex, though, so it is not surprising that load modulated alpha activity correlated with visual evoked components of distraction processing. However, although the authors argued that alpha delay oscillations might represent a mechanism to suppress upcoming interference, these findings do not provide direct evidence about the functional role of alpha delay oscillations.

In fact, the role of delay alpha oscillation has been explained from a different point of view. Alpha power has also been linked to active information processing, that, through phase synchrony within the frontoparietal network organises the selection and retention of neural representation of objects in WM, perception and consciousness (Palva & Palva, 2007). In accordance with this alternative explanation, alpha power would reflect the attentional resources devoted to the internal representations (Bollimuntha, Chen, Schroeder, & Ding, 2008; Leiberg, Lutzenberger, & Kaiser, 2006; Lobier, Palva, & Palva, 2018; Palva, Kulashekhar, Hämäläinen, & Palva, 2011; Sadaghiani & Kleinschmidt, 2016; Schroeder et al., 2018; van Diepen & Mazaheri, 2017) and, therefore, lower distractor evoked components could be a consequence and not a cause. New research has further questioned the role of alpha oscillations in active inhibition. A recent study examined the role of alpha oscillations in distractor processing, finding that alpha modulation is related to target processing and not to distractor inhibition (Antonov et al., 2020). Congruent with these results, another study examined the role of alpha power during distractor inhibition during the delay period of a WM task. They found that alpha oscillations scaled with memory load, but, again challenging alpha inhibitory proposals, alpha power was not modulated by distractor strength (Schroeder et al., 2018).

In this study we aimed to deepen into the functional role of alpha delay oscillations. In contrast to other studies that examined distractor inhibition/processing, we were interested in studying the endogenous alpha modulation during the delay period of a WM task upon the expectance of a relevant stimulus. We used a retro-cue paradigm, in which after the encoding of four rectangle orientations, an item that is no longer present is retroactively cued to boost memory performance (Griffin & Nobre, 2003). Critically, we manipulated the perceptual contrast of the retro-cue, resulting in blocks with high contrast retro-cues and blocks of low contrast retro-cues. We manipulated the physical contrast of the cue to impose a different attentional demand in the two conditions. Perception of near-

threshold stimuli is considerably influenced by selective attention (Carrasco, Ling, & Read, 2004). When a low contrast stimulus is processed or expected, selective attention acts enhancing sensory neural responsiveness (Hillyard, Vogel, & Luck, 1998). This sensory control gain would be reflected in a modulation of alpha oscillatory activity. If alpha delay oscillations represent a top-down mechanism to suppress possible incoming interference, then, posterior alpha power would be reduced in the lower retro-cue contrast condition, in order to bias visual cortex excitability to facilitate incoming low contrast relevant stimuli processing. On the other hand, if alpha delay oscillations only reflect internal processing demands involved in WM retention, then, we should not expect a block alpha power modulation.

3.3. Methods

3.3.1. Participants

Twenty-five adult subjects [mean age, 18.8; standard deviation, 1.44; range 18-24 years; 20 females] without any history of neurological or psychiatric illness gave written consent, in accordance with the Declaration of Helsinki. The study was approved by the Ethics Committee of the Universidad Autónoma de Madrid.

3.3.2. Stimuli and procedure

The target stimuli were rectangles of different orientations. Angles of orientation ranged from 0° to 135° in steps of 45°, being 0° a vertical rectangle. Two rectangles were displayed in each hemifield, so the sample memory set consisted of four different rectangles. The rectangles were randomly assigned to each position, with possible angle repetition. Each rectangle was placed ~4'2 cm away from the center of the screen (following a diagonal straight line). A diagonal line, pointing to one of the four possible locations of the memory set rectangles, was used as an informative retro-cue. A vertical line was used as a non-informative retro-cue. The CRT monitor where the task was displayed was placed at 60 centimeters from the participant.

Before starting the experimental task, the perceptual threshold of the retro-cues for each participant was assessed using the Palamedes toolbox for MATLAB (Prins & Kingdom, 2018). Specifically, we used the psi adaptative method. Palamedes toolbox allows to estimate the psychometric function by a Bayesian adaptative method, which allows to continuously update the posterior probability distribution of the function and to estimate its parameters (Kingdom & Prins, 2010; Kontsevich & Tyler, 1999; Prins, 2013). Thus, participants performed a yes-no detection task, being the to-be-detected stimuli either the spatial or the neutral retro-cue. A psychometric function for each one was estimated. The termination rule for the detection task was a fixed number of 40 trials for each condition as this rule is considered the most practical and useful (Alcalá-Quintana & García-Pérez, 2004; Kontsevich & Tyler, 1999). The contrast value of the retro-cues for the near-threshold condition (low contrast) was the value that is seen 70% of the trials while the supra-threshold value (high contrast) was the contrast value seen 99% of the trials.

The experimental task is illustrated in Figure 1. Both the threshold calibration and the experimental task were performed in a single session. A total of 16 blocks of 25 trials each were presented. Before starting each block, the contrast of the cue was informed (i.e. high contrast or low contrast). The order of the blocks was randomized. The sample memory set was the four rectangles mentioned above. After a delay interval, participants were presented either with a spatial cue indicating the relevant rectangle (100% validity) or with a neutral cue. The relevant hemifield was pseudorandomized with a 50% of probability. After another delay, participants were presented with a single rectangle in one of the four previous memory set positions and were required to respond whether the rectangle of the probe was the same as at encoding. The non-matched trials consisted of a rectangle with a different orientation of the rectangle that appeared in that position. A total of 100 trials for each of the 4 conditions (low/high contrast and spatial/neutral cue) were presented.

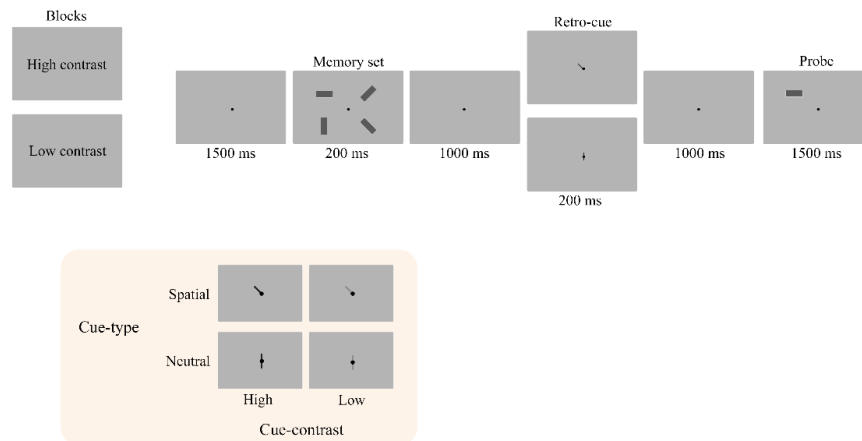


Figure 1. Schematic illustration of the experimental task.

3.3.3. EEG data recording

Data were obtained using a Biosemi Active Two system with 128 electrodes. Participants were asked to avoid sudden muscle movements, changes of posture, jaw clenching or lateral eyes movements. The electrooculographic activity was recorded using vertical (VEOG) and horizontal (HEOG) electrodes placed at supra-infraorbital level of the left eye and on the outer canthus of both eyes respectively. A tip-nose reference was also recorded. The signal was digitized with a sampling rate of 2048 Hz and the impedance was kept below 10 k Ω . Data was filtered through a 410 Hz online low-pass filter. Finally, data was offline re-referenced to the nose tip and down-sampled to 256 Hz in MATLAB using Fieldtrip (www.fieldtriptoolbox.org). Subsequent analyses were also carried by means of Fieldtrip toolbox.

3.3.4. Preprocessing and Time-frequency analysis

Time-frequency representations of the data were made on correct epoched artifact free data. The analysis was done in 4800 ms epochs: 2600 ms before and 2200 ms after the cue presentation. Before time-frequency decomposition we followed a rejection artifact procedure. First, the vertical and horizontal eye blink artefacts were visually selected and extracted out of the signal using Independent Component Analysis ('runica' EEGLab

implemented in Fieldtrip). Then, epochs were visually inspected, and trials contaminated with artifacts were manually discarded. Noisy channels were interpolated using neighbour channels. Time-frequency representations of individual trials were then calculated using Morlet wavelet analysis with a wavelet width set to 7 in 1 Hz steps for the frequency range from 4 to 30 Hz. Trials were then averaged for each condition and normalized to decibels using a baseline from 1800 to 1500 ms before cue presentation ($10 \cdot \log_{10}(\text{power}/\text{baseline})$). Time-frequency corrected-to-baseline activity was then submitted to a non-parametrical cluster statistical analysis. Additionally, lateralized alpha band activity was calculated by collapsing the left condition with a mirrored version of the right condition. Contralateral activity is then represented in right electrodes by averaging right electrodes of the left condition with left electrodes of the right condition.

3.3.5. Statistical analysis

Behavioral performance, measured as percentage of correct responses, was submitted to a 2 x 2 ANOVA with factors Cue Contrast (high vs. low) and Cue Type (spatial vs. neutral). The threshold for declaring statistical significance was $\alpha = 0.05$.

Statistical analysis of neural oscillatory activity was performed using data driven non-parametric cluster analysis implemented in Fieldtrip (Maris & Oostenveld, 2007). This statistical approach overrides the multiple comparison problem by computing a sampling distribution of a cluster statistic. First, a cluster statistic is computed as the sum of the statistical values of significant adjacent spatio-temporal points obtained by parametrical testing. The significance of the cluster statistic is evaluated by comparing the observed value with the sampling distribution, obtained by randomly assigning the data to two subsets and calculating the maximum cluster statistic during 10000 iterations. The cluster p-value is then obtained as the proportion of randomizations that are below the observed cluster-level statistic. Cluster-based permutation test was separately performed for the theta (4-8 Hz), alpha (8-12 Hz) and the beta (12-30 Hz) bands.

In order to explore more thoroughly alpha modulations related to contrast expectation, an additional parametric statistical analysis was performed in the pre-cue alpha band range in two predefined windows of interest. Fast Fourier transform was conducted in two temporal windows of interest: -1000 ms to -500 ms and -500 ms to 0 ms before retro-cue presentation. Based on previous literature we averaged a selected set of posterior electrodes (PPO3, PP05, PO7, PO9, PO11, I1, POI1, O1, PO05, PO3h, PPO1, PPOz,

POz, POOz, Oz, OIz, Iz, I2, POI2, O2, POO6, PO4h, PPO2, PP04, PPO6, PO8, PO10 y PO12) in the two temporal windows and performed a paired t-test (high contrast vs low contrast).

3.4. Results

3.4.1. Behavioral results

Memory performance was modulated by the Cue Type ($F(1,24) = 60.46, p < 0.001$) and by the Cue Contrast ($F(1,24) = 12.14, p = 0.002$) (Fig. 2). Memory accuracy was significantly higher for spatial retro-cued trials than for neutral trials, and better for the higher contrast retro-cue compared to low contrast retro-cue. Critically, the interaction between both factors was also significant ($F(1,24) = 11.77, p = 0.002$). Participants' difference in performance between the high-contrast and the low-contrast conditions was only significant in the spatial retro-cued trials ($t(24) = 5.214, p < 0.001$; $M_{diff} = 12.12$), but not in the neutral retro-cue condition. However, differences between spatial-cue trials and neutral trials were significant for high contrast cues ($t(24) = 9.948, p < 0.001$; $M_{diff} = 6.52$) and low contrast cues ($t(24) = 3.396, p = 0.002$; $M_{diff} = 5.76$).

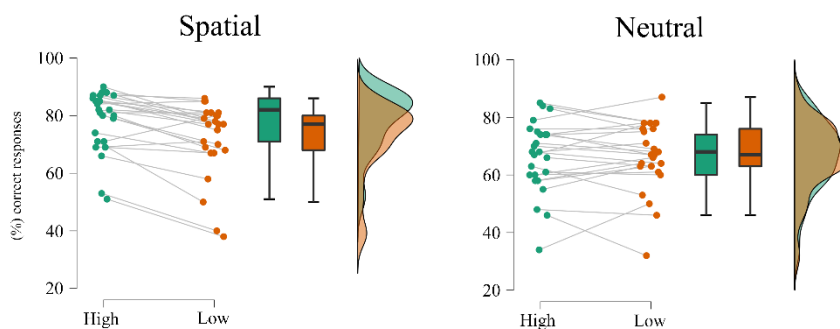


Figure 2. Raincloud plot of the mean behavioral performance composed by cloud of dots representing individual scores, box plot and one-sided violin plot.

3.4.2. EEG results

Pre-cue bilateral power. To study posterior alpha modulations upon expectation of a relevant stimuli, we computed time-frequency representations of the high and low retro-cue conditions in the interval preceding the retro-cue presentation. Figure 3 shows bilateral oscillatory activity of the high and low contrast conditions in posterior electrodes. Non-parametrical cluster-based statistical analysis revealed no significant differences between high and low contrast conditions in any frequency band ($p > 0.05$). The non-parametric cluster statistical approach overcomes the multiple comparison problem, but it can result insensitive to small differences between conditions. Therefore, we conducted a less conservative analysis to search for top-down modulations in the retro-cue expectance period. We conducted a Fast Fourier transform in two 500 ms temporal windows (-1000 ms to -500 ms and -500 ms to 0 ms) in a set of a priori selected posterior electrodes. We then performed two paired t-tests in each of the averaged predefined spatiotemporal windows. Like the non-parametrical analysis, we found no significant differences between the two contrast conditions in neither temporal window.

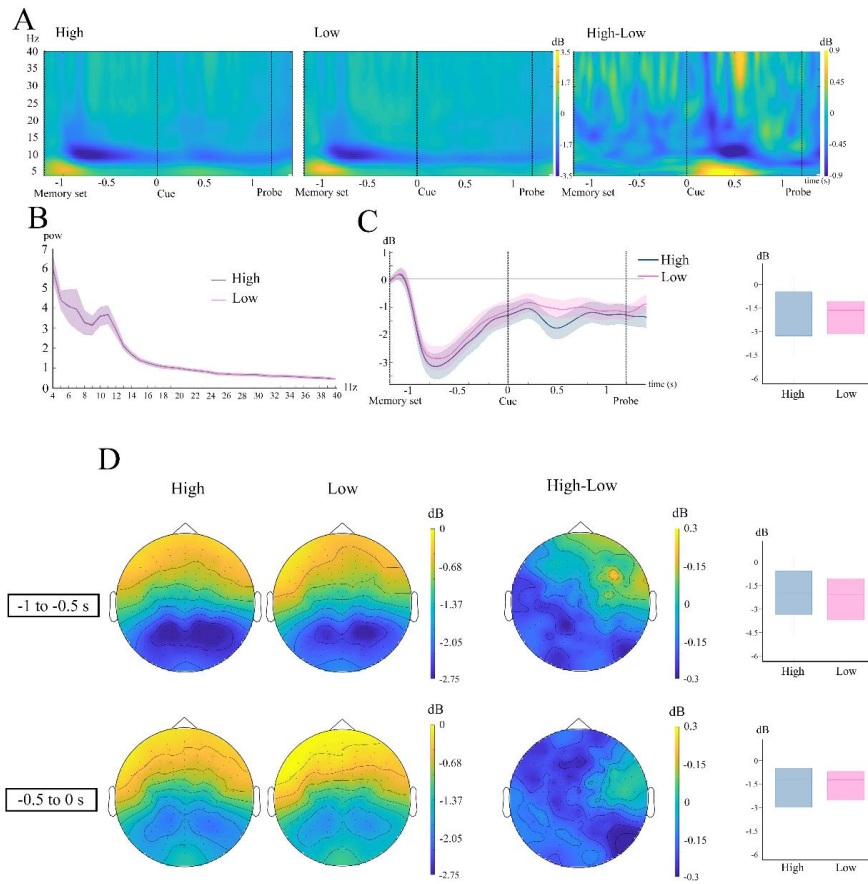


Figure 3. Pre cue bilateral oscillatory dynamics: Contrast expectation A. Bilateral time-frequency representation of the two conditions in a set of averaged posterior electrodes (PPO3, PP05, PO7, PO9, PO11, I1, POI1, O1, PO05, PO3h, PPO1, PPOz, POz, PO0z, Oz, OIz, Iz, I2, POI2, O2, PO06, PO4h, PPO2, PP04, PP06, PO8, PO10 y PO12). B. Frequency spectrum of the two conditions in the same set of bilateral posterior electrodes. Blue and pink shadowed areas mark the Standard Error of the Mean (SEM). C. Time-course of bilateral alpha band activity. Blue and pink shadowed areas mark the SEM. At the right, boxplot representation of individual averaged alpha band activity on posterior electrodes for the whole pre cue period. D. Topographic representation of the two conditions in the alpha band averaging from -1 to 0.5 and -0.5 to 0 seconds before the cue on set for bilateral activity and, at the right, boxplot representation of individual averaged alpha band activity on posterior electrodes for the corresponding period.

Post-cue bilateral power. Although the main aim of the work was to study of the endogenous modulation of alpha oscillations in the period preceding the retro-cue, we also investigated the retro-cued induced bilateral oscillatory modulations. The main effect of Cue-Contrast was significant in the theta, alpha and beta bands. Theta oscillatory activity was more synchronized in the high compared to the low contrast condition from 0.2 to 0.6

s the after retro-cue ($p < 0.001$) (Fig. 4D). The analysis in the alpha and beta bands revealed greater posterior desynchronization in the high contrast conditions ($p=0.02$ and $p=0.039$), in the temporal window from 0.35 to 1 s (Fig. 4C) and 0.2 to 0.5 s (Fig. 4E) respectively.

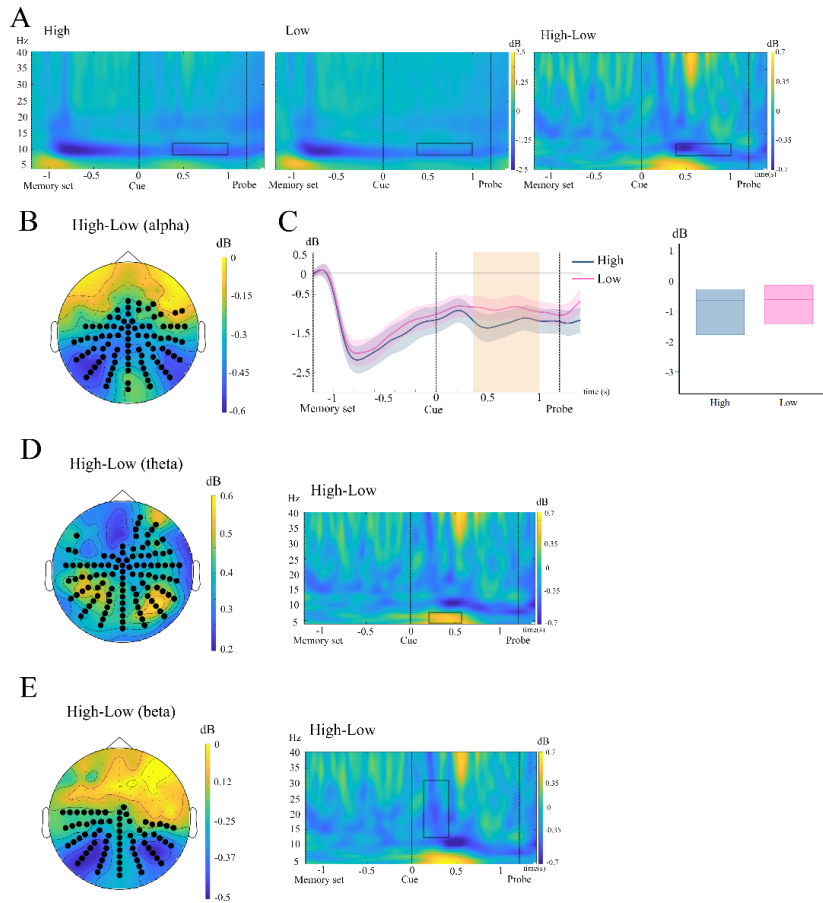


Figure 4. Post cue bilateral oscillatory dynamics: Retro-cue contrast. A. Bilateral time-frequency representation of high and low contrast conditions in statistically significant electrodes in the alpha band cluster and their difference. Rectangles mark time windows and frequency bands where statistically significant differences were found. B. Topographic representation of cluster of electrodes where statistically significant differences between both conditions were found for the alpha band in bilateral activity. C. Alpha time-course for the set of electrodes where statistically significant differences were found. Orange shadow marks the periods where this difference is statistically significant. Blue and pink shadowed areas mark the SEM. At the right, boxplot representation of individual averaged alpha band activity on electrodes and time where statistically significant differences between both conditions were found for the alpha band. D. Topographic and time-frequency representations of cluster of electrodes where statistically significant differences between both conditions were found for the theta band on bilateral activity. E. Topographic and time-

frequency representations of cluster of electrodes where statistically significant differences between both conditions were found for the beta band on bilateral activity.

