

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

MÉCANISMES NEURONAUX DE L'ATTENTION SÉLECTIVE INTERMODALE :
RÔLE DES OSCILLATIONS THÊTA

THÈSE

PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN PSYCHOLOGIE

PAR

AUDREY MURRAY

MAI 2025

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.12-2023). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Mes remerciements les plus sincères à mes collègues de laboratoires et du doctorat, ainsi qu'à toutes les personnes ayant contribué de près ou de loin à mon parcours doctoral. Tout particulièrement, je tiens à remercier :

Ma direction de thèse, Dave Saint-Amour et Isabelle Soulières, pour m'avoir pris sous vos ailes et permis d'accéder à la profession de neuropsychologue. Je suis reconnaissante de votre appui dans mes nombreux projets parascolaires. Merci de m'avoir fait confiance!

Mes collègues de laboratoires et du doctorat. Vanessa, Kevin, Marilou, Avril, Alexa, Noémie, Vicky et Alexis, j'ai une pensée toute spéciale pour vous aujourd'hui.

Yasmine et Mathilde pour votre aide si précieuse à la collecte de données. C'est réellement grâce à vous si je suis parvenue à réaliser cette thèse.

Anthony, pour l'aide technique indispensable, et Hugues Leduc pour les conseils statistiques et le soutien humoristique.

Sur une note plus personnelle, je ne peux passer sous silence les personnes qui m'ont accompagnée et soutenue au quotidien, dans les moments les plus difficiles comme les plus joyeux. Merci :

À mes précieuses amitiés, de Montréal à Victo. Vous saurez vous reconnaître! Olivia et Michèle, pour votre tendresse et votre écoute. Suzie, Marc-André et Lolo pour notre *safe space* oh combien salvateur.

À mes superviseuses cliniques, Hélène, Marie-Eve, Marie-Ève et Maude. Vous avez su, chacune à votre manière, me transmettre votre passion. Merci pour votre patience et vos encouragements. Je me sens privilégiée d'avoir évolué personnellement et professionnellement grâce à vous.

Aux amitiés nées du doctorat. Éliane, ma punk qui surfe. Amélie, mon coup de cœur de stage et une amie pour la vie. Janie, MA personne de référence, avec qui le lien s'est créé grâce à la vulnérabilité et à la bienveillance.

À Camille, du club des V.D., pour ton soutien inestimable lors des derniers miles. Je n'y serais jamais arrivée sans toi. Pendant la dernière année, nos rencontres hebdomadaires n'étaient pas seulement un lieu dédié pour échanger avec sur les aléas de notre parcours doctoral. C'était une réelle bouée de sauvetage, la fine lumière au bout du tunnel qui m'a permis de me rendre jusqu'ici aujourd'hui. Le plus petit pas possible, main dans la main avec toi, a fait en sorte que je clos ce chapitre de ma vie. Je t'en suis éternellement reconnaissante.

À mes parents, qui ont su m'insuffler l'amour de la lecture et qui m'ont offert la chance de m'émanciper grâce à l'éducation. Vous m'avez transmis de belles valeurs et vous avez eu une confiance inébranlable en moi. Mon frère Raphaël qui, malgré les distances, demeure une personne précieuse dans ma vie. Jimmy et Julien, ma fratrie.

À Maryse, mon amie et complice de séries télé, une personne qui vous propulse, Jean-Mi, pour les clins d'œil, les sourires entendus et la complicité du quotidien, et Chloé, belle-sœur-amie, une femme forte et sensible, que j'aime au-delà des liens familiaux. Merci pour votre soutien inégalé et votre compréhension. Vous êtes une famille d'exception. Je suis choyée d'en faire partie.

À Ugo, aux côtés de qui j'ai grandi et cheminé au fil des dernières années. Mon pilier, une force tranquille et rassurante, un être sensible. Le grand amour de ma vie. On se fait une belle vie, je suis prête pour les prochaines années avec toi!

Enfin, cette thèse n'aurait pu être possible sans le soutien financier (inespéré) offert par les bourses d'excellence de l'UQAM, du Fonds de recherche du Québec – Santé, du Réseau pour transformer les soins en autisme et des Instituts de recherche en santé du Canada, de même que les retraites de rédaction de l'organisme Thésèz-vous!

*Le savant le plus grand est celui qui connaît les limites de
son savoir, c'est-à-dire l'infini de son ignorance.*

Serge Bouchard

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES TABLEAUX	xi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xii
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	xiii
RÉSUMÉ	xiv
ABSTRACT	xv
INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1 Contexte théorique	3
1.1 Attention sélective intermodale	3
1.1.1 Définition	3
1.1.2 Origine	4
1.1.3 Filtre attentionnel	5
1.1.4 Rôle de l'attention	6
1.1.4.1 Perception	6
1.1.4.2 Cognition	7
1.1.5 Processus attentionnels	8
1.1.5.1 Modes de sélection	8
1.1.5.2 Suppression et facilitation	10
1.1.5.3 Réseaux attentionnels	12
1.1.6 Mesure	15
1.1.6.1 Paradigme d'indication	15
1.1.6.2 Mesure de la performance comportementale	18
1.1.6.3 Électrophysiologie	19
1.2 Oscillations neuronales	20
1.2.1 Définition	20
1.2.2 Paramètres	21
1.2.3 Nature	22
1.2.3.1 État du cerveau	22
1.2.3.2 Rythmes évoqués, induits et activité d'arrière-plan	22
1.2.4 Rôle des oscillations neuronales	24
1.2.4.1 Atypies oscillatoires	24
1.2.4.2 Transmission de l'information et communication neuronale	25
1.2.4.3 Perception et cognition	25
1.2.4.4 Attention sélective	26

1.2.4.4.1 Ondes alpha	26
1.2.4.4.2 Ondes thêta	28
1.2.5 Mécanismes neurophysiologiques	30
1.2.5.1 Genèse du courant électrique	30
1.2.5.2 Transmission des influx nerveux.....	31
1.2.6 Mesure et analyses	33
1.2.6.1 Électroencéphalographie	33
1.2.6.2 Analyses	34
1.3 Stimulation transcrânienne à courant alternatif.....	35
1.3.1 Définition	35
1.3.2 Effets	36
1.3.3 Mécanismes neurophysiologiques	37
1.3.3.1 Courant direct et alternatif.....	37
1.3.3.2 Stimulation en ligne et hors ligne.....	38
1.3.4 Paramètres et protocoles de stimulation.....	40
1.3.5 Attention sélective, oscillations thêta et tACS.....	41
1.4 Objectifs et hypothèses de recherche.....