The Cue Type main effect was also significant in the alpha and beta bands. Bilateral oscillatory activity was more desynchronized in the spatial cue condition compared to the neutral condition between 0.76 and 1.2 s in the alpha band ($p=0.02$) (Fig. 5B), and from 0.67 to 1.07 s in the beta band ($p = 0.010.005$) (Fig. 5D).

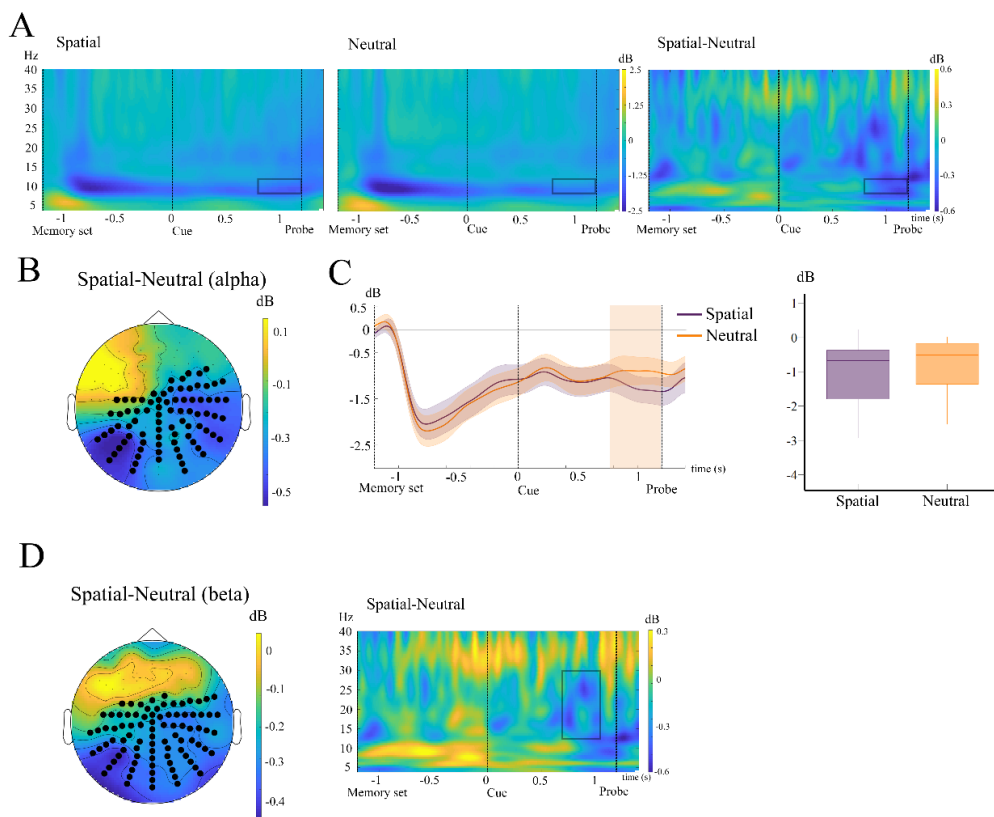


Figure 5. Post cue bilateral oscillatory dynamics: Retro-cue type. A. Bilateral time-frequency representation of spatial-cue and neutral-cue conditions in statistically significant electrodes in the alpha band cluster and their difference. Rectangles mark time windows and frequency bands where statistically significant differences were found. B. Topographic representation of cluster of electrodes where statistically significant differences between both conditions were found for the alpha band in bilateral activity. C. Alpha time-course for the set of electrodes where statistically significant differences were found. Orange shadow marks the periods where this difference is statistically significant. Purple and orange shadowed areas mark the SEM. At the right, boxplot representation of

individual averaged alpha band activity in electrodes and time where statistically significant differences between both conditions were found for the alpha band D. Topographic and time-frequency representation of cluster of electrodes where statistically significant differences between both conditions were found for the beta band in bilateral activity.

Post-cue Lateralization. Alpha power lateralization is a correlate of spatial attention. Here, we found that spatial retro-cues induced a significant alpha power lateralization, reflected on a greater desynchronization for the contralateral compared to the ipsilateral hemisphere for the whole period ($p = 0.002$) (Fig. 6A). It is important to notice that alpha power lateralization was not differently modulated by Cue Contrast (Fig. 6B).

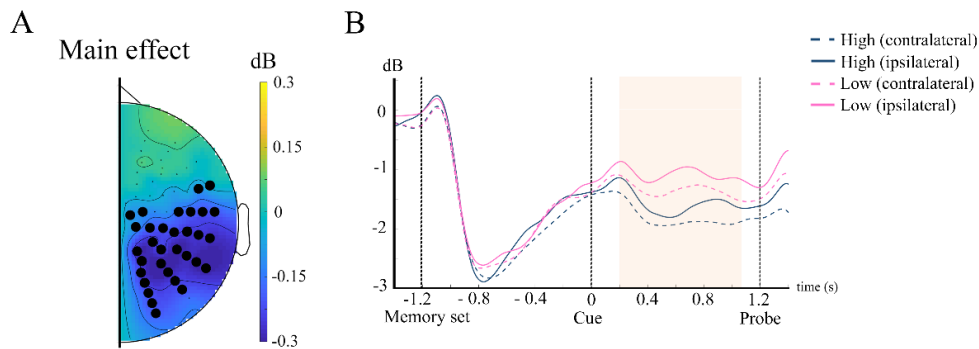


Figure 6. Retro-cue induced alpha lateralization. Main effect of lateralization for the alpha band. A. Topographic representation of the contralateral minus ipsilateral grand-averaged activity of the main effect of alpha lateralization. B. Alpha time-course for contralateral and ipsilateral to the cue posterior electrodes for both contrast conditions. Orange shadow marks the periods where the main effect of lateralization is significant. Blue and pink shadowed areas mark the SEM.

3.5. Discussion

Alpha power modulation during WM retention has been interpreted by many as a mechanism to protect WM representations by controlling the incoming access of irrelevant information. Under this view, delay alpha oscillations represent a flexible mechanism that can be endogenously modulated as a function of our goals. In this EEG study we further examined the role of alpha oscillations as a goal controlled sensory gatekeeper during WM

maintenance. Participants could anticipate the perceptual contrast of a retro-cue that indicated which relevant WM representation was going to be probed. Retro-cue paradigms have repeatedly shown that cuing the representation to be probed increases WM performance, and thus, represent a task relevant stimulus. Consequently, it could be expected alpha power desynchronization to be higher in anticipation of low contrast cues compared to high contrast cues. On the contrary, we did not find a different alpha oscillatory power modulation in anticipation of the two different perceptual cue contrast conditions.

Posterior alpha power is widely considered a proxy of visual cortex excitability (Romei et al., 2008). Anticipatory alpha power correlates with different behavioral perceptual parameters (Dijk et al., 2008; Hanslmayr et al., 2007; Lange, Keil, Schnitzler, van Dijk, & Weisz, 2014; Mathewson, Gratton, Fabiani, Beck, & Ro, 2009; Romei et al., 2010, 2008; Supp, Siegel, Hipp, & Engel, 2011; Worden, Foxe, Wang, & Simpson, 2000; Wyart & Tallon-Baudry, 2009), and its modulation under different manipulations has led to the proposal that alpha oscillations represent a functional mechanism involved in cognition. Concretely, recent research state that human conscious experience is modulated by dissociable alpha oscillatory mechanisms related to perceptual sensitivity and subjective experience. Alpha power modulations would then reflect the modulation of internal representations of upcoming events (Di Gregorio et al., 2022; Limbach & Corballis, 2016; Samaha et al., 2020, 2017). Although endogenous alpha modulation has been reported many times in selective attention paradigms, there are not so many studies that observed endogenous anticipatory modulation during WM maintenance. Bonnefond and Jensen (2012) examined the role of alpha oscillations in distractor inhibition in a WM task. Participants encoded visually presented letters that had to be maintained in memory through a short interval in which a distractor was presented. Participants were able to predict if the distractor was going to be a non-letter character (weak distraction) or a letter (strong distraction). The authors demonstrated the functional role of alpha in distractor inhibition by showing an increase in alpha power in anticipation of the strong distractors compared to the weak distractors. In accordance with these results, it should be expected that, if alpha oscillations in WM are a mechanism to prevent the processing of disturbing incoming information, alpha power would be reduced when an expected low contrast relevant for the task stimuli is expected. However, we found that the expectance of different contrast levels during the retention of WM did not modulate alpha power.

The findings obtained in this experiment question the role of alpha oscillations in sensory gatekeeping during WM retention. Throughout many years of research, it has been made clear that allocating selective attention to low contrast, ambiguous or masked stimuli,

enhances neural activity, increasing its perceptual sensitivity, discrimination or awareness (Carrasco, 2011). Expectation about its location, identity or timing has also a great impact on its subsequent perception (Aru, Bachmann, Singer, & Melloni, 2012; Melloni, Schwiedrzik, Müller, Rodriguez, & Singer, 2011). Most of the works studying the neural underpinnings of expectation on perception have focused in the spatial domain. In relation to neural oscillations, directional cues modulate pre-stimulus alpha power, with a lateralized alpha profile, displaying greater alpha synchronization in the ipsilateral to the focus of attention hemisphere compared to the contralateral hemisphere (Bonfond & Jensen, 2012; Thut et al., 2006; Worden et al., 2000). In the same way, temporal expectations also modulate alpha power prior the appearance of the expected stimuli (Rohenkohl & Nobre, 2011). Usually, alpha modulations are obtained by comparing a valid-cue condition with a condition in which no cue is provided. In contrast, in our study, the retro-cue was expected in both conditions, and only differed the expectation of low or high contrast, which makes us wonder to what extent this difference affects the results obtained here. In this sense, studies inspecting the role of alpha under different- than spatial or temporal- expectations are not convergent. A clever study manipulated the perceptual expectations on the threshold of perception of visually presented letters by degrading its sensory evidence (Mayer, Schwiedrzik, Wibral, Singer, & Melloni, 2016). They found that prestimulus alpha activity was modulated as a function of the degrading sequence. In this way, prestimulus alpha power increased when participants had a greater identity expectation compared to lower identity expectation. In contrast, a study inspecting the neural underpinnings of spatial and feature expectations found that, while both cues boosted performance, prestimulus alpha oscillations were only modulated by spatial expectation but not when the identity of the stimulus was anticipated (Wildegger, van Ede, Woolrich, Gillebert, & Nobre, 2017). In a more recent study, the decision criteria in a visual detection task were manipulated in a block-wise manner. While the presence of the near threshold probe stimulus was held constant across blocks, participants were induced different degrees of expectative about its appearance. Similar to our findings, the authors found that, although the experimental manipulation induced behavioral differences between blocks, these changes were not reflected in pre-stimulus alpha activity (Zhou, Jemi, Schoffelen, de Lange, & Haegens, 2021). This mixed evidence makes it difficult to establish the neural oscillatory underpinnings under different expectations. Therefore, additional efforts are needed to investigate why alpha anticipatory activity was not modulated by the expectation of low contrast stimuli in our WM task.

While we cannot discard that the lack of endogenous alpha modulation is due to the nature of the task, for example due to the lack of variability of expectation within the block,

current data may offer an alternative explanation regarding the functional role of alpha oscillations in WM retention. While the predominant view has linked alpha oscillations to a goal directed sensory gating mechanism that prevents disturbing input to protect WM representations, a different view has related alpha oscillations to the internal processing demands of the WM task (Palva & Palva, 2007). Alpha power increases with WM set size, but also with increasing internal directed attention (Benedek, Schickel, Jauk, Fink, & Neubauer, 2014; Cooper, Burgess, Croft, & Gruzelier, 2006; Palva & Palva, 2007; Ray & Cole, 1985). Consequently, alpha delay oscillations would not represent a functional mechanism to prevent distraction, but rather would reflect the processing of internal representations. This interpretation is further supported by a recent study that demonstrates that while alpha power was modulated by set size, it was not related to the strength of the distraction to-be-inhibited during the WM delay (Schroeder et al., 2018). This new body of evidence challenges the conceptualization of alpha as a sensory distractor inhibitor during WM retention. In our experiment, mnemonic demands were held constant across conditions, and thus, the lack of alpha power modulation between conditions would be congruent with the role of alpha oscillations in WM internal processing.

It could be argued that our results arise from participants' strategies to achieve task demands. Current approaches uphold that visual incoming information and visual maintained representation shares the same visual attentional resources (Gazzaley & Nobre, 2012; Konstantinou & Lavie, 2013). Congruently, it seems reasonable that under visual resource competition, participants prioritized the WM task, and did not devote attention to the upcoming external information. However, we found a significant interaction between cue contrast and cue type in behavioral performance. While accuracy for neutral trials was similar for the high and low contrast conditions, the accuracy in the spatial cued condition was worst in the low contrast condition. Although this difference would suggest that participants were not directing resources to the perceptual space as a strategy to preserve WM representations, we found that the alpha lateralization induced by the spatial retro-cue was similar for the high and low contrast conditions, and that the behavioral retro-cue benefit in the low contrast condition was significant. Alpha lateralization has been proved to be an endogenous attentional mechanism in retro-cue attentional guidance (Manza et al., 2014; Poch, Capilla, et al., 2017). Thus, although differences in retro-cue benefits between both conditions were possibly not enough for exhibiting lateralization differences, it is apparent that the participants made use of a retro-cue based strategy to achieve the memory task. While alpha lateralization would be more related to goal directed mechanisms than to stimulus intensity (Antonov et al., 2020; Macedo-Pascual, Hinojosa, & Poch, 2019; Noonan et al., 2016; Poch, Capilla, et al., 2017; Poch et al., 2018; Vissers et al.,

2016), the obtained post cue non-lateralized oscillatory differences between contrast conditions could be more related to the sensory differences in bottom-up processing (Bays, Visscher, Le Dantec, & Seitz, 2015; Erickson, Smith, Albrecht, & Silverstein, 2019).

In conclusion, we report here evidence suggesting that alpha delay activity is probably more related to the processing of the WM representations than to a goal directed mechanism to control the inflow of information during WM maintenance (Bollimunta et al., 2008; Leiberg et al., 2006; Lobier et al., 2018; Palva et al., 2011; Palva & Palva, 2007; Sadaghiani & Kleinschmidt, 2016; van Diepen & Mazaheri, 2017). These results represent a challenge to current views of alpha oscillations highlighting their role in distractor inhibition. Future experiments should further explore the interaction between WM retention and perception, and how expectation facilitatory mechanisms are implemented during WM retention.

Funding

This work was funded by the Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades under grant PID2019-111335GA-I00, PGC2018-098558-B-I00 and PGC2018- 100682-B-100 and by the Comunidad de Madrid under Grant H2019/HUM-5705.

4. Estudio 2: Macedo-Pascual, J., Capilla, A., Campo, P., Hinojosa, J. A., & Poch, C. (2023). Selection within Working Memory impairs perceptual detection. *Psychonomic Bulletin & Review*. <https://doi.org/10.3758/s13423-022-02238-2>

4.1. Abstract

There is broad consensus supporting the reciprocal influence of working memory and attention. Top-down mechanisms operate to cope with either environmental or internal demands. In that sense, it is possible to select an item within the contents of WM to endow it with prioritized access. Although evidence supports that maintaining an item in this privileged state does not rely on sustained visual attention, it is unknown whether selection within WM depends on perceptual attention. To answer this question, we recorded electrophysiological neural activity while participants performed a retro-cue task in which we inserted a detection task in the delay period after retro-cue presentation. Critically, the onset of to be detected near threshold stimuli was unpredictable, and thus, sustained perceptual spatial attention was needed to accomplish the detection task from the offset of the retro-cue. At a behavioral level, we found decreased visual detection when a WM representation was retro-cued. At a neural level, alpha oscillatory activity confirmed a spatial shift of attention to the retro-cued representation. We interpret the convergence of neural oscillations and behavioral data to point towards the thesis that selection within WM could be accomplished through a perceptual attentional mechanism.

Keywords: visual WM, attention, retro-cue, alpha oscillations.

4.2. Introduction

Working Memory (WM) has been metaphorically defined as the sketchpad of conscious thought (Miller, Lundqvist, & Bastos, 2018) that allows us to temporally hold and manipulate mental representations in order to accomplish an ongoing task (Cowan, 2022; Gazzaley & Nobre, 2012; Oberauer, 2019). Although there is enough consensus about a close link between attention and WM, the nature of this relation is not well established, partially due to the multidimensional concept of attention (Oberauer, 2019). The models of WM that emphasize the selective dimension of attention conceptualize WM as a top-down process that maintains mental representations in an active state, in an analog way to how attention operates on perceptual stimuli (Chun, 2011; Chun, Golomb, & Turk-Browne, 2011; D'Esposito & Postle, 2015; Kiyonaga & Egnér, 2013). Under this view, a key question in order to unravel the nature of the connection between WM and attention is to what extent the attentional mechanisms that determine what is encoded and maintained in WM are superimposed to those employed towards external stimuli. Answers to this question come from neuroimaging studies and behavioral data. Neuroimaging experiments comparing the neural substrates involved in spatial attention and mnemonic maintenance have found overlapping networks (Awh & Jonides, 2001; Ikkai & Curtis, 2011; Nee & Jonides, 2008; Nobre et al., 2004; Panichello & Buschman, 2021), proposing that the maintenance of WM representations is based on an attention-based rehearsal mechanism. In an analog way, the oculomotor system seems to be implicated in the maintenance of WM representations (Pearson & Sahraie, 2003; Williams, Pouget, Boucher, & Woodman, 2013). In the same vein, behavioral data shows that spatial WM declines when a secondary task demands shifts of spatial attention to external locations (Awh, Jonides, & Reuter-Lorenz, 1998; Van Der Stigchel, Merten, Meeter, & Theeuwes, 2007). Convergent with cited studies that find that diverting spatial attention from memory representations impairs spatial WM (Awh et al., 1998), other studies find an inverse trade-off between memory and perception, finding impaired perception of low contrast stimuli when WM load is increased (Balestrieri, Ronconi, & Melcher, 2021; Konstantinou, Beal, King, & Lavie, 2014).

In apparent incongruency with the presented evidence supporting that WM maintenance is accomplished through perceptual attention, some studies have suggested that not all the WM representations are maintained through perceptual attention (Gao et al., 2022; Hedge, Oberauer, & Leonards, 2015; Hollingworth & Maxcey-Richard, 2013; Rerko, Souza, & Oberauer, 2014). In this sense, the representation in the FoA, defined as the item that through an attentional selective mechanism is conferred with a privileged state of

accessibility (Larocque, Lewis-Peacock, & Postle, 2014), would not be affected by a concurrent visual attentional task. The study of the interaction between visual attention and the internal FoA has been approached by two types of paradigms. Some studies have used the object switch paradigm to study the impact of diverting perceptual spatial attention away from the to be updated representation, finding that the object switching cost remains invariable (Hedge, Oberauer, & Leonards, 2015). Therefore, these authors conclude that perceptual attention is not responsible for the advantage of updating the same memory item, and rather conceptualize the link between attention in the mnemonic and perceptual domains as a shared spatial priority map (Hedge et al., 2015; Van Der Stigchel et al., 2007). Studies using the retro-cue paradigm have found that inserting a perceptually demanding task between the retro-cue and memory probe does not affect the retro-cue benefit. Consequently, the retro-cue benefit seems to not depend on sustained perceptual attention (Gao et al., 2022; Hollingworth & Maxcey-Richard, 2013; Rerko et al., 2014). In the case of both type of paradigms, the retro-cue and object-repetition benefits could be due to the strengthening of the binding of the relevant item to its context, providing prolonged accessibility even if the FoA is moved (Oberauer, 2019).

Although research proposes that sustained spatial attention is not needed to maintain a representation in a prioritized state, an unresolved question is whether the selection of this representation within the memory set, to bring it into the FoA, is based on a spatial attentional mechanism, or by the contrary, if the selection of the prioritized representation is independent of visual attention. To shed light into this question, we recorded EEG while participants performed a combined memory retro-cue task and a perceptual detection task paradigm. We used a retro-cue paradigm because it has provided robust evidence of the internal FoA. This paradigm demonstrates that attention can be directed to a single representation, boosting WM performance, by providing an informative cue during the maintenance period (Astle, Summerfield, Griffin, & Nobre, 2012; Poch, Campo, & Barnes, 2014; Souza & Oberauer, 2016). To study if the selection of retro-cued representation is accomplished through visual attention, we presented, at an unpredictable onset between retro-cue offset and the memory probe, a stimulus that participants had to detect in the center of the screen. The informativeness of the retro-cue (neutral vs spatial) and the visual demand of the perceptual attentional task (low contrast vs high contrast stimuli) were also manipulated. With this design, we intended to prevent perceptual switches of spatial attention to the retro-cued representation in the high demanding perceptual condition (low contrast), to test if the retro-cue benefit would be affected. In addition, we explored EEG alpha oscillations, considered a robust neural correlate of the locus of the external or internal attention (Kelly, Lalor, Reilly, & Foxe, 2006; Kuo, Li, Lin, Hu,

& Yeh, 2017; LaRocque, Lewis-Peacock, Drysdale, Oberauer, & Postle, 2013; van Dijk, van der Werf, Mazaheri, Medendorp, & Jensen, 2010; van Moorselaar, Gunseli, Theeuwes, & N. L. Olivers, 2015; Woodman, Wang, Sutterer, Reinhart, & Fukuda, 2021). At a behavioral level, we found that the spatial demanding task did not impact the retro-cue benefit. However, the selection of the cued representation did negatively affect the low contrast detection task. Congruent to behavioral results, analysis of alpha oscillatory activity revealed that the retro-cued triggered a shift of spatial attention to the cued memory representation, suggesting that perceptual attention is needed to select the relevant WM representation.

4.3. Methods

4.3.1. Participants

Thirty-one adult subjects [mean age, 24.87; standard deviation, 2.36; range 19-29 years; 16 females] without any history of neurological or psychiatric illness gave written consent, in accordance with the Declaration of Helsinki. Sample size was calculated using G*Power (Faul, Erdfelder, Lang and Buchner, 2007). With the aim of detecting an effect size of 0.25 and obtaining a statistical power of 0.9 the required sample was of 29 participants.

4.3.2. Experimental task

The experimental task is illustrated in Fig 1. A retro-cue WM task was used. The sample memory set consisted of four rectangles, two in each hemifield, with four different orientations and located within 3.8 degrees of visual angle. After a delay interval, participants were presented with either a non-informative cue (neutral-cue, 50% of the trials) or an informative cue (spatial retro-cue, 50% of the trials) indicating which rectangle was relevant for posterior testing. After the presentation of the retro-cue, participants were asked to detect a stimulus whose contrast was either near the threshold of perception (low contrast blocks) or clearly visible (high contrast blocks). The probe stimulus was a number inserted in the fixation square (1 to 9, except 5), randomly presented in the interval of 0 to 1.2 seconds after retro-cue presentation. For both types of blocks, the probe was present in 70% of the trials. Perceptual contrast threshold estimation was performed via Palamedes toolbox for MATLAB by means of the Psychometric Function (PF). The contrast value of the

probe for the near-threshold blocks corresponded to the 75% value of the PF and was re-calculated during the task depending on the visibility reported by the participants. After this second retention period, participants were presented with a single rectangle and were required to respond whether the orientation of the probe was the same as at encoding. Orientation of the probe rectangle matched the one of the relevant sample memory rectangle on 50% of the trials. For non-match trials (50% chance), orientation was randomly selected. Once the participants responded about the memory probe, they had to report whether they had detected the previously presented probe. Additionally, if they saw the probe, there was a 33% chance that they would be asked if the probe was above or below of 5. A total of 400 trials, divided in 10 blocks of 40, were presented. Participants were informed at the beginning of block about visibility of the detection stimuli (low or high). The order of the blocks was randomized.

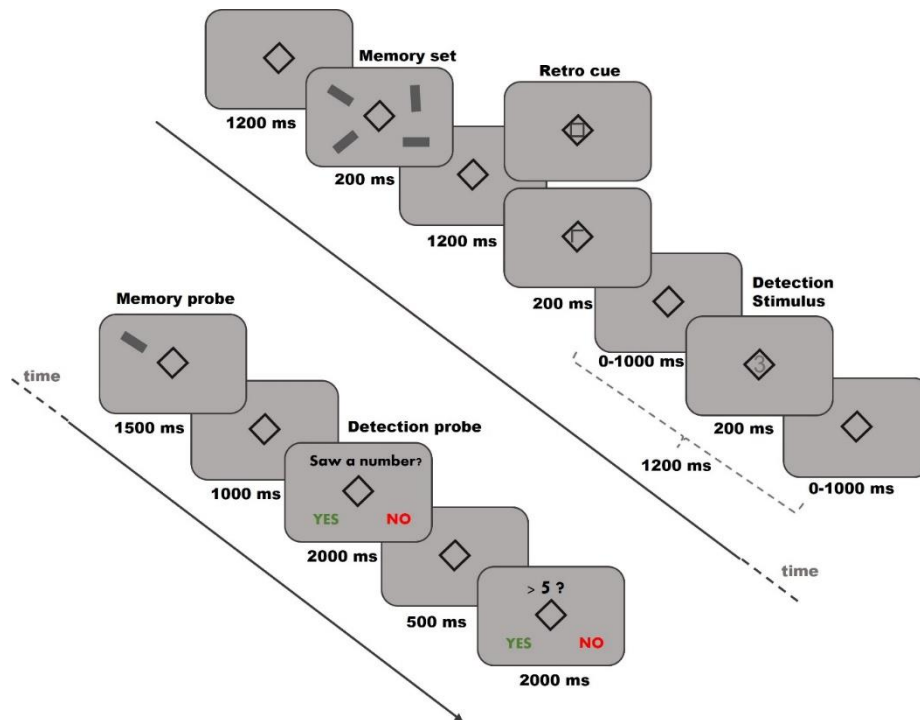


Figure 1. Schematic illustration of the experimental task

4.3.3. EEG data recording

EEG data were recorded using a Biosemi Active Two system with 128 electrodes. Additional EOG – vertical and horizontal – electrodes and a nose-tip reference were also recorded. The data were digitized at a sampling rate of 2048 Hz and low pass filtered at 410

Hz. Finally, data were re-referenced offline to the nose tip and downsampled to 256 Hz in MATLAB using Fieldtrip (www-fieldtriptoolbox.org). Subsequent preprocessing and analyses were also carried out in Fieldtrip toolbox.

4.3.4. Preprocessing and oscillatory analyses

Analysis of oscillatory activity was performed in artifact-free data. First, data were epoched in segments from -2.6 to 3 seconds around retro-cue presentation. Independent Component Analysis ('runica' EEGLab implemented in Fieldtrip) was used to extract the vertical and horizontal eye movements out of the signal. Individual epochs were visually inspected to discard epochs with gross artifacts and interpolate noisy electrodes. Alpha oscillatory activity was then calculated using the Hilbert transform. First, artifact-free data were bandpass filtered between 8 to 14 Hz. Then, the spectral amplitude time course of the signal was extracted from the absolute value of the Hilbert transform, and baseline corrected (-300 to 0 pre memory set). Lateralized alpha activity was calculated by collapsing the left retro-cue condition electrodes with a mirrored version of right condition electrodes. In this way, contralateral activity is represented in right electrodes by averaging right electrodes of the left condition with left electrodes of the right condition. In an analog way, ipsilateral activity is represented in left electrodes.

4.3.5. Statistical analyses

WM accuracy was submitted to a 2x2 ANOVA with factors Probe-contrast (High and Low contrast) and Cue-type (Spatial cue and Neutral cue). Performance in the perceptual task, in which participants had to indicate if the perceptual probe was present or not, was assessed based on Signal Detection Theory. Signal discriminability and response bias were estimated by the non-parametric indices A' and B'' , respectively (Pallier, 2002). These measures were computed based on Hits and False alarm rates of only correct memory trials. The threshold for declaring statistical significance was $\alpha = 0.05$.

Differences in alpha oscillatory activity were assessed by means of a non-parametric cluster analysis implemented in Fieldtrip (Maris & Oostenveld, 2007), which controls for Type I error. First, a parametric test is conducted for each electrode-time pair. Then, clusters of significant electrode-time pairs adjacent in time or space are formed. A cluster statistic is

computed as the sum of the parametric statistical values forming the cluster, and then tested for significance by comparing it against a null distribution. The permutation distribution is obtained by randomly assigning the data to two subsets and calculating the maximum cluster statistic. A histogram of cluster statistics is obtained by repeating the previous step 10,000 times. Finally, the cluster's p -value is obtained as the proportion of randomizations that are above the observed cluster-level statistic.

4.4. Results

4.4.1. Memory performance

Memory performance was modulated by the cue and by the probe-contrast. A 2x2 repeated measures ANOVA revealed that memory accuracy was significantly higher for spatial retro-cued trials than for neutral trials ($F(1,30) = 176.93$, $p < 0.001$) and for high contrast probe trials compared to low contrast probe trials ($F(1,30) = 6.41$, $p = 0.01$) (figure 2). The significant interaction of both factors ($F(1,30) = 4.25$, $p = 0.04$) revealed that probe-contrast affected differently the two cue conditions. While in the neutral condition performance was better for the high contrast probe trials ($t(30) = 2.89$, $p = 0.007$; $M_{diff} = 3.63$; Cohen's $d = 0.38$), there were no differences in accuracy between the two contrast conditions in the spatial retro-cue trials ($t(30) = 1.09$, $p = 0.28$; $M_{diff} = 1.05$; Cohen's $d = 0.08$). The retro-cue benefit was found for both contrast conditions (High contrast condition: ($t(30) = 11.61$, $p < 0.001$; $M_{diff} = 12.97$; Cohen's $d = 1.16$); Low contrast condition ($t(30) = 11.47$, $p < 0.001$; $M_{diff} = 15.56$; Cohen's $d = 1.43$)).

4.4.2. Perceptual probe detection performance

Discriminability of the perceptual stimuli was significantly modulated by probe contrast ($F(1,30) = 30.756$, $p < 0.001$) and by cue type ($F(1,30) = 12.906$, $p = 0.001$), with better performance for the high contrast condition ($t(30) = 6.026$, $p < 0.001$; $M_{diff} = 0.09$; Cohen's $d = 1.20$) and neutral cue trials ($t(30) = 4.198$, $p < 0.001$; $M_{diff} = 0.03$; Cohen's $d = 1.00$). Critically, probe contrast interacted with cue type ($F(1,30) = 5.553$, $p = 0.025$), in that discriminability was better for the neutral vs spatial trials in the low contrast condition ($t(30) = -4.173$, $p < 0.001$; $M_{diff} = -0.03$; Cohen's $d = 0.38$), but was not significantly different

between the two cue conditions in the high contrast condition ($t(30) = -0.723$, $p = 0.473$; $M_{diff} = -0.009$; Cohen's $d = 0.25$)¹.

Response bias was modulated by probe contrast ($F(1,30) = 107.04$, $p < 0.001$) but not by cue type ($F(1,30) = 1.182$, $p = 0.28$). We did not find an interaction between these factors ($F(1,30) = 2.379$, $p = 0.13$). Response criterium was more liberal for high contrast than low contrast blocks both after spatial cues ($t(30) = -9.230$, $p < 0.001$; $M_{diff} = -1.05$; Cohen's $d = 2.3$) and neutral cues ($t(30) = -7.392$, $p < 0.001$; $M_{diff} = 0.84$; Cohen's $d = 1.68$). There were no differences on response criterium when comparing between spatial and neutral cues neither for high contrast ($t(30) = -0.179$, $p = 0.136$; $M_{diff} = -0.17$; Cohen's $d = 0.33$) nor for low contrast blocks ($t(30) = 0.316$, $p = 0.753$; $M_{diff} = 0.03$; Cohen's $d = 0.07$).

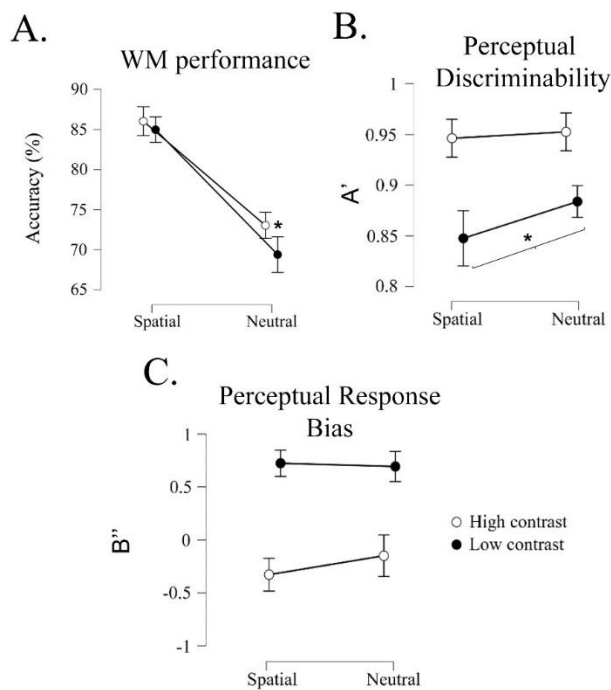


Figure 2. Behavioural performance. The two contrast conditions are represented on different lines. Vertical bars represent 95% confidence intervals. A. Line plot of the percentage of correct responses for the WM task. B. Line plot of the A' values for the detection task. C. Line plot of the B'' values for the detection task.

¹ The same pattern of results was found when including correct and incorrect WM trials.

4.4.3. EEG results

Non-parametrical statistical analyses revealed that alpha oscillatory activity was modulated by the retro-cue condition, exhibiting higher amplitude in the neutral cue condition than in the spatial cue condition in a cluster of posterior electrodes in the time window from 240 ms until memory probe presentation ($p < 0.001$) (Figure 3). This load related alpha power modulation speaks in favor of an effective removal of no-longer-relevant items from WM after the spatial retro-cue reflected. No significant alpha modulation was found between the two contrast conditions, or the interaction between contrast and cue conditions ($p > 0.05$), meaning that the different attentional demands imposed by the expected probe contrast did not modulate anticipatory alpha power.

Additionally, alpha oscillatory activity was significantly lateralized in spatial retro-cue trials in a cluster of posterior electrodes in the time interval 320 ms to 990 ms ($p < 0.05$). Alpha lateralization is a robust correlate of the direction of spatial attention, so, accordingly, this result points out that WM prioritization was accomplished through a spatial attentional shift. However, alpha lateralization was not differently modulated by Cue Contrast ($p > 0.05$) (Figure 4).

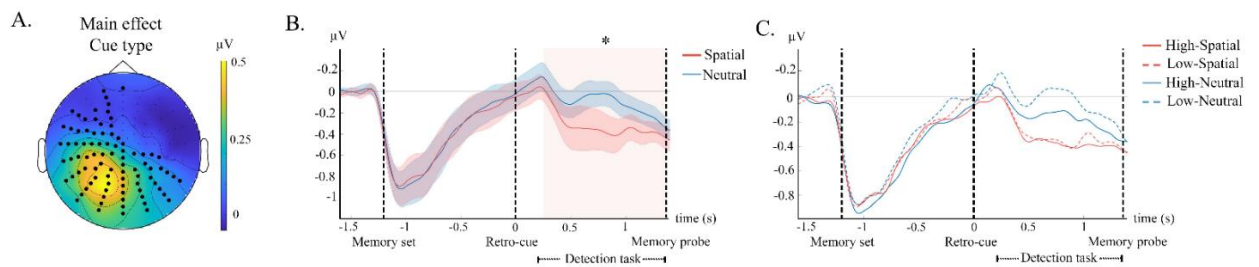


Figure 3. Retro-cued bilateral oscillatory dynamics. A. Topo plot representing the difference of bilateral alpha activity of neutral minus spatial conditions. Alpha activity is collapsed over stimulus contrasts and averaged in the time window conforming the significant cluster. Bold circles represent electrodes conforming the significant cluster. B. Averaged alpha time-courses of electrodes conforming the significant cluster. Red and blue lines represent spatial and neutral retro-cue conditions respectively. Orange squared shadow marks the periods in which statistically significant differences were found. Red and blue shadowed areas mark the SEM. C. Averaged alpha time-courses of electrodes conforming the significant cluster, for each condition. Red and blue lines represent spatial and neutral retro-cue conditions respectively while solid and dotted lines represent high and low contrast conditions respectively.

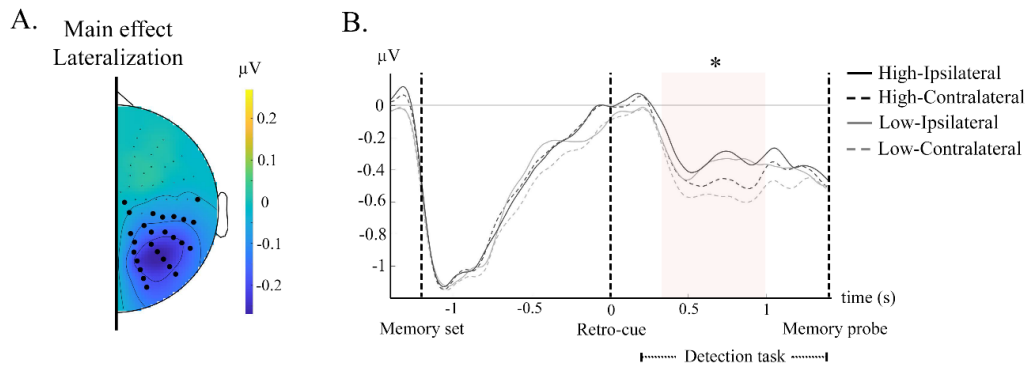


Figure 4. Lateralized alpha activity. A. Topographic representation of the lateralization effect obtained by subtracting contralateral minus ipsilateral activity. Bold circles represent electrodes conforming to the significant cluster. B. Alpha time-course of contralateral and ipsilateral decomposed by stimulus contrast. Black and grey lines represent high and low contrast conditions respectively while solid and dotted lines represent ipsilateral and contralateral electrodes respectively. Orange shadow marks the periods where the main effect of lateralization is significant.

4.5. Discussion

This study investigated the role of perceptual attention in WM selection. We recorded EEG activity while participants performed a retro-cue task. After memory encoding, a spatial (informative) or neutral (non-informative) cue was presented. Participants had to detect a visual stimulus presented randomly during the interval between retro-cue onset and memory probe. Memory performance was compared between blocks with different perceptual attentional demands imposed by manipulating the perceptual contrast of the to be detected stimulus. Analysis of WM accuracy revealed a similar retro-cued benefit for the blocks of low and high contrast perceptual probe. This is, the higher spatial attentional demand imposed by the low contrast detection condition did not prevent the prioritization of the retro-cued item. On the other hand, memory accuracy was significantly impaired in the neutral retro-cue condition when the detection task demanded more perceptual attentional resources. The dissociation in WM performance produced by the different perceptual demands in spatial and neutral cued trials was inverted in the visual detection task, with higher detection rates in the neutral cue condition, reflecting a reverse trade-off pattern for the two different representational states.

Previous research has found that engaging in a secondary task that moves attention from memorized items affects memory performance (Awh et al., 1998; Van Der Stigchel et

al., 2007). This finding, along with data from eye-tracking and neuroimaging studies, has led to the proposal that memory rehearsal is implemented through a spatial attentional mechanism shared with the perceptual domain. Our results add to this evidence, as WM performance, in the neutral retro-cued trials, was degraded when shifts of perceptual attention were prevented, probably because the spatial rehearsal mechanism was impeded. Yet, this was not the case for the spatial retro-cue condition, in which we found that the retro-cue benefit was not compromised by the visual detection task. Previous studies have found no evidence of impaired performance when the focus of attention was removed from the relevant WM item (Gao et al., 2022; Hedge et al., 2015; Hollingworth & Maxcey-Richard, 2013; Rerko et al., 2014). Here, despite the fact that we did find an intact retro-cue benefit, we also found a trade-off with detection performance, suggesting that selection within WM implicates a visual attentional mechanism. Distinctively from other studies, our secondary attentional task was designed to restrict covert shifts of spatial attention from the offset of the retro-cue, while other studies did not restrict shifts of spatial attention following the retro-cue. Thus, different from our study, participants in those experiments could have indeed used visual spatial attention to prioritize a WM item, and then maintained the item in a privileged access status through another retention mechanism not implying sustained visual attention (Hollingworth & Maxcey-Richard, 2013; Muhle-Karbe, Myers, & Stokes, 2021; Myers, Stokes, & Nobre, 2017). Consistent with this hypothesis, neuroimaging studies using multivariate analysis to decode the contents of WM have found that neural activity tracking the item in the mnemonic FoA dropped to baseline levels by an external shift of attention without affecting memory performance for the memory item (Lewis-Peacock, Drysdale, Oberauer, & Postle, 2012). Nevertheless, the active neural trace could be reactivated by directing attention again to the mnemonic representation.

With respect to the dissociated trade-off pattern found in the spatial vs neutral cue condition, a reasonable hypothesis is not straightforwardly available. On the one hand, it could be related to participant strategies. Since no instruction was given as to which task was more important, participants could have decided to differently prioritize one of the two tasks, maximizing mean performance. In the case of spatial cued trials, attending to the retro-cued item rather than to the to be detected stimuli implied a substantial benefit in memory performance. Another option is that providing a spatial retro-cue automatically triggered attentional orienting. Arrow cues, as human gaze, are important surrounding signals that indicate potential situations that require fast shifts of attention, and consequently have been shown to cause automatic changes of attention (Hietanen, Leppänen, Nummenmaa, & Astikainen, 2008; Tipples, 2002). Although it is known that pure symbolic cues, such as color cues, also trigger endogenous retrospective orienting effects

(Poch, Capilla, Hinojosa, & Campo, 2017), it is unclear whether arrow cues could additionally trigger automatic orienting to mnemonic representations.

An alternative explanation, suggested by an anonymous reviewer, is that WM selection interferes with perceptual detection by competing for a general resource, in which the process of selecting a WM representation would take precedence. Detection performance in the low contrast neutral trials would be better, as no selection process is initiated. In the same vein, impaired memory performance in the low contrast neutral condition would also be explained by a processing difficulty within the task, and not by the preemption of the spatial rehearsal mechanism.

In line with the behavioral results, oscillatory power analyses revealed that WM prioritization was in fact accomplished through a spatial attentional shift. Following retro-cue presentation, alpha power decreased in the contralateral visual hemisphere compared to the ipsilateral hemisphere regardless of the attentional condition. Alpha lateralization is a robust correlate of the direction of spatial attention. This neural marker has been repeatedly reported when attention is directed to a visual stimulus, in anticipation to a stimulus, or when attention is directed to a WM item (Capilla, Schoffelen, Paterson, Thut, & Gross, 2014; Poch et al., 2014; Schneider, Göddertz, Haase, Hickey, & Wascher, 2019; Schneider, Herbst, Klatt, & Wöstmann, 2021; Thut, Nietzel, Brandt, & Pascual-Leone, 2006; Worden, Foxe, Wang, & Simpson, 2000). Congruently, in this study, alpha lateralization indicates that after retro-cue representation the FoA is moved to the spatial position to select the relevant WM item. Congruent with other findings, alpha lateralization was not maintained through the delay period (Myers, Walther, Wallis, Stokes, & Nobre, 2015; Poch et al., 2017; Poch, Valdivia, Capilla, Hinojosa, & Campo, 2018). In this sense, WM prioritization would be accomplished through a selection mechanism that would strengthen the binding of the memory item to its context with no need of sustained attention (Oberauer, 2019). This is also consistent with behavioral studies supporting the idea that there is no need for of sustained attention to maintain a representation in a privileged access status (Hedge et al., 2015; Hollingworth & Maxcey-Richard, 2013; Rerko et al., 2014). Dirk van Moorselaar et al. (2017) explored alpha modulations responding to visual and WM demands. Participants had to maintain a spatial location in WM while performing a spatial task. Alpha activity tracked the WM spatial position only until the visual task was presented, at which moment alpha activity began to track the content of the external FoA. The alternating tracking of the internal and external FoA by alpha oscillations aligns with the hypothesis of a common attentional mechanism accomplished through neural oscillations (van Moorselaar et al., 2018).

Alpha oscillations are believed to reflect the modulation of internal representations of upcoming events (Di Gregorio et al., 2022; Limbach & Corballis, 2016; Samaha, Iemi, Haegens, & Busch, 2020; Samaha, Iemi, & Postle, 2017). Consequently, modulations of anticipatory alpha power have been shown to correlate with different behavioral parameters of visual perception (Dijk, Schoffelen, Oostenveld, & Jensen, 2008; Hanslmayr et al., 2007; Lange, Keil, Schnitzler, van Dijk, & Weisz, 2014; Mathewson et al., 2011; Romei et al., 2008; Romei, Gross, & Thut, 2010). In this study, the manipulation of the probe's contrast led to different attentional demands in the visual task. Selective attention enhances neural responsiveness when low contrast stimuli are processed or expected (Carrasco, Ling, & Read, 2004; Hillyard, Vogel, & Luck, 1998), and accordingly, it could be expected that when the low contrast probe was expected, selective attention would have enhanced sensory neural responsiveness, attenuating alpha power. Considering our behavioral results, this would be the case in the neutral cue condition, in which visual attention to the expected visual probe impaired the maintenance of the whole memory set. However, we found that alpha power did not differ between the two contrast conditions in the detection task, and consequently was not modulated by probe expectation. In the same line of argument, it has been broadly reported that alpha power scales with WM load (Heinz & Johnson, 2017; Poch, Valdivia, Capilla, Hinojosa, & Campo, 2018; Schroeder, Ball, & Busch, 2018; Tuladhar et al., 2007). Effectively, here we found lower alpha power after the spatial retro-cue, reflecting a diminished WM load by the effective removal of no-longer-relevant items from WM. It is not clear, however, why alpha power scales with WM load. On the one hand, a prevalent theory links alpha oscillations to the protection of WM representations by the endogenous modulation of distracting input (Bonnefond & Jensen, 2012; Jensen & Mazaheri, 2010). On the other hand, a different view relates alpha oscillations to increasing WM load internal demands (Bollimunta, Chen, Schroeder, & Ding, 2008; Palva & Palva, 2007; van Diepen & Mazaheri, 2017). Under either view, we should have expected an alpha modulation related to the different attentional demands imposed by the expected probe contrast, either reflecting lower internal processing of WM representations when maintenance was disturbed or reflecting the modulation of visual expectations. In a previous experiment, in which we manipulated the contrast of the retro-cue, we also failed to find alpha modulation upon the expectance of a low contrast stimuli during WM maintenance (Macedo-Pascual, 2022). As in that experiment, the block design could have impacted results due to the lack of variability of expectations within the block. Another possible explanation is that, although behavioral differences in memory performance between the two contrasts in the neutral retro-cue condition were significant, differences in visual assignment resources were not large enough to be detected in the EEG activity.

In sum, this study investigated whether it is possible to prioritize a lateralized WM representation while perceptual attention is needed in an external spatial location. Behavioral results showed an attentional trade-off between visual and WM selection, suggesting, in our view, that the selection of a WM representation could be accomplished through perceptual attentional mechanisms.

5. Discusión general

El objetivo de la presente tesis era el de continuar arrojando luz sobre el papel de las oscilaciones neuronales en la banda de alfa en el mantenimiento de información en la MO y en la percepción, así como discernir y disociar los procesos cognitivos asociados. Mientras que algunas teorías abogan por un papel de la actividad de alfa como un mecanismo de inhibición funcional, son múltiples las evidencias alternativas que se ofrecen. Por otro lado, dada la estrecha relación entre los procesos atencionales, la MO y la percepción, era interesante comprobar hasta qué punto comparten mecanismos. Por ejemplo, el debate sobre el efecto de las demandas de atención visual en el mantenimiento de información en la MO está todavía abierto y, según el paradigma aplicado, se observan unos efectos u otros.

En el primer estudio hemos analizado la función del aumento de alfa durante el periodo de retención en la MO. Así, hemos intentado comprobar si esta modulación podía ser revertida con el fin de facilitar la percepción de un estímulo de bajo contraste durante el periodo de retención. Esto fue realizado a través de la aplicación de un paradigma de retroclaves en el que los participantes tenían que memorizar la orientación de cuatro rectángulos. Tras la aparición de los estímulos a memorizar aparecía una retroclave que, o bien podía informar sobre cuál de los anteriores rectángulos se iba a preguntar, o bien podía no ser informativa. Lo relevante de este paradigma es que en algunos bloques de ensayos la clave era de bajo contraste, dificultando su percepción, y en otros bloques era de un contraste claramente perceptible. Si la función de la sincronización de alfa fuera la de controlar la entrada de información sensorial previniendo la interferencia o facilitando la entrada de información relevante esperaríamos que, antes de la aparición de la retroclave, se produjera una mayor desincronización de alfa en los bloques de bajo contraste. A pesar de que la actividad de alfa puede ser regulada en base a nuestras metas, lo que observamos en este primer experimento es que no existía ninguna modulación durante el periodo previo a la retroclave en función del contraste de esta, por lo que interpretamos que la actividad de alfa sería más bien un reflejo de las demandas de procesamiento interno. También observamos una mayor reducción bilateral de alfa tras la retroclave para los ensayos con clave de alto contraste. A nivel comportamental observamos un efecto de mejora gracias a las retroclaves informativas comparado con las no informativas en ambos niveles de contraste. El rendimiento de memoria era mejor tras la retroclave informativa de alto contraste que tras la de bajo contraste y, a pesar de ello, la magnitud de la lateralización de

alfa era equivalente para ambos bloques de visibilidad. En resumen, proponemos que la actividad de alfa durante el periodo de retención en la MO sería un índice de los recursos atencionales dedicados a las representaciones en este espacio.

Dado que las retroclaves dirigen la atención de forma endógena hacia las representaciones en la MO, en un segundo estudio nos preguntamos si este proceso se vería influido ante las demandas de atención visual al espacio perceptivo. La evidencia al respecto es diversa y, por ello, es una cuestión aún por resolver. En este trabajo recurrimos de nuevo a un paradigma similar al mencionado en el estudio anterior, con la diferencia de que añadimos además una tarea de detección visual simple. En este caso, las retroclaves eran siempre claramente visibles y, al igual que en el primer experimento, podían ser informativas o no informativas. Las demandas de atención visual se regulaban modificando la visibilidad del estímulo a detectar en la prueba perceptiva, que era un número en el centro de la pantalla y que podía ser de bajo o alto contraste en función del bloque de ensayos. El estímulo se presentaba centralmente y de forma temporalmente aleatoria tras la aparición de la retroclave y antes de la prueba de memoria, esperando de esta manera provocar una competición por los recursos atencionales. En este segundo experimento, por tanto, partimos de la hipótesis de que el foco atencional depende de un recurso a compartir entre ambos espacios, el perceptivo y el representacional, por lo que habrá una interacción entre ambos en el rendimiento. Lo que encontramos en este trabajo es que, una vez que se dirigía el foco atencional hacia la MO tras una retroclave informativa, la detección del estímulo de bajo contraste era peor a cuando la retroclave no era informativa. Esto mostraría los costes relocalizar el foco atencional. En cuanto a la tarea de memoria, cuando la carga era mayor (i.e., tras una retroclave no informativa), el rendimiento era peor en los bloques de bajo contraste que en los de alto contraste, ya que se excedería la capacidad de los recursos atencionales con las demandas de atención visual y se retendrían con menor fidelidad los estímulos en la MO. Tras retroclaves informativas no había diferencias en MO entre bloques de contraste, ya que este tipo de claves haría entrar al estímulo en un estado privilegiado y, a su vez, se reduciría la carga de memoria. En cuanto a la modulación en la actividad de alfa no vimos una interacción entre tipo de clave y contraste del estímulo, ya que simplemente observamos mayor desincronización tras claves informativas independientemente del contraste. Esta mayor desincronización podría ser un correlato de una menor carga de memoria.

5.1. Papel de alfa en el mantenimiento de información en la MO y relación con las expectativas

De acuerdo con algunos autores, la modulación de alfa observada durante el periodo de retención en la MO está relacionada con la inhibición de determinadas áreas irrelevantes para una tarea con el fin de evitar, por ejemplo, la interferencia de información perceptiva no relevante en ese periodo (Bonfond & Jensen, 2012). Es decir, un aumento en la sincronización de alfa provocaría una disminución en los niveles de excitabilidad de áreas concretas de la corteza. A nivel perceptivo, es consistente la evidencia que muestra que los sistemas sensoriales se basan en las oscilaciones neuronales para realizar un muestreo rítmico de los diferentes estímulos presentes en el entorno, adaptándose de forma flexible (Haegens & Zion Golumbic, 2018). La modulación en la sincronización de alfa puede venir dada por mecanismos arriba-abajo como los relacionados con la atención selectiva. Aunque se observe en múltiples ocasiones y de forma paralela una desincronización en la banda de alfa contralateral al *locus* atencional y una sincronización ipsilateral, es relevante mencionar que esta modulación puede estar generada por dos regiones cerebrales distintas y contar con papeles diferentes (Capilla et al., 2014). Por el contrario, el papel de la sincronización y desincronización de alfa según las teorías de *Gating by Inhibition* (Bonfond & Jensen, 2012) sería el de inhibir y facilitar, respectivamente, la entrada de información sensorial. Partiendo de estas hipótesis podríamos esperar una mayor desincronización de alfa para percibir la retroclave de bajo contraste en el primer estudio y, sin embargo, esta modulación no se dio durante el periodo de retención. A pesar de que se manipulaba la expectativa de aparición de una clave de alto o bajo contraste, las demandas mnémicas se mantuvieron constantes, por lo que esta ausencia de modulación en la actividad de alfa simplemente podría representar una equidad en las demandas de procesamiento internas por parte de las representaciones mantenidas en la MO. Si las oscilaciones de alfa reflejan las demandas de procesamiento, ante la equivalencia de carga mnémica durante el periodo de retención se esperaría que no se diera una modulación en la actividad oscilatoria. En el segundo estudio, aunque el objetivo no era estudiar el papel de alfa en el mantenimiento durante el periodo de retención, observamos una mayor desincronización tras claves informativas, lo cual podía reflejar la menor carga de memoria tras esta clave.

5.1.1. Expectativas y modulación de alfa

A pesar de que hay consenso en que los procesos de atención visual pueden mejorar el rendimiento en tareas de detección perceptiva con estímulos de bajo contraste (Carrasco, 2011), sigue habiendo debate sobre el mecanismo por el cual intervendría alfa cuando se establecen diferentes tipos de expectativas sobre la aparición de un estímulo, ya sean espaciales (Wildegger et al., 2017) o temporales (Rohenkohl & Nobre, 2011). Por ejemplo, Rohenkohl y Nobre (2011) hallaron que, cuando los participantes podían anticipar la aparición de un estímulo debido a que este mantenía ciertos patrones temporales, se modulaba la actividad de alfa acorde a esta expectativa. En su experimento, el estímulo perceptivo aparecía y se desplazaba para posteriormente ocultarse detrás de una banda vertical y, tras un breve periodo de tiempo, volver a aparecer, momento en el cual los participantes debían dar su respuesta. Cuando el movimiento del estímulo se daba de forma regular y los participantes podían predecir cuándo este volvería a aparecer, la desincronización de alfa alcanzaba su pico máximo justo antes de la aparición del estímulo perceptivo. Investigando otro tipo de expectativas, Mayer, Schwiedrzik, Wibrál, Singer y Melloni (2016) aportaron evidencia sobre que el papel de las oscilaciones de alfa en la percepción es diverso, pudiendo integrar las expectativas previas a la aparición del estímulo con la evidencia sensorial presentada. En este trabajo, Mayer y sus colaboradores (2016) presentaban una letra a detectar que, en primer lugar, iba aumentando su visibilidad ensayo a ensayo hasta alcanzar un grado alto de detectabilidad para, en segundo lugar, ir reduciendo su visibilidad en los mismos pasos que en los ensayos ascendentes. Por tanto, en los ensayos descendentes los participantes ya tenían expectativas sobre la identidad del estímulo que se iba a presentar, ya que este era el mismo en cada serie ascendente y descendente de ensayos. Lo relevante del estudio de Mayer y sus colaboradores (2016) es que, en los ensayos en los que se compartía la evidencia sensorial, las expectativas sobre la identidad del estímulo no sólo reducían el umbral psicofísico de detección, sino que iban de la mano de un aumento en la sincronización de alfa pre-estímulo.

Esta diversidad en el papel de alfa va de la mano de otros estudios como el de Di Gregorio y sus colaboradores (2022), en el que asociaban la desincronización post-estímulo en una tarea perceptiva con habilidades metacognitivas. En un reciente estudio, Tarasi, di Pellegrino y Romei (2022) han hallado asociaciones entre los cambios en el criterio de respuesta, guiados por la expectativa, y el nivel de alfa pre-estímulo. En este sentido, una mayor expectativa de aparición de un estímulo propiciaba un criterio más liberal de respuesta, asociado este a una reducción en la amplitud en la banda de alfa. Por el contrario, Tarasi y sus colaboradores (2022) hallaron que una reducción de las expectativas iba de la

mano de un criterio más conservador y mayor amplitud de alfa, todo ello sin afectar a la sensibilidad medida mediante d' . Por otra parte, autores como Zhou, Iemi, Schoffelen, de Lange y Haegens (2021) han encontrado, al igual que en nuestro trabajo, modulaciones comportamentales en función de la expectativa de aparición de un estímulo sin hallar diferencias entre la actividad de alfa antes de este. Cabe mencionar que una de las principales diferencias entre nuestro estudio y otros que analizan la modulación de alfa según la expectativa es que, en estos últimos, muchas veces se compara una condición en la que se presenta una clave informativa frente a una en la que no se presenta nada. En nuestro caso, la innovación viene dada por el hecho de que la retroclave siempre se presenta y lo que se manipula es la expectativa de su visibilidad. Es por ello por lo que, a pesar de que la evidencia sobre el papel de la actividad de alfa según las expectativas se va ampliando, todavía queda mucho trabajo por hacer para concretar los mecanismos concretos implicados en cada situación y paradigma. En cuanto al segundo estudio, creemos que la mayor desincronización tras claves informativas frente a no informativas tampoco tiene relación con la expectativa o anticipación del estímulo perceptivo, ya que, además de que la detección es peor tras claves informativas, esta modulación de la actividad de alfa no interacciona con el contraste de la prueba perceptiva.

5.1.1 Procesamiento atencional y modulación de alfa

La desincronización en la banda de alfa durante el periodo de retención en una tarea de MO reflejaría la asignación de procesos atencionales y de mantenimiento activo de las representaciones (Proskovec, Wiesman, Heinrichs-Graham, & Wilson, 2018). En un estudio en el que las demandas visuales se mantenían constantes, Erickson, Smith, Albrecht y Silverstein (2019) hallaron una modulación de alfa relacionada con la capacidad de memoria únicamente en la condición en la que pedían a los participantes que recordaran los estímulos presentados, frente a otra en la que debían hacer una búsqueda visual pero no se les ordenaba recordar los estímulos y una última en la que solo debían mirar de forma pasiva el *set* de memoria. Además, la desincronización de alfa era significativamente mayor en la condición en la que tenían que recordar los estímulos, por lo que Erickson y sus colaboradores (2019) proponen que esto es una prueba de que gran parte de la desincronización en la banda de alfa en estos casos se debería a la formación de memorias, el mantenimiento o alguna otra clase de subprocessos frente a aquellos relacionados con la vía de entrada sensorial, como proponen las teorías de *Gating by Inhibition* (Jensen & Mazaheri, 2010). Además, el papel de alfa durante la codificación y durante la retención

podría ser diferente y servir a funciones disociadas. Wianda y Ross (2019) hallaron que la desincronización de alfa durante el periodo de codificación se situaba en torno a los 10 Hz, mientras que la sincronización posterior durante el periodo de retención lo hacía alrededor de los 12 Hz. Además, Wianda y Ross (2019) observaron que la desincronización de alfa durante la codificación iba seguida por un rebote, es decir, una sincronización momentánea, que aumentaba en magnitud según se iba incrementando la carga de memoria. Estos hallazgos van de la mano con la modulación observada por Poch y sus colaboradores (2018), quienes mostraron un aumento en la sincronización de alfa en los ensayos con más carga de memoria. En un estudio en el que Mapelli y Özkurt (2019) analizaban el papel que tenía la actividad alfa durante el periodo de retención en la comisión de errores subsecuentes en una tarea de MO, estos autores hallaron una mayor desincronización en las bandas de alfa y beta previa a los aciertos respecto a los fallos en electrodos parietoccipitales. Estos autores argumentan que la mayor sincronización de alfa antes de cometer errores reflejaría una ineficiente distribución de recursos dedicados al mantenimiento en la MO (Mapelli & Özkurt, 2019). El empeoramiento en la fidelidad de las representaciones de MO conforme aumenta la carga de MO y transcurre el periodo de retención también ha sido relacionada con la modulación en la amplitud de alfa, que se asociaría a la asignación de recursos atencionales (Li & Noguchi, 2022). En el caso de nuestro primer estudio, al mantener constantes las demandas mnémicas no veríamos una modificación en la amplitud de la actividad de alfa. En el caso del segundo estudio, observamos una mayor desincronización de alfa tras retroclaves informativas, lo cual podría estar asociado a la menor carga de memoria consecuente. Sin embargo, no hallamos una modulación de la actividad mediada por las demandas de procesamiento interno cuando el mantenimiento de MO se veía perjudicado en los ensayos con claves neutrales y estímulos perceptivos de bajo contraste frente a aquellos con la misma clave, pero estímulos de alto contraste.

Los estudios de conectividad aportan argumentos sobre el papel disociado de alfa a lo largo de diferentes regiones cerebrales. Por ejemplo, la evidencia se acumula a favor de que la función de alfa no sería de favorecer los procesos denominados como de *gain control* en las cortezas visuales primarias, sino que intervendría en aquellos atencionales (Gundlach, Moratti, Forschack, & Müller, 2020; Peylo, Hilla, & Sauseng, 2021; Zhigalov & Jensen, 2020). Los procesos de *gain control* harían referencia a aquellos que permiten al propio sistema sensorial adaptarse para detectar mejor el estímulo. Por el contrario, la modulación de alfa podría facilitar procesos atencionales trabajando a lo largo de áreas no sensoriales como la corteza prefrontal y la corteza parietal posterior (Peylo et al., 2021). En relación con un papel activo de alfa en el procesamiento, Lobier, Palva y Palva (2018) hallaron efectos disociados del papel de alfa en función de si analizaban las oscilaciones a

nivel local o de si estudiaban la sincronización entre diferentes áreas. Mientras que mostraban la típica desincronización de alfa asociada a la orientación de la atención visual y, además, una lateralización en la conectividad entre áreas visuales en la parte de la banda alta de alfa en función de la localización de la atención, los resultados eran diferentes cuando estudiaban la conectividad entre áreas frontoparietales y visuales. En concreto, Lobier y sus colaboradores (2018) hallaron que la conectividad y la lateralización entre áreas atencionales frontoparietales y de la red por defecto y visuales no dependían de la dirección de la atención y estarían más relacionadas con procesos relacionados con la aplicación de mecanismos atencionales. En el trabajo anteriormente mencionado realizado por Wianda y Ros (2019), se halló una correlación entre el aumento de la sincronización en la parte alta de la banda de alfa (i.e., alrededor de 12 Hz) y la conectividad entre áreas frontotemporales y occipitales. En contraposición, Samiei, Delrobaei y Khadem (2022) compararon en un estudio reciente los cambios en conectividad al aumentar la carga de MO usando una tarea de *n-back*. En los ensayos con carga de MO, en comparación a los que no tenían carga, se halló una reducción en la conectividad funcional en la banda de alfa a lo largo de áreas frontoparietales. Por otra parte, el aumento en la carga de MO no moduló la conectividad en la banda de alfa sino que lo hizo en la banda de gamma (Samiei et al., 2022). Respecto a regiones concretas, a pesar de que algunos modelos atribuyen a la corteza prefrontal un papel indispensable en el funcionamiento de la MO, un estudio con pacientes con lesiones en esta región mostró que sería únicamente uno de los subsistemas implicados ya que, a pesar de ver afectado su rendimiento, los pacientes podían seguir llevando a cabo la tarea asignada (Johnson et al., 2017). En este estudio por parte de Johnson y sus colaboradores (2017) se aportó evidencia sobre el hecho de que existiría una interacción bidireccional entre los mecanismos oscilatorios parietooccipitales y prefrontales, siendo ambos dissociables y pudiendo actuar de forma paralela en los procesos relacionados con la MO.

Resumiendo, el contenido de esta sección, podríamos decir que hay un hueco explicativo en la interacción entre los mecanismos encargados de la retención en la MO y aquellos que se utilizan para facilitar el procesamiento de estímulos perceptivos, todo esto a pesar de que, como hemos visto y desarrollaremos a continuación, sí que existe una interacción entre los procesos de selección dentro del espacio perceptivo y representacional. Observamos diferencias comportamentales, pero no en los correlatos neurales. Por tanto, proponemos que uno de los papeles de la actividad de alfa durante el periodo de mantenimiento o retención en la MO estaría relacionado con el procesamiento de estas representaciones más que con el control de la vía de entrada sensorial.

5.2. Atención selectiva y lateralización de alfa

5.2.1. Efecto de la retroclave en memoria y detección

De acuerdo con los correlatos neurales hallados en ambos estudios, se ha confirmado la localización de la atención hacia los contenidos de la MO mediante las retroclaves. En ambos trabajos se ha hallado una lateralización de alfa, es decir, una desincronización en electrodos del hemisferio contralateral al hemicampo señalado por la retroclave, lo cual, como se ha mencionado, es un correlato extendido y consensuado de la dirección de la atención (Capilla et al., 2014; Poch, Capilla, et al., 2017; Poch et al., 2018; Thut et al., 2006; Worden, Foxe, Wang, & Simpson, 2000). La lateralización de alfa es un mecanismo oscilatorio asociado a la orientación de la atención de forma endógena tras la aparición de retroclaves. Además, las oscilaciones en la banda de alfa pueden ser usadas para seguir la localización del foco de atención (Woodman et al., 2021). En el primer estudio se observó una lateralización de alfa y, por tanto, una dirección de la atención hacia una posición espacial independientemente del contraste de la retroclave espacial y, en el segundo estudio, esta lateralización se dio del mismo modo independientemente de si tras ella tenían que percibir un estímulo de alto o bajo contraste. Además, a pesar de que en el primer estudio la ventana temporal en la que veíamos el efecto principal de lateralización era más amplia que en el segundo estudio, esta no se mantenía durante todo el periodo de retención, repitiendo el hallazgos de otros trabajos (Macedo-Pascual et al., 2019; Myers, Walther, Wallis, Stokes, & Nobre, 2015; Poch, Capilla, et al., 2017; Poch et al., 2018). Los presentes resultados van de la mano de las teorías que afirman que la priorización en la MO no necesitaría de atención sostenida para un mantenimiento privilegiado (Hollingworth & Maxcey-Richard, 2013; Rerko et al., 2014). Evidencia adicional de que existe un mecanismo atencional común, mediado por procesos oscilatorios y encargado del foco atencional tanto al espacio perceptivo como al representacional, viene por parte de un estudio de van Moorselaar y sus colaboradores (2018), en el que observaron que la actividad de alfa reflejaba el contenido de una localización espacial en la MO hasta que tenía lugar otra tarea visual. Era en ese momento cuando la actividad de alfa pasaba a reflejar la dirección del foco atencional hacia el espacio perceptivo. Por otra parte, teniendo en cuenta los resultados del primer estudio, podríamos afirmar que la lateralización de alfa guardaría más relación con un mecanismo general de orientación de la atención que con la intensidad del estímulo (Antonov et al., 2020; Macedo-Pascual et al., 2019; Noonan et al., 2016; Poch, Capilla, et al., 2017; Poch et al., 2018; Vissers et al., 2016).

La retroclave permitiría reducir la carga de MO y dotar al estímulo señalado de un estado privilegiado. A nivel comportamental, en el primer estudio hallamos que las retroclaves espaciales provocaban un aumento en el rendimiento de MO al comparar con los ensayos con claves neutrales. Esta mejora, aunque seguía existiendo, era menor cuando la retroclave espacial era de bajo contraste en comparación a cuando era de alto contraste. A nivel de las oscilaciones neurales, las retroclaves espaciales provocaban una mayor desincronización bilateral en la banda de alfa en comparación con las neutrales, sin ser este efecto modulado por el contraste de la clave. Las retroclaves espaciales también provocaron la típica lateralización de alfa y tampoco fue modulada por el contraste. En el segundo estudio, observamos que la retroclave espacial promovía al estímulo señalado a un estado privilegiado y liberaría recursos atencionales para su mantenimiento, ya que el efecto de retroclave en la memoria era el mismo independientemente de si después el participante debía detectar un estímulo de bajo contraste o de alto contraste. Cuando esta señalización no sucedía y la retroclave era neutral, la capacidad atencional para el mantenimiento se excedía si los participantes debían detectar un estímulo de bajo contraste, empeorando el rendimiento de MO. A nivel de oscilaciones observamos, al igual que en el estudio anterior, una desincronización mayor de alfa tras retroclaves espaciales que neutrales. En resumen, las retroclaves espaciales provocaron la mejora esperada en cuanto a rendimiento de MO (Griffin & Nobre, 2003; Landman et al., 2003; Macedo-Pascual et al., 2019; Poch et al., 2014, 2018; Poch, Capilla, et al., 2017; Souza & Oberauer, 2016; Souza et al., 2016) y, aunque no sea necesaria la atención sostenida para el mantenimiento de los estímulos privilegiados en la MO (Rerko et al., 2014), existía una competición al haber demandas atencionales en el espacio perceptivo y en el representacional, que en este caso se vio reflejada en el rendimiento de la tarea perceptiva.

La hipótesis que propusimos en el segundo estudio es que la atención selectiva hacia las representaciones en la MO y hacia el espacio perceptivo compartirían un mismo *pool* de recursos y que, por tanto, deberíamos observar una interacción cuando se dirige la atención hacia la MO y, a su vez, se establecen demandas visuales. Como hemos expuesto anteriormente, la evidencia al respecto no es concluyente. Es relevante recordar que el estímulo perceptivo se presentaba de forma aleatoria en cualquier momento del periodo, que iba desde la clave hasta que aparecía el *probe*, por lo que los participantes no podían realizar expectativas temporales. Según la teoría de carga (Konstantinou et al., 2012; Lavie et al., 2014) deberíamos haber hallado una peor detección de los estímulos de bajo contraste en los ensayos con clave neutral, ya que la carga era más alta que en los ensayos con clave espacial. Por el contrario, la detección fue peor en los ensayos de bajo contraste precedidos por la retroclave espacial. Tanto los resultados mencionados en la prueba de detección

como los de MO parecen apoyar la idea de que los mecanismos implicados tanto en la realización de una tarea perceptiva como en el mantenimiento en la MO compartirían procesos atencionales (Kiyonaga et al., 2017; Williams et al., 2013). Como se ha mencionado anteriormente, el tiempo necesario para que la retroclave provoque su efecto se situaría entre 300 y 600 ms (Schneider et al., 2016; Souza & Oberauer, 2016; Souza et al., 2014, 2016; Tanoue & Berryhill, 2012; van Moorselaar et al., 2015) por lo que, presumiblemente, si el estímulo apareciera en ese periodo de tiempo sería probable que el sistema atencional fuera incapaz de contar con los recursos atencionales necesarios para facilitar el procesamiento perceptivo. Una vez transcurrido este periodo habría que añadir el coste temporal de focalizar la atención hacia el espacio perceptivo, por lo que no es sorprendente que los participantes detectaran peor el estímulo en esta condición. El coste temporal de mover el foco atencional entre representaciones de la MO fue mostrado por Rerko y sus colaboradores (2014), por lo que podría esperarse que también suceda cuando se desplaza del espacio representacional al perceptivo. Sin embargo, tras la retroclave neutral todo este proceso no tendría que llevarse a cabo y el participante dedicaría los recursos atencionales disponibles a la detección del estímulo perceptivo. Por ello, que no se vea modulado el efecto de retroclave en la MO tras la clave espacial pero este proceso tenga costes en la detección del estímulo perceptivo apoya las teorías de que la selección de estímulos en la MO requiere de mecanismos de atención visual.

El hecho de que la detección del estímulo tras la clave neutral no se vea perjudicado mientras que sí lo hace el rendimiento de la MO también podría ser debido a un efecto de recencia dirigido abajo-arriba, en el que el último estímulo en entrar dentro del foco de atención sobrescribiría parte de las representaciones de la MO (Vergauwe & Langerock, 2017). En un trabajo reciente y con objetivos similares a nuestro segundo estudio, Gao y sus colaboradores (2022) hallaron que, tras la presentación de una retroclave, cuando los participantes tenían que desplazar la atención a un objeto con el fin de realizar una tarea perceptiva se producía un desplazamiento del foco atencional. Al igual que en nuestro segundo estudio, este desplazamiento no afectaba al rendimiento de la MO de los estímulos señalados por la retroclave. Sin embargo, Gao y sus colaboradores (2022) aportaron pruebas de que sucedía este cambio en el foco atencional a través del coste en los tiempos de reacción de la tarea de MO. No obstante, la prueba perceptiva se presentaba de manera regular y en este trabajo no exploraron los costes de haber dirigido previamente el foco atencional hacia la MO. En nuestro primer estudio, es posible que presentar las retroclaves de bajo contraste con regularidad temporal permitiera al participante hacer un uso más eficiente de los recursos. Es por ello por lo que no observaríamos diferencias en el rendimiento de MO en los ensayos con claves neutrales en función del contraste de esta. La

diferencia en función del contraste de la clave tras retroclaves espaciales vendría dada porque esta sería detectada en un menor número de ensayos en los bloques de bajo contraste, por lo que los participantes se verían beneficiados de sus efectos en menos ocasiones.

5.2.2 Diferentes estados en la Memoria Operativa

Volviendo a los resultados de MO, la principal diferencia en el mantenimiento de los estímulos tras las retroclaves espaciales y neutrales es que su estado representacional sería diferente. El estímulo señalado por la retroclave espacial estaría almacenado en un estado activo tras la asignación del foco de atención, mientras que aquellos que, tras una clave neutral, no sean privilegiados, se mantendrían disponibles pero no con un estado representacional activo (Lewis-Peacock, Drysdale, Oberauer, & Postle, 2012; Muhle-Karbe, Myers, & Stokes, 2021). La presentación de la retroclave espacial desencadenaría una serie de procesos que protegerían al estímulo almacenado de la posible interferencia (Heuer & Schubö, 2016b; Lorenc et al., 2021; Makovski & Pertzov, 2015; Poch et al., 2014). Este estado representacional privilegiado impediría que un aumento de las demandas atencionales visuales, cuando el participante en el segundo estudio tenía que detectar un estímulo de bajo contraste, le afectaran en el mantenimiento. Además, tras la presentación de una clave espacial se pasa de cuatro estímulos potencialmente relevantes a uno, por lo que se liberarían recursos atencionales. En estudios de neuroimagen que analizan a través de análisis multivariados el contenido de la MO se ha observado que, cuando se desplaza la atención fuera del contenido del foco de atención, la actividad relacionada con este vuelve a los niveles de la línea base sin afectar al rendimiento posterior en la memoria (Lewis-Peacock et al., 2012). Por ello hipotetizamos que el mantenimiento del estímulo señalado por la retroclave espacial se da a través de mecanismos que no incluyen los de la atención sostenida (Hollingworth & Maxcey-Richard, 2013; Myers et al., 2017). Sin embargo, el hecho de que el rendimiento en la MO empeore en ensayos con retroclaves neutrales cuando tienen que detectar un estímulo de bajo contraste ejemplifica el desenganche de la vía atencional hacia los estímulos mantenidos. Los cuatro estímulos a mantener se aproximarían o incluso superarían la capacidad del participante (Cowan et al., 2012). Así, al aumentar las demandas de atención visual en los bloques de bajo contraste, frente a los de alto contraste el participante vería sobrepasados sus recursos atencionales por lo que, al tener que realizar la tarea de detección, decaerá la calidad de las representaciones en la MO.

Los resultados en la tarea de memoria del segundo estudio podrían ser debidos, por ejemplo, a que el proceso de *refreshing*, dependiente de la atención central (Souza & Oberauer, 2017) y análogo al desplazamiento del foco atencional, no podría llevar a cabo las iteraciones necesarias para mantener las representaciones con la misma fidelidad que en los ensayos en los que las demandas visuales son más bajas (Camos et al., 2018; Myers et al., 2017). Esta analogía con el foco atencional podría llevar a la hipótesis de que el mismo foco atencional encargado de este proceso sería el asignado a la detección en el espacio perceptivo. Alternativamente, se ha observado que el rendimiento en tareas de MO visoespacial se ve reducido cuando una tarea secundaria implica el desplazamiento de la atención espacial hacia localizaciones en el espacio perceptivo (Awh, Jonides, & Reuter-Lorenz, 1998; Van der Stigchel, Merten, Meeter, & Theeuwes, 2007), por lo que se ha propuesto que el mantenimiento en la MO podría venir dado por un mecanismo recurrente a través de la atención espacial. Por tanto, los resultados del segundo estudio acompañarían a esta línea de evidencia. Esto es debido a que, cuando se previene esta focalización de la atención espacial aumentando las demandas atencionales para detectar los estímulos de bajo contraste, se reduce el rendimiento en la MO en ensayos con retroclaves neutrales. Cabe añadir que además de que no pudieran establecer expectativas temporales sobre la aparición del estímulo perceptivo, también se impedía la dirección de la atención encubierta hacia las localizaciones donde habían aparecido los estímulos de la tarea de MO, lo cual no sucede en otros estudios. Por otro lado, según las teorías de recursos atencionales flexibles, el hecho de tener que repartirlos entre más procesos y/o estímulos haría que la eficacia en el mantenimiento de estos se degradara según aumentan los procesos asignados (Ma et al., 2014). Además, según la teoría de los *slots*, si el almacenamiento fuera una cuestión de todo o nada y se alcanzara el límite de capacidad, el hecho de aplicar demandas atencionales haría que se tengan que retirar los recursos de alguno de los estímulos almacenados (Cowan et al., 2012). Es por ello que podríamos afirmar que los resultados obtenidos albergan una interpretación razonable bajo diferentes aproximaciones teóricas en relación a la atención selectiva y el mantenimiento de representaciones en la MO.

5.2.3 Lateralización de alfa y facilitación o supresión del procesamiento

Según las teorías de la inhibición funcional (Bonnefond & Jensen, 2012; Jensen & Mazaheri, 2010), el aumento ipsilateral de alfa suprimiría el procesamiento de información localizada en el hemisferio irrelevante, mientras que la reducción contralateral favorecería el procesamiento de la información en el hemisferio relevante. Nuestra propuesta es que

la lateralización de alfa es un mecanismo general de orientación de la atención. Según otros autores, de acuerdo con la evidencia disponible hasta el momento podríamos afirmar que, más que encargarse de la inhibición de distractores, la actividad de alfa facilitaría el procesamiento de las señales relevantes dentro del sistema (Foster & Awh, 2019). En el primer estudio encontramos diferencias en el rendimiento de MO tras retroclaves espaciales en función del contraste de la clave, lo cual no correlacionaba con cambios en la magnitud de la lateralización de alfa. Es decir, la magnitud de lateralización de alfa no se moduló en función de las características físicas de la clave. En este aspecto, Mössing y Busch (2020) hallaron que la lateralización de alfa era un factor capaz de predecir estadísticamente el hemisferio donde se había presentado el estímulo señalado por una retroclave endógena. Sin embargo, estos autores tampoco hallaron una correlación entre el beneficio de MO causado por la retroclave y la magnitud de la lateralización. Mössing y Busch (2020) coinciden con nuestra propuesta en que la lateralización de alfa reflejaría un correlato de la dirección de la atención, pero no estaría causalmente implicada ni en la facilitación del procesamiento ni en la supresión. En un sentido similar, Günseli y sus colaboradores (2019) estudiaron el papel de la desincronización contralateral de alfa en un paradigma de retroclaves en el que estas en algunas ocasiones tenían alta validez y en otras no tanta, siendo poco fiables. Estos autores hallaron que la lateralización de alfa tras la retroclave se daba justo después de la aparición de su aparición, independientemente de su validez, pero desaparecía cuando era poco fiable. No obstante, no existía una correlación entre el grado de lateralización de alfa y el rendimiento de MO. Por otra parte, Günseli y sus colaboradores (2019) sí que hallaron correlaciones entre la magnitud de la *Contralateral Delay Activity* (CDA) y tanto la fiabilidad de la clave como el rendimiento de MO, por lo que concluyen que, mientras que la CDA sí podría estar asociada al mantenimiento en la MO, la lateralización de alfa sería un correlato de la localización de la atención. En otro estudio previamente mencionado, Antonov y sus colaboradores (2020) hallaron que el incremento en la amplitud de alfa no se refleja en la supresión de los estímulos irrelevantes y, de hecho, la modulación en el procesamiento de los estímulos no iba asociada ni precedida por una desincronización o sincronización diferencial en la banda de alfa. Estos autores proponen, en conjunto con el resto de evidencia hasta el momento, que la modulación en la actividad de alfa sería una consecuencia de los procesos atencionales en vez de ser su causa.

Por otra parte, en lo que sí parece haber más consenso es en que los posibles procesos encargados de suprimir información irrelevante y aquellos de facilitación de lo relevante partirían de mecanismos de alfa independientes entre sí (Noonan et al., 2016; Schneider, Göddertz, Haase, Hickey, & Wascher, 2019; Schneider, Herbst, Klatt, & Wöstmann, 2021; van Moorselaar & Slagter, 2020; Wöstmann, Alavash, & Obleser, 2019).

De hecho, dentro de los propios procesos de inhibición de distractores se abarca tanto aquellos que realizarían una supresión activa como aquellos que impiden el procesamiento de forma pasiva, pudiendo contar cada uno con sus propios mecanismos neurales (Chelazzi, Marini, Pascucci, & Turatto, 2019). Estos hechos, sumados a la evidencia de que el papel de la modulación de la amplitud de alfa no parece ir dirigido a aumentar la sensibilidad al contraste en áreas visuales primarias (Di Gregorio et al., 2022; Gundlach et al., 2020; Iemi et al., 2017; Limbach & Corballis, 2016; Peylo et al., 2021; Samaha et al., 2020; Zhigalov & Jensen, 2020), hacen difícil sostener que el papel de la lateralización sea el de prevenir la entrada de información a través de la inhibición de áreas sensoriales, como proponen las teorías de la inhibición funcional.

5.3. Limitaciones

De acuerdo con los resultados obtenidos, en ambos estudios los participantes no parecían priorizar un proceso o tarea sobre el otro. Podría afirmarse que en el primer estudio los participantes no dedicaron recursos adicionales a percibir la clave de bajo contraste y decidieron priorizar el mantenimiento en la MO, por lo que esto explicaría la ausencia de modulación en función del contraste. Sin embargo, el efecto de retroclave se dio en ambas condiciones de contraste y, a su vez, no hubo diferencias entre los ensayos con retroclave neutral en función de la visibilidad de esta. Es decir, los participantes hacían uso de las retroclaves para la consecución de la tarea, por lo que llevar a cabo esta estrategia sería incompatible con priorizar el mantenimiento frente a la percepción de la clave. Por otra parte, el hecho de que se observen diferencias comportamentales en función del contraste tras retroclaves informativas, pero no haya las mismas diferencias en la lateralización de alfa, podría venir dado porque estas últimas, a pesar de existir, no sean lo suficientemente potentes como para ser detectadas por la señal de EEG. Una alternativa a la ausencia de modulación en la actividad de alfa podría venir dada por el diseño de bloques de la tarea. Este tipo de diseño podría ser el causante de la ausencia de variabilidad en la expectación dentro de cada tipo de bloques.

En la segunda tarea, también podría achacarse la ausencia de modulación al diseño de bloques. Por otra parte, al igual que en el primer experimento, en este segundo también encontramos diferencias comportamentales que no van de la mano de la modulación en la actividad de alfa. Ya que el rendimiento en MO es peor tras claves no informativas en bloques de bajo contraste en comparación con bloques de alto contraste, esperaríamos en

la misma dirección una modulación en la actividad de alfa que reflejara la diferencia en la asignación de recursos a esas representaciones. Sin embargo, puede que estas diferencias a nivel de EEG sean tan pequeñas que no puedan ser detectadas.

6. Conclusiones

La actividad de alfa estaría relacionada con las demandas de procesamiento interno, siendo un índice de los recursos atencionales asignados a las representaciones. Según la evidencia en este campo, la potencia de alfa aumenta también al incrementar la asignación de atención interna. Sin embargo, la sincronización de alfa no se incrementa ni al aumentar la cantidad de distractores ni la interferencia que causan estos en tareas de MO. Una muestra de la modulación en función de las demandas atencionales internas es que, en el segundo estudio, encontramos que tras claves espaciales se reducía la potencia de alfa, reflejando una reducción en la carga de la MO.

En el primer experimento, la expectativa de diferentes contrastes no moduló alfa a pesar de la importancia de las claves para la tarea y de haber demostrado que, comportamentalmente, estas causaban un efecto beneficioso. En el segundo estudio, la actividad de alfa tampoco se modulaba en base al contraste esperado del estímulo perceptivo. Los estudios de percepción que han mostrado consenso sobre los efectos de las expectativas en la modulación de alfa se han centrado en el dominio espacial o temporal. Sin embargo, cuando se establecen otros tipos como, por ejemplo, la expectativa en la identidad de un estímulo, los resultados son diversos y puede incluso aumentar la sincronización de alfa en función de las expectativas. Viendo la ausencia de modulación que se ha dado en nuestro primer estudio, se hace necesario continuar investigando el papel de alfa en la expectativa y el por qué no se ha dado ninguna modulación en nuestra tarea. La ausencia de modulación en base al contraste en el segundo experimento, a pesar de existir diferencias comportamentales, podría venir dada porque las diferencias en ensayos con claves neutrales no eran lo suficiente amplias como para ser reflejadas en la actividad de EEG. Por otra parte, si las teorías de la inhibición funcional fueran ciertas, deberíamos haber hallado una desincronización de alfa con el objetivo de percibir mejor las retroclaves de bajo contraste en el primer estudio, pero esto no fue así.

La lateralización de alfa, en el primer estudio, se mantuvo constante a pesar de existir diferencias comportamentales tras claves espaciales en función del contraste. En el segundo estudio, a pesar de que, tras la retroclave, con el objetivo de detectar el estímulo, aumentaban las demandas atencionales hacia el espacio perceptivo, no existió tampoco una modulación en la lateralización de alfa en función del contraste. La lateralización de alfa sería un mecanismo atencional endógeno más relacionado con nuestras metas que con la intensidad del estímulo, mostrándose consistentemente como un correlato neural asociado a la dirección de la atención. En congruencia con estudios comportamentales, en el segundo

estudio hallamos que la lateralización de alfa no se producía durante todo el periodo de retención, apoyando las ideas de que el efecto de la retroclave no necesita atención sostenida para mantenerse en el tiempo.

Los resultados del segundo estudio también parecen apoyar la idea de que existiría un recurso atencional a compartir entre los espacios perceptivo y representacional, ya que vimos una interacción entre las tareas de MO y de detección perceptiva. Existía una interacción entre ambas ya que, por ejemplo, cuando la retroclave presentada era neutral, el rendimiento de MO era peor cuando se esperaba un estímulo perceptivo de bajo contraste. Es decir, al aumentar las demandas atencionales al espacio perceptivo se perjudicaba a las representaciones de la MO. Este efecto se revertía gracias a las retroclaves espaciales ya que, tras estas señalar a un estímulo, se producía un beneficio y el rendimiento era el mismo independientemente del contraste del estímulo perceptivo subsecuente. El déficit en los ensayos con claves neutrales podría venir dado por el hecho de que, según determinada evidencia, el mantenimiento en la MO se produciría a través de mecanismos de atención perceptiva, los cuales verían impedido su funcionamiento debido a las demandas de la tarea de detección visual. Esta disociación se invertía en la tarea de detección ya que, tras claves espaciales, la percepción del estímulo se reducía, mientras que esta aumentaba en los ensayos con retroclaves neutrales.

7. Conclusions

Alpha band activity would be related to internal processing demands, being an index of attentional resources devoted to WM representations. According to the evidence, alpha power is enhanced when there is an increase in internal attention. On the other hand, alpha synchronization does not increase with a higher number of distractors or when they cause higher interference on WM tasks. On the second experiment, we probe the modulation of alpha activity according to internal attentional demands by showing that, after the presentation of a spatial cue, alpha activity is attenuated, reflecting a reduction in WM load.

On the first experiment, expectance of different contrasts did not modulate alpha activity regardless of the relevance of the cue for the task and after showing that, on a behavioral level, presentation of spatial cues enhances WM performance. Neither on the second experiment was found a modulation regarding the probe contrast. Perceptual studies that have shown consensus about expectance effect on alpha modulation have mainly focused on the spatial and temporal domains. However, when another expectance domains are considered, evidence is mixed and it can also be found higher alpha activity. Thus, more research is needed to elucidate why we have not found any modulation regarding expectance of a retro cue of lower contrast on the first experiment. The finding of differences on WM performance but an absence of alpha activity modulation regarding the stimulus contrast on the second experiment could be explained by a difference on EEG magnitude that is not high enough to be detected. On the other hand, if functional inhibition theories were right, we should have found higher alpha desynchronization in order to increase the perception of the cues on the first experiment.

Alpha lateralization was constant on the first experiment despite of finding behavioral differences after spatial cues regarding their contrast. On the second experiment, neither we found a modulation on alpha lateralization even when attentional demands to the perceptual domain were higher when the contrast was lower. Thus, alpha lateralization would be an endogenous attentional mechanism more related to our goals than to the intensity of the stimulus, being shown as a consistent neural correlate of the direction of attention. We found that alpha lateralization did not last during the whole retention so, putting it together with other behavioral studies, this shows support to authors that propose that the retro cue effect does not require sustained attention.

Results on the second experiment also can show support to the idea that there would be a common pool of attentional resources to be shared between the perceptual and

representational domains, given that we found an interaction between both tasks. The tradeoff was clear given that, when the retro cue was neutral, WM performance was worse when the to-be-detected stimulus was of low contrast. That is, when attentional demands to the perceptual domain were increased, representation within WM were harmed. This effect was prevented when the WM stimulus was signaled by a spatial retro cue, causing a WM performance benefit regardless of the contrast of the perceptual probe. Decreasing of performance on neutral cue trials could have been caused by the fact that, according to some evidence, WM maintaining would take place through the same mechanisms as in perceptual attention. These mechanisms would be impeded by the demands of the visual detection task on low contrast blocks. This tradeoff would be inverted on the detection task performance given that, after spatial cues, perception of the stimulus was reduced on low contrast trials.

8. Referencias

- Adrian, E. . D., & Matthews, B. H. C. (1934). The Berger Rhythm: potential changes from the occipital lobes in man. *Brain*, *57*, 355–385.
- Alcalá-Quintana, R., & García-Pérez, M. A. (2004). The role of parametric assumptions in adaptive Bayesian estimation. *Psychological Methods*, *9*(2), 250–271. <https://doi.org/10.1037/1082-989X.9.2.250>
- Antonov, P. A., Chakravarthi, R., & Andersen, S. K. (2020). Too little, too late, and in the wrong place: Alpha band activity does not reflect an active mechanism of selective attention. *NeuroImage*, *219*(2). <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117006>
- Arnal, L. H., & Giraud, A. L. (2012). Cortical oscillations and sensory predictions. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(7), 390–398. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.05.003>
- Aru, J., Bachmann, T., Singer, W., & Melloni, L. (2012). Distilling the neural correlates of consciousness. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *36*(2), 737–746. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.12.003>
- Astle, D. E., Summerfield, J., Griffin, I., & Nobre, A. C. (2012). Orienting attention to locations in mental representations. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *74*(1), 146–162. <https://doi.org/10.3758/s13414-011-0218-3>
- Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human Memory: A Proposed System and its Control Processes. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60422-3](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60422-3)
- Awh, E., Jonides, J., & Reuter-Lorenz, P. A. (1998). Rehearsal in spatial working memory. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *24*(3), 780–790. <https://doi.org/10.1037//0096-1523.24.3.780>
- Awh, E., & Jonides, J. (2001). Overlapping mechanisms of attention and spatial working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *5*(3), 119–126. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01593-X](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01593-X)
- Awh, E., Vogel, E. K., & Oh, S. H. (2006). Interactions between attention and working memory. *Neuroscience*, *139*(1), 201–208. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.08.023>
- Baddeley, A. (1986). Working memory. New York, NY, US: Clarendon Press/Oxford University Press.
- Baddeley, A. (1992). Working memory. *Science*. US: American Assn for the Advancement of Science. <https://doi.org/10.1126/science.1736359>
- Baddeley, A. (1996). Exploring the Central Executive. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *49*(1), 5–28. <https://doi.org/10.1080/713755608>
- Baddeley, A. (2000). The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(11), 417–423. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01538-2](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01538-2)
- Baddeley, A. (2011). Working Memory: Theories, Models, and Controversies. *Annual Review of Psychology*, *63*(1), 1–29. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-120710-100422>
- Baddeley, A., & Hitch, G. (1974). Working Memory. En *Psychology of learning and motivation* (Vol. 8, pp. 47–89). Academic Press. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60452-1](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60452-1)

- Baddeley, A., Hitch, G., & Allen, R. (2020). A Multicomponent Model of Working Memory. En R. H. Logie, V. Camos, & N. Cowan (Eds.), *Working Memory: The State of the Science* (pp. 10–43). Oxford: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.003.0002>
- Balestrieri, E., Ronconi, L., & Melcher, D. (2021). Shared resources between visual attention and visual working memory are allocated through rhythmic sampling. *The European Journal of Neuroscience*. <https://doi.org/10.1111/EJN.15264>
- Barrouillet, P., & Camos, V. (2014). *Working memory: Loss and reconstruction*. Psychology Press.
- Bays, B. C., Visscher, K. M., Le Dantec, C. C., & Seitz, A. R. (2015). Alpha-band EEG activity in perceptual learning. *Journal of Vision*, *15*(10), 7. <https://doi.org/10.1167/15.10.7>
- Bays, P. M., & Husain, M. (2008). Dynamic Shifts of Limited Working Memory Resources in Human Vision. *Science*, *321*(5890), 851–854. <https://doi.org/10.1126/science.1158023>
- Benedek, M., Schickel, R. J., Jauk, E., Fink, A., & Neubauer, A. C. (2014). Alpha power increases in right parietal cortex reflects focused internal attention. *Neuropsychologia*, *56*(100), 393–400. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.02.010>
- Berger, H. (1929). Über das elektroencephalogramm des menschen. *Archiv Für Psychiatrie Und Nervenkrankheiten*, *87*(1), 527–570.
- Bollimunta, A., Chen, Y., Schroeder, C. E., & Ding, M. (2008). Neuronal mechanisms of cortical alpha oscillations in awake-behaving macaques. *Journal of Neuroscience*, *28*(40), 9976–9988. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2699-08.2008>
- Bonnefond, M., & Jensen, O. (2012). Alpha Oscillations Serve to Protect Working Memory Maintenance against Anticipated Distracters. *Current Biology*, *22*(20), 1969–1974. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.029>
- Camos, V., Johnson, M., Loaiza, V., Portrat, S., Souza, A., & Vergauwe, E. (2018). What is attentional refreshing in working memory? *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1424*(1), 19–32. <https://doi.org/10.1111/nyas.13616>
- Capilla, A., Schoffelen, J. M., Paterson, G., Thut, G., & Gross, J. (2014). Dissociated α -band modulations in the dorsal and ventral visual pathways in visuospatial attention and perception. *Cerebral Cortex*, *24*(2), 550–561. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhs343>
- Carrasco, M. (2011). Visual attention: The past 25 years. *Vision Research*, *51*(13), 1484–1525. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2011.04.012>
- Carrasco, M., Ling, S., & Read, S. (2004). Attention alters appearance. *Nature Neuroscience*, *7*(3), 308–313. <https://doi.org/10.1038/nn1194>
- Chai, W. J., Abd Hamid, A. I., & Abdullah, J. M. (2018). Working memory from the psychological and neurosciences perspectives: A review. *Frontiers in Psychology*, *9*(3), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00401>
- Chelazzi, L., Marini, F., Pascucci, D., & Turatto, M. (2019). Getting rid of visual distractors: the why, when, how, and where. *Current Opinion in Psychology*, *29*, 135–147. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2019.02.004>
- Chun, M. M. (2011). Visual working memory as visual attention sustained internally over time. *Neuropsychologia*, *49*(6), 1407–1409. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.01.029>

- Chun, M. M., Golomb, J. D., & Turk-Browne, N. B. (2011). A taxonomy of external and internal attention. *Annual Review of Psychology*, 62, 73–101. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.093008.100427>
- Cockcroft, K. (2022). Are working memory models WEIRD? Testing models of working memory in a non-WEIRD sample. *Neuropsychology*, 36(5), 456–467. <https://doi.org/10.1037/neu0000811>
- Cooper, N. R., Burgess, A. P., Croft, R. J., & Gruzelier, J. H. (2006). Investigating evoked and induced electroencephalogram activity in task-related alpha power increases during an internally directed attention task. *Neuroreport*, 17(2), 205–208. <https://doi.org/10.1097/01.wnr.0000198433.29389.54>
- Cowan, N. (2001). The magical number 4 in short-term memory: A reconsideration of mental storage capacity. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(1), 87–114. <https://doi.org/10.1017/S0140525X01003922>
- Cowan, Nelson. (1999). An Embedded-Processes Model of working memory. En *Models of working memory: Mechanisms of active maintenance and executive control*. (pp. 62–101). New York, NY, US: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139174909.006>
- Cowan, Nelson. (2014). Working Memory Underpins Cognitive Development, Learning, and Education. *Educational Psychology Review*, 26(2), 197–223. <https://doi.org/10.1007/s10648-013-9246-y>
- Cowan, Nelson. (2017). The many faces of working memory and short-term storage. *Psychonomic Bulletin and Review*, 24(4), 1158–1170. <https://doi.org/10.3758/s13423-016-1191-6>
- Cowan, Nelson. (2022). Working memory development: A 50-year assessment of research and underlying theories. *Cognition*, 224, 105075. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2022.105075>
- Cowan, Nelson, Rouders, J. N., Blume, C. L., & Scott Saults, J. (2012). Models of verbal working memory capacity: What does it take to make them work? *Psychological Review*, 119(3), 480–499. <https://doi.org/10.1037/a0027791>
- Craik, F. I., & Lockhart, R. S. (1972). Levels of processing: A framework for memory research. *Journal of Verbal Learning & Verbal Behavior*, 11(6), 671–684. [https://doi.org/10.1016/S0022-5371\(72\)80001-X](https://doi.org/10.1016/S0022-5371(72)80001-X)
- D'Esposito, M., & Postle, B. R. (2015). The Cognitive Neuroscience of Working Memory. *Annual Review of Psychology*, 66(1), 115–142. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010814-015031>
- Di Gregorio, F., Trajkovic, J., Roperti, C., Marcantoni, E., Di Luzio, P., Avenanti, A., ... Romei, V. (2022). Tuning alpha rhythms to shape conscious visual perception. *Current Biology*, 32(5), 988–998.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.01.003>
- Dijk, H. Van, Schoffelen, J., Oostenveld, R., & Jensen, O. (2008). Prestimulus Oscillatory Activity in the Alpha Band Predicts Visual Discrimination Ability. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*, 28(8), 1816–1823. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1853-07.2008>
- Dugue, L., Marque, P., & VanRullen, R. (2011). The Phase of Ongoing Oscillations Mediates the Causal Relation between Brain Excitation and Visual Perception. *Journal of Neuroscience*, 31(33), 11889–11893. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1161-11.2011>

- Erickson, M. A., Smith, D., Albrecht, M. A., & Silverstein, S. (2019). Alpha-band desynchronization reflects memory-specific processes during visual change detection. *Psychophysiology*, *56*(11), e13442. <https://doi.org/10.1111/psyp.13442>
- Esghaei, M., Treue, S., & Vidyasagar, T. R. (2022). Dynamic coupling of oscillatory neural activity and its roles in visual attention. *Trends in Neurosciences*, *45*(4), 323–335. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2022.01.003>
- Faul, F., Erdfelder, E., Lang, A.-G., & Buchner, A. (2007). G*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behavior Research Methods*, *39*(2), 175–191. <https://doi.org/10.3758/BF03193146>
- Foster, J. J., & Awh, E. (2019). The role of alpha oscillations in spatial attention: limited evidence for a suppression account. *Current Opinion in Psychology*, *29*, 34–40. <https://doi.org/10.1016/j.COPSYC.2018.11.001>
- Fries, P. (2009). Neuronal gamma-band synchronization as a fundamental process in cortical computation. *Annual Review of Neuroscience*, *32*, 209–224. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.051508.135603>
- Fries, P. (2015). Rhythms for Cognition: Communication through Coherence. *Neuron*, *88*(1), 220–235. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.034>
- Gao, Z., Li, J., Wu, J., Dai, A., Liao, H., & Shen, M. (2022). Diverting the focus of attention in working memory through a perceptual task. *Journal of experimental psychology. Learning, memory, and cognition*, *48*(6), 876–905. <https://doi.org/10.1037/xlm0001112>
- Garrison, K. E., & Schmeichel, B. J. (2022). Getting over it: Working memory capacity and affective responses to stressful events in daily life. *Emotion (Washington, D.C.)*, *22*(3), 418–429. <https://doi.org/10.1037/emo0000755>
- Gazzaley, A., & Nobre, A. C. (2012). Top-down modulation: Bridging selective attention and working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(2), 129–135. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.11.014>
- Gray, S., Green, S., Alt, M., Hogan, T. P., Kuo, T., Brinkley, S., & Cowan, N. (2017). The Structure of Working Memory in Young Children and Its Relation to Intelligence. *Journal of Memory and Language*, *92*, 183–201. <https://doi.org/10.1016/j.jml.2016.06.004>
- Gray, S. I., Levy, R., Alt, M., Hogan, T. P., & Cowan, N. (2022). Working Memory Predicts New Word Learning Over and Above Existing Vocabulary and Nonverbal IQ. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*. *65*(3) https://doi.org/10.1044/2021_JSLHR-21-00397
- Griffin, I. C., & Nobre, A. C. (2003). Orienting Attention to Locations in Internal Representations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *15*(8), 1176–1194. <https://doi.org/10.1162/089892903322598139>
- Gundlach, C., Moratti, S., Forschack, N., & Müller, M. M. (2020). Spatial Attentional Selection Modulates Early Visual Stimulus Processing Independently of Visual Alpha Modulations. *Cerebral Cortex*, *30*(6), 3686–3703. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhz335>
- Günseli, E., Fahrenfort, J. J., van Moorselaar, D., Daoultzis, K. C., Meeter, M., & Olivers, C. N. L. (2019). EEG dynamics reveal a dissociation between storage and selective attention within working memory. *Scientific Reports*, *9*(1), 13499. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49577-0>

- Haegens, S., Nácher, V., Luna, R., Romo, R., & Jensen, O. (2011). α -Oscillations in the monkey sensorimotor network influence discrimination performance by rhythmical inhibition of neuronal spiking. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*(48), 19377–19382. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117190108>
- Haegens, S., Osipova, D., Oostenveld, R., & Jensen, O. (2010). Somatosensory working memory performance in humans depends on both engagement and disengagement of regions in a distributed network. *Human Brain Mapping*, *31*(1), 26–35. <https://doi.org/10.1002/hbm.20842>
- Haegens, S., & Zion Golumbic, E. (2018). Rhythmic facilitation of sensory processing: A critical review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *86*, 150–165. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.12.002>
- Hagemann, D., Ihmels, M., Bast, N., Neubauer, A. B., & Schankin, A. (2023). Fluid Intelligence Is (Much) More than Working Memory Capacity: An Experimental Analysis. *Journal of Intelligence*, *11*(4), 70.
- Hanslmayr, S., Aslan, A., Staudigl, T., Klimesch, W., Herrmann, C. S., & Bäuml, K.-H. (2007). Prestimulus oscillations predict visual perception performance between and within subjects. *NeuroImage*, *37*(4), 1465–1473. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.07.011>
- Hartshorne, J. K., & Makovski, T. (2019). The effect of working memory maintenance on long-term memory. *Memory and Cognition*, *47*(4), 749–763. <https://doi.org/10.3758/s13421-019-00908-6>
- Heinz, A. J., & Johnson, J. S. (2017). Load-Dependent Increases in Delay-Period Alpha-Band Power Track the Gating of Task-Irrelevant Inputs to Working Memory. *Frontiers in Human Neuroscience*, *11*, 1–13. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00250>
- Heuer, A., & Rolfs, M. (2022). A direct comparison of attentional orienting to spatial and temporal positions in visual working memory. *Psychonomic Bulletin and Review*, *29*(1), 182–190. <https://doi.org/10.3758/s13423-021-01972-3>
- Heuer, A., & Schubö, A. (2016a). Feature-based and spatial attentional selection in visual working memory. *Memory & Cognition*, *44*(4), 621–632. <https://doi.org/10.3758/s13421-015-0584-5>
- Heuer, A., & Schubö, A. (2016b). The focus of attention in visual working memory: Protection of focused representations and its individual variation. *PLoS ONE*, *11*(4), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154228>
- Hietanen, J. K., Leppänen, J. M., Nummenmaa, L., & Astikainen, P. (2008). Visuospatial attention shifts by gaze and arrow cues: an ERP study. *Brain Research*, *1215*, 123–136. <https://doi.org/10.1016/j.BRAINRES.2008.03.091>
- Hillyard, S. A., Vogel, E. K., & Luck, S. J. (1998). Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *353*(1373), 1257–1270. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0281>
- Hollingworth, A., & Maxcey-Richard, A. M. (2013). Selective maintenance in visual working memory does not require sustained visual attention. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *39*(4), 1047–1058. <https://doi.org/10.1037/a0030238>
- Hommel, B., Chapman, C. S., Cisek, P., Neyedli, H. F., Song, J. H., & Welsh, T. N. (2019). No one knows what attention is. *Attention, Perception, and Psychophysics*, *81*(7), 2288–2303.

<https://doi.org/10.3758/s13414-019-01846-w>

- Iemi, L., Chaumon, M., Crouzet, S. M., & Busch, N. A. (2017). Spontaneous neural oscillations bias perception by modulating baseline excitability. *Journal of Neuroscience*, *37*(4), 807–819. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1432-16.2016>
- Ikkai, A., & Curtis, C. E. (2011). Common neural mechanisms supporting spatial working memory, attention and motor intention. *Neuropsychologia*, *49*(6), 1428–1434. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.12.020>
- Jasper, H. H., & Andrews, H. L. (1938). Electro-encephalography III. Normal Differentiation of Occipital and Precentral Regions in Man. *Archives of Neurology & Psychiatry*, *39*(1), 154–171.
- Jensen, O., Bonnefond, M., & VanRullen, R. (2012). An oscillatory mechanism for prioritizing salient unattended stimuli. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(4), 200–206. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.03.002>
- Jensen, O., Gelfand, J., Kounios, J., & Lisman, J. E. (2002). Oscillations in the alpha band (9-12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *12*(8), 877–882. <https://doi.org/10.1093/cercor/12.8.877>
- Jensen, O., & Mazaheri, A. (2010). Shaping Functional Architecture by Oscillatory Alpha Activity: Gating by Inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*, 186. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00186>
- Jensen, O., & Tesche, C. D. (2002). Frontal theta activity in humans increases with memory load in a working memory task. *European Journal of Neuroscience*, *15*(8), 1395–1399. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2002.01975.x>
- Johnson, E. L., Dewar, C. D., Solbakk, A. K., Endestad, T., Meling, T. R., & Knight, R. T. (2017). Bidirectional Frontoparietal Oscillatory Systems Support Working Memory. *Current Biology*, *27*(12), 1829–1835.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.046>
- Jones, J. S., Milton, F., Mostazir, M., & Adlam, A. R. (2020). The academic outcomes of working memory and metacognitive strategy training in children: A double-blind randomized controlled trial. *Developmental Science*, *23*(4), e12870. <https://doi.org/10.1111/desc.12870>
- Keefe, J. M., & Störmer, V. S. (2021). Lateralized alpha activity and slow potential shifts over visual cortex track the time course of both endogenous and exogenous orienting of attention. *NeuroImage*, *225*, 117495. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117495>
- Kelly, S. P., Lalor, E. C., Reilly, R. B., & Foxe, J. J. (2006). Increases in alpha oscillatory power reflect an active retinotopic mechanism for distracter suppression during sustained visuospatial attention. *Journal of Neurophysiology*, *95*(6), 3844–3851. <https://doi.org/10.1152/jn.01234.2005>
- Kim, H., Smolker, H. R., Smith, L. L., Banich, M. T., & Lewis-Peacock, J. A. (2020). Changes to information in working memory depend on distinct removal operations. *Nature Communications*, *11*(1), 1–14. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20085-4>
- Kingdom, F. A. A., & Prins, N. (2010). *Psychophysics: A practical introduction*. San Diego, CA, US: Elsevier Academic Press.
- Kiyonaga, A., & Egner, T. (2013). Working memory as internal attention: toward an integrative account of internal and external selection processes. *Psychonomic Bulletin*

- & Review, 20(2), 228–242. <https://doi.org/10.3758/S13423-012-0359-Y>
- Kiyonaga, A., Dowd, E. W., & Egner, T. (2017). Neural Representation of Working Memory Content Is Modulated by Visual Attentional Demand. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 29(12), 2011–2024. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01174
- Klimesch, W. (2012). Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(12), 606–617. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.10.007>
- Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2006). EEG alpha oscillations: The inhibition – timing hypothesis. *Brain research reviews*, 53(1), 63–88. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.06.003>
- Konstantinou, N., Bahrami, B., Rees, G., & Lavie, N. (2012). Visual Short-term Memory Load Reduces Retinotopic Cortex Response to Contrast. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(11), 2199–2210. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00279
- Konstantinou, N., & Lavie, N. (2013). Dissociable roles of different types of working memory load in visual detection. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 39(4), 919–924. <https://doi.org/10.1037/a0033037>
- Konstantinou, N., Beal, E., King, J.-R., & Lavie, N. (2014). Working memory load and distraction: dissociable effects of visual maintenance and cognitive control. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 76(7), 1985–1997. <https://doi.org/10.3758/s13414-014-0742-z>
- Kontsevich, L. L., & Tyler, C. W. (1999). Bayesian adaptive estimation of psychometric slope and threshold. *Vision Research*, 39(16), 2729–2737. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(98\)00285-5](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(98)00285-5)
- Kuo, B. C., Li, C. H., Lin, S. H., Hu, S. H., & Yeh, Y. Y. (2017). Top-down modulation of alpha power and pattern similarity for threatening representations in visual short-term memory. *Neuropsychologia*, 106(1), 21–30. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.09.001>
- Landman, R., Spekreijse, H., & Lamme, V. A. F. (2003). Large capacity storage of integrated objects before change blindness. *Vision Research*, 43(2), 149–164. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(02\)00402-9](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(02)00402-9)
- Lange, J., Keil, J., Schnitzler, A., van Dijk, H., & Weisz, N. (2014). The role of alpha oscillations for illusory perception. *Behavioural Brain Research*, 271(100), 294–301. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.06.015>
- LaRocque, J. J., Lewis-Peacock, J. a, Drysdale, A. T., Oberauer, K., & Postle, B. R. (2013). Decoding attended information in short-term memory: an EEG study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25(1), 127–142. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00305
- Larocque, J. J., Lewis-Peacock, J. a, & Postle, B. R. (2014). Multiple neural states of representation in short-term memory? It's a matter of attention. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 5. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00005>
- Lavie, N., Beck, D. M., & Konstantinou, N. (2014). Blinded by the load: Attention, awareness and the role of perceptual load. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1641). <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0205>
- Leiberg, S., Lutzenberger, W., & Kaiser, J. (2006). Effects of memory load on cortical oscillatory activity during auditory pattern working memory. *Brain Research*, 1120(1), 131–140. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.08.066>

- Lewis-Peacock, J. A., Drysdale, A. T., Oberauer, K., & Postle, B. R. (2012). Neural evidence for a distinction between short-term memory and the focus of attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*(1), 61–79. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00140
- Li, Y., & Noguchi, Y. (2022). Neural correlates of a load-dependent decline in visual working memory. *Cerebral Cortex Communications*, *3*(2), tgac015. <https://doi.org/10.1093/texcom/tgac015>
- Limbach, K., & Corballis, P. M. (2016). Prestimulus alpha power influences response criterion in a detection task. *Psychophysiology*, *53*(8), 1154–1164. <https://doi.org/10.1111/psyp.12666>
- Lin, Y., & Fougny, D. (2022). No evidence that the retro-cue benefit requires reallocation of memory resources. *Cognition*, *229*, 105230. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2022.105230>
- Lobier, M., Palva, J. M., & Palva, S. (2018). High-alpha band synchronization across frontal, parietal and visual cortex mediates behavioral and neuronal effects of visuospatial attention. *NeuroImage*, *165*, 222–237. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.10.044>
- Logie, R. H. (2016). Retiring the central executive. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* (2006), *69*(10), 2093–2109. <https://doi.org/10.1080/17470218.2015.1136657>
- Logie, R. H., Belletier, C., & Doherty, J. M. (2020). Integrating Theories of Working Memory. In *Working Memory: The State of the Science*. Oxford: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.003.0014>
- Lorenc, E. S., Mallett, R., & Lewis-Peacock, J. A. (2021). Distraction in Visual Working Memory: Resistance is Not Futile. *Trends in Cognitive Sciences*, *25*(3), 228–239. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.12.004>
- Luo, T., Huang, L., & Tian, M. (2023). Retro-cue effect: The retro-cue is effective when and only when working memory consolidation is inadequate. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. <https://doi.org/10.1037/xlm0001225>
- Ma, W. J., Husain, M., & Bays, P. M. (2014). Changing concepts of working memory. *Nature Neuroscience*, *17*(3), 347–356. <https://doi.org/10.1038/nn.3655>
- Macedo-Pascual, J., Hinojosa, J. A., & Poch, C. (2019). Oscillatory correlates of prioritization of emotional stimuli in WM: the interaction between bottom-up and top-down processes. *Biological Psychology*, *145*, 167–173. <https://doi.org/10.1016/j.BIOPSYCHO.2019.05.005>
- Macedo-Pascual, J., Campo, P., Capilla, A., Hinojosa, J. A., & Poch, C. (2022). Expectance of low contrast retro-cues does not modulate anticipatory alpha power. *Biological psychology*, *173*, 108400. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2022.108400>
- Macedo-Pascual, J., Capilla, A., Campo, P., Hinojosa, J. A., & Poch, C. (2023). Selection within Working Memory impairs perceptual detection. *Psychonomic Bulletin & Review*. <https://doi.org/10.3758/s13423-022-02238-2>
- Makovski, T., & Pertzov, Y. (2015). Attention and memory protection: Interactions between retrospective attention cueing and interference. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *68*(9), 1735–1743. <https://doi.org/10.1080/17470218.2015.1049623>
- Manza, P., Hau, C. L. V., & Leung, H.-C. (2014). Alpha Power Gates Relevant Information during Working Memory Updating. *Journal of Neuroscience*, *34*(17), 5998–6002.

<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4641-13.2014>

- Mapelli, I., & Özkurt, T. E. (2019). Brain oscillatory correlates of visual short-term memory errors. *Frontiers in Human Neuroscience*, 13. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2019.00033>
- Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. *Journal of Neuroscience Methods*, 164(1), 177–190. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2007.03.024>
- Mathewson, K. E., Gratton, G., Fabiani, M., Beck, D. M., & Ro, T. (2009). To see or not to see: Prestimulus α phase predicts visual awareness. *Journal of Neuroscience*, 29(9), 2725–2732. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3963-08.2009>
- Matsukura, M., Cosman, J. D., Roper, Z. J. J., Vatterott, D. B., & Vecera, S. P. (2014). Location-specific effects of attention during visual short-term memory maintenance. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 40(3), 1103–1116. <https://doi.org/10.1037/a0035685>
- Mayer, A., Schwiedrzik, C. M., Wibral, M., Singer, W., & Melloni, L. (2016). Expecting to See a Letter: Alpha Oscillations as Carriers of Top-Down Sensory Predictions. *Cerebral Cortex*, 26(7), 3146–3160. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhv146>
- Mazaheri, A., Slagter, H. A., Thut, G., & Foxe, J. J. (2018). Orchestration of brain oscillations: principles and functions. *European Journal of Neuroscience*, 48(7), 2385–2388. <https://doi.org/10.1111/ejn.14189>
- Melloni, L., Schwiedrzik, C. M., Müller, N., Rodriguez, E., & Singer, W. (2011). Expectations change the signatures and timing of electrophysiological correlates of perceptual awareness. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 31(4), 1386–1396. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4570-10.2011>
- Michel, C., Thut, G., Romei, V., Brodbeck, V., Amedi, A., & Pascual-Leone, A. (2007). Spontaneous Fluctuations in Posterior α -Band EEG Activity Reflect Variability in Excitability of Human Visual Areas. *Cerebral Cortex*, 18(9), 2010–2018. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhm229>
- Miller, E. K., Lundqvist, M., & Bastos, A. M. (2018). Working Memory 2.0. *Neuron*, 100(2), 463–475. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.09.023>
- Miller, G. A. (1956). The magical number seven, plus or minus two: some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63(2), 81–97. <https://doi.org/10.1037/h0043158>
- Miller, G. A., Galanter, E., & Pribram, K. H. (1960). *Plans and the structure of behavior*. New York, NY, US: Henry Holt and Co. <https://doi.org/10.1037/10039-000>
- Mössing, W. A., & Busch, N. A. (2020). Lateralized alpha oscillations are irrelevant for the behavioral retro-cueing benefit in visual working memory. *PeerJ*, 8, e9398–e9398. <https://doi.org/10.7717/peerj.9398>
- Muhle-Karbe, P. S., Myers, N. E., & Stokes, M. G. (2021). A hierarchy of functional states in working memory. *Journal of Neuroscience*, 41(20), 4461–4475. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3104-20.2021>
- Myers, N. E., Chekroud, S. R., Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2018). Benefits of flexible prioritization in working memory can arise without costs. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 44(3), 398–411.

<https://doi.org/10.1037/xhp0000449>

- Myers, N. E., Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2017). Prioritizing Information during Working Memory: Beyond Sustained Internal Attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 21(6), 449–461. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.03.010>
- Myers, N. E., Walther, L., Wallis, G., Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2015). Temporal dynamics of attention during encoding versus maintenance of working memory: complementary views from event-related potentials and alpha-band oscillations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 27(3), 492–508. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00727
- Nee, D. E., & Jonides, J. (2008). Neural correlates of access to short-term memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(37), 14228–14233. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802081105>
- Nobre, A. C., Coull, J. T., Maquet, P., Frith, C. D., Vandenberghe, R., & Mesulam, M. M. (2004). Orienting attention to locations in perceptual versus mental representations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(3), 363–373. <https://doi.org/10.1162/089892904322926700>
- Noonan, M. A. P., Adamian, N., Pike, A., Printzlau, F., Crittenden, B. M., & Stokes, M. G. (2016). Distinct mechanisms for distractor suppression and target facilitation. *Journal of Neuroscience*, 36(6), 1797–1807. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2133-15.2016>
- Norman, D. A., & Shallice, T. (1986). Attention to Action. In R. J. Davidson, G. E. Schwartz, & D. Shapiro (Eds.), *Consciousness and Self-Regulation: Advances in Research and Theory Volume 4* (pp. 1–18). Boston, MA: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0629-1_1
- Nunez, P. L., & Srinivasan, R. (2006). *Electric fields of the brain: the neurophysics of EEG* (2nd ed.). Oxford; New York: Oxford University Press.
- Oberauer, K. (2019). Working memory and attention - A conceptual analysis and review. *Journal of Cognition*, 2(1), 1–23. <https://doi.org/10.5334/joc.58>
- Oberauer, K., Farrell, S., Jarrold, C., & Lewandowsky, S. (2016). What Limits Working Memory Capacity? *Psychological Bulletin*, 142(7), 758–799.
- Oberauer, K., & Hein, L. (2012). Attention to Information in Working Memory. *Current Directions in Psychological Science*, 21(3), 164–169. <https://doi.org/10.1177/0963721412444727>
- Olivers, C. N. L. (2008). Interactions between visual working memory and visual attention. *Frontiers in Bioscience: A Journal and Virtual Library*, 13, 1182–1191. <https://doi.org/10.2741/2754>
- Pallier C (2002). Computing discriminability and bias with the R software. Disponible en: <https://pallier.org/pdfs/aprime.pdf>. 2002.
- Palva, S., Kulashekhar, S., Hämäläinen, M., & Palva, J. M. (2011). Localization of cortical phase and amplitude dynamics during visual working memory encoding and retention. *Journal of Neuroscience*, 31(13), 5013–5025. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5592-10.2011>
- Palva, S., & Palva, J. M. (2007). New vistas for α -frequency band oscillations. *Trends in Neurosciences*, 30(4), 150–158. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.02.001>
- Panichello, M. F., & Buschman, T. J. (2021). Shared mechanisms underlie the control of working memory and attention. *Nature*, 592(7855), 601–605.

<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03390-w>

- Pavlov, Y. G., & Kotchoubey, B. (2022). Oscillatory brain activity and maintenance of verbal and visual working memory: A systematic review. *Psychophysiology*, *59*(5). <https://doi.org/10.1111/psyp.13735>
- Pearson, D. G., & Sahraie, A. (2003). Oculomotor control and the maintenance of spatially and temporally distributed events in visuo-spatial working memory. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, *56*(7), 1089–1111. <https://doi.org/10.1080/02724980343000044>
- Pertzov, Y., Manohar, S., & Husain, M. (2017). Rapid forgetting results from competition over time between items in visual working memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning Memory and Cognition*, *43*(4), 528–536. <https://doi.org/10.1037/xlm0000328>
- Peylo, C., Hilla, Y., & Sauseng, P. (2021). Cause or consequence? Alpha oscillations in visuospatial attention. *Trends in Neurosciences*, *44*(9), 705–713. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2021.05.004>
- Pfurtscheller, G. (2003). Induced Oscillations in the Alpha Band: Functional Meaning. *Epilepsia*, *44*(s12), 2–8. <https://doi.org/10.1111/j.0013-9580.2003.12001.x>
- Pfurtscheller, G., Stancák, a., & Neuper, C. (1996). Event-related synchronization (ERS) in the alpha band - An electrophysiological correlate of cortical idling: A review. *International Journal of Psychophysiology*, *24*(1–2), 39–46. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(96\)00066-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(96)00066-9)
- Pinal, D., Zurrón, M., Díaz, F., & Sauseng, P. (2015). Stuck in default mode: Inefficient cross-frequency synchronization may lead to age-related short-term memory decline. *Neurobiology of Aging*, *36*(4), 1611–1618. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2015.01.009>
- Poch, C., Campo, P., & Barnes, G. R. (2014). Modulation of alpha and gamma oscillations related to retrospectively orienting attention within working memory. *The European Journal of Neuroscience*, *40*(2), 2399–2405. <https://doi.org/10.1111/ejn.12589>
- Poch, C., Capilla, A., Hinojosa, J. A., & Campo, P. (2017). Selection within working memory based on a color retro-cue modulates alpha oscillations. *Neuropsychologia*, *106*, 133–137. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.09.027>
- Poch, C., Carretie, L., & Campo, P. (2017). A dual mechanism underlying alpha lateralization in attentional orienting to mental representation. *Biological Psychology*, *128*, 63–70. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2017.07.015>
- Poch, C., Valdivia, M., Capilla, A., Hinojosa, J. A., & Campo, P. (2018). Suppression of no-longer relevant information in Working Memory: An alpha-power related mechanism? *Biological Psychology*, *135*, 112–116. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2018.03.009>
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *32*(1), 3–25. <https://doi.org/10.1080/00335558008248231>
- Prins, N. (2013). The psi-marginal adaptive method: How to give nuisance parameters the attention they deserve (no more, no less). *Journal of vision*, *13*, 1–17. <https://doi.org/10.1167/13.7.3>

- Prins, N., & Kingdom, F. A. A. (2018). Applying the Model-Comparison Approach to Test Specific Research Hypotheses in Psychophysical Research Using the Palamedes Toolbox. *Frontiers in Psychology*, 9, 1250. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01250>
- Proskovec, A. L., Wiesman, A. I., Heinrichs-Graham, E., & Wilson, T. W. (2018). Beta Oscillatory Dynamics in the Prefrontal and Superior Temporal Cortices Predict Spatial Working Memory Performance. *Scientific Reports*, 8(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26863-x>
- Ray, W. J., & Cole, H. W. (1985). EEG alpha activity reflects attentional demands, and beta activity reflects emotional and cognitive processes. *Science (New York, N.Y.)*, 228(4700), 750–752. <https://doi.org/10.1126/science.3992243>
- Rerko, L., Souza, A. S., & Oberauer, K. (2014). Retro-cue benefits in working memory without sustained focal attention. *Memory and Cognition*, 42(5), 712–728. <https://doi.org/10.3758/s13421-013-0392-8>
- Rohenkohl, G., & Nobre, A. C. (2011). Alpha oscillations related to anticipatory attention follow temporal expectations. *Journal of Neuroscience*, 31(40), 14076–14084. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3387-11.2011>
- Romei, V., Gross, J., & Thut, G. (2010). On the role of prestimulus alpha rhythms over occipito-parietal areas in visual input regulation: Correlation or causation? *Journal of Neuroscience*, 30(25), 8692–8697. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0160-10.2010>
- Romei, V., Rihs, T., Brodbeck, V., & Thut, G. (2008). Resting electroencephalogram alpha-power over posterior sites indexes baseline visual cortex excitability. *NeuroReport*, 19(2), 203–208. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3282f454c4>
- Sadaghiani, S., & Kleinschmidt, A. (2016). Brain Networks and α -Oscillations: Structural and Functional Foundations of Cognitive Control. *Trends in Cognitive Sciences*, 20(11), 805–817. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.09.004>
- Samaha, J., Iemi, L., Haegens, S., & Busch, N. A. (2020). Spontaneous Brain Oscillations and Perceptual Decision-Making. *Trends in Cognitive Sciences*, 24(8), 639–653. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.05.004>
- Samaha, J., Iemi, L., & Postle, B. R. (2017). Prestimulus alpha-band power biases visual discrimination confidence, but not accuracy. *Consciousness and Cognition*, 54, 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2017.02.005>
- Samaha, J., & Postle, B. R. (2015). The Speed of Alpha-Band Oscillations Predicts the Temporal Resolution of Visual Perception. *Current Biology*, 25(22), 2985–2990. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.10.007>
- Samiei, S., Delrobaei, M., & Khadem, A. (2022). Evaluating the Effect of Increasing Working Memory Load on EEG-Based Functional Brain Networks. *Frontiers in Biomedical Technologies*, 9(3), 160–169
- Sauseng, P., Klimesch, W., Heise, K. F., Gruber, W. R., Holz, E., Karim, A. A., ... Hummel, F. C. (2009). Brain Oscillatory Substrates of Visual Short-Term Memory Capacity. *Current Biology*, 19(21), 1846–1852. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.08.062>
- Schneider, D., Göddertz, A., Haase, H., Hickey, C., & Wascher, E. (2019). Hemispheric asymmetries in EEG alpha oscillations indicate active inhibition during attentional orienting within working memory. *Behavioural Brain Research*, 359, 38–46. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2018.10.020>

- Schneider, D., Herbst, S. K., Klatt, L. I., & Wöstmann, M. (2021). Target enhancement or distractor suppression? Functionally distinct alpha oscillations form the basis of attention. *European Journal of Neuroscience*, *55*(11-12), 3256–3265. <https://doi.org/10.1111/ejn.15309>
- Schneider, D., Mertes, C., & Wascher, E. (2016). The time course of visuo-spatial working memory updating revealed by a retro-cuing paradigm. *Scientific Reports*, *6*, 21442. <http://dx.doi.org/10.1038/srep21442>
- Schroeder, S. C. Y., Ball, F., & Busch, N. A. (2018). The role of alpha oscillations in distractor inhibition during memory retention. *European Journal of Neuroscience*, *48*(7), 2516–2526. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ejn.13852>
- Shevlin, H. (2020). Current controversies in the cognitive science of short-term memory. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *32*, 148–154. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2020.02.005>
- Slattery, E. J., Ryan, P., Fortune, D. G., & McAvinue, L. P. (2021). Contributions of working memory and sustained attention to children's reading achievement: A commonality analysis approach. *Cognitive Development*, *58*, 101028. <https://doi.org/10.1016/j.cogdev.2021.101028>
- Souza, A. S., & Oberauer, K. (2016). In search of the focus of attention in working memory: 13 years of the retro-cue effect. *Attention, Perception, and Psychophysics*, *78*(7), 1839–1860. <https://doi.org/10.3758/s13414-016-1108-5>
- Souza, A. S., & Oberauer, K. (2017). The contributions of visual and central attention to visual working memory. *Attention, Perception, and Psychophysics*, *79*(7), 1897–1916. <https://doi.org/10.3758/s13414-017-1357-y>
- Souza, A. S., Rerko, L., & Oberauer, K. (2014). Unloading and reloading working memory: Attending to one item frees capacity. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *40*(3), 1237–1256. <https://doi.org/10.1037/a0036331>
- Souza, A. S., Rerko, L., & Oberauer, K. (2016). Getting more from visual working memory: Retro-cues enhance retrieval and protect from visual interference. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *42*(6), 890–910. <https://doi.org/10.1037/xhp0000192>
- Souza, A. S., Thalmann, M., & Oberauer, K. (2018). The precision of spatial selection into the focus of attention in working memory. *Psychonomic Bulletin & Review*, *25*(6), 2281–2288. <https://doi.org/10.3758/s13423-018-1471-4>
- Spencer-Smith, M., & Klingberg, T. (2015). Benefits of a working memory training program for inattention in daily life: a systematic review and meta-analysis. *PloS One*, *10*(3), e0119522. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119522>
- Sprague, T. C., Ester, E. F., & Serences, J. T. (2016). Restoring Latent Visual Working Memory Representations in Human Cortex. *Neuron*, *91*(3), 694–707. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.07.006>
- Sreenivasan, K. K., Gratton, C., Vytlačil, J., & D'Esposito, M. (2014). Evidence for working memory storage operations in perceptual cortex. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, *14*(1), 117–128. <https://doi.org/10.3758/s13415-013-0246-7>
- Supp, G. G., Siegel, M., Hipp, J. F., & Engel, A. K. (2011). Cortical hypersynchrony predicts breakdown of sensory processing during loss of consciousness. *Current Biology: CB*, *21*(23), 1988–1993. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.10.017>

- Tanoue, R. T., & Berryhill, M. E. (2012). The mental wormhole: Internal attention shifts without regard for distance. *Attention, Perception, and Psychophysics*, *74*(6), 1199–1215. <https://doi.org/10.3758/s13414-012-0305-0>
- Tarasi, L., di Pellegrino, G., & Romei, V. (2022). Are you an empiricist or a believer? Neural signatures of predictive strategies in humans. *Progress in Neurobiology*, *219*, 102367. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2022.102367>
- Taylor, R., Tomić, I., Aagten-Murphy, D., & Bays, P. M. (2022). Working memory is updated by reallocation of resources from obsolete to new items. *Attention, Perception & Psychophysics*. <https://doi.org/10.3758/s13414-022-02584-2>
- Thut, G., Nietzel, A., Brandt, S. A., & Pascual-Leone, A. (2006). α -Band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. *Journal of Neuroscience*, *26*(37), 9494–9502. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0875-06.2006>
- Tipples, J. (2002). Eye gaze is not unique: automatic orienting in response to uninformative arrows. *Psychonomic Bulletin & Review*, *9*(2), 314–318. <https://doi.org/10.3758/BF03196287>
- Van der Stigchel, S., Merten, H., Meeter, M., & Theeuwes, J. (2007). The effects of a task-irrelevant visual event on spatial working memory. *Psychonomic Bulletin & Review*, *14*(6), 1066–1071. <https://doi.org/10.3758/BF03193092>
- van Diepen, R. M., & Mazaheri, A. (2017). Cross-sensory modulation of alpha oscillatory activity: suppression, idling, and default resource allocation. *European Journal of Neuroscience*, *45*(11), 1431–1438. <https://doi.org/10.1111/ejn.13570>
- Van Ede, F., Board, A. G., & Nobre, A. C. (2020). Goal-directed and stimulus-driven selection of internal representations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*(39), 24590–24598. <https://doi.org/10.1073/pnas.2013432117>
- van Moorselaar, D., Foster, J. J., Sutterer, D. W., Theeuwes, J., Olivers, C. N. L., & Awh, E. (2018). Spatially Selective Alpha Oscillations Reveal Moment-by-Moment Trade-offs between Working Memory and Attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *30*(2), 256–266. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01198
- van Moorselaar, D., Gunseli, E., Theeuwes, J., & Olivers, C. N. L. (2015). The time course of protecting a visual memory representation from perceptual interference. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*, 1–9. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.01053>
- van Moorselaar, D., & Slagter, H. A. (2020). Inhibition in selective attention. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1464*(1), 204–221. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nyas.14304>
- VanRullen, R. (2016). Perceptual Cycles. *Trends in Cognitive Sciences*, *20*(10), 723–735. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.07.006>
- Vergauwe, E., & Langerock, N. (2017). Attentional refreshing of information in working memory: Increased immediate accessibility of just-refreshed representations. *Journal of Memory and Language*, *96*, 23–35. <https://doi.org/10.1016/j.jml.2017.05.001>
- Vissers, M. E., van Driel, J., & Slagter, H. A. (2016). Proactive, but Not Reactive, Distractor Filtering Relies on Local Modulation of Alpha Oscillatory Activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *28*(12), 1964–1979. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01017
- Wan, Q., Menendez, J. A., & Postle, B. R. (2022). Priority-based transformations of stimulus

- representation in visual working memory. *PLOS Computational Biology*, 18(6), e1009062. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1009062>
- Wianda, E., & Ross, B. (2019). The roles of alpha oscillation in working memory retention. *Brain and Behavior*, 9(4), 1–21. <https://doi.org/10.1002/brb3.1263>
- Wildegger, T., van Ede, F., Woolrich, M., Gillebert, C. R., & Nobre, A. C. (2017). Preparatory α -band oscillations reflect spatial gating independently of predictions regarding target identity. *Journal of Neurophysiology*, 117(3), 1385–1394. <https://doi.org/10.1152/jn.00856.2016>
- Williams, M., Pouget, P., Boucher, L., & Woodman, G. F. (2013). Visual-spatial attention aids the maintenance of object representations in visual working memory. *Memory & Cognition*, 41(5), 698–715. <https://doi.org/10.3758/s13421-013-0296-7>
- Woodman, G. F., Wang, S., Sutterer, D. W., Reinhart, R. M. G., & Fukuda, K. (2021). Alpha suppression indexes a spotlight of visual-spatial attention that can shine on both perceptual and memory representations. *Psychonomic Bulletin & Review*, 29, 681–698. <https://doi.org/10.3758/s13423-021-02034-4>
- Worden, M. S., Foxe, J. J., Wang, N., & Simpson, G. V. (2000). Anticipatory biasing of visuospatial attention indexed by retinotopically specific alpha-band electroencephalography increases over occipital cortex. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 20(6), RC63. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-06-j0002.2000>
- Wöstmann, M., Alavash, M., & Obleser, J. (2019). Alpha oscillations in the human brain implement distractor suppression independent of target selection. *Journal of Neuroscience*, 39(49), 9797–9805. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1954-19.2019>
- Wyart, V., & Tallon-Baudry, C. (2009). How ongoing fluctuations in human visual cortex predict perceptual awareness: Baseline shift versus decision bias. *Journal of Neuroscience*, 29(27), 8715–8725. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0962-09.2009>
- Yantis, S. (2008). The neural basis of selective attention: Cortical sources and targets of attentional modulation. *Current Directions in Psychological Science*, 17(2), 86–90. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8721.2008.00554.x>
- Ye, C., Hu, Z., Ristaniemi, T., Gendron, M., & Liu, Q. (2016). Retro-dimension-cue benefit in visual working memory. *Scientific Reports*, 6, 1–13. <https://doi.org/10.1038/srep35573>
- Zhigalov, A., & Jensen, O. (2020). Alpha oscillations do not implement gain control in early visual cortex but rather gating in parieto-occipital regions. *Human Brain Mapping*, 41(18), 5176–5186. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/hbm.25183>
- Zhou, Y. J., Iemi, L., Schoffelen, J.-M., de Lange, F. P., & Haegens, S. (2021). Alpha Oscillations Shape Sensory Representation and Perceptual Sensitivity. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 41(46), 9581–9592. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1114-21.2021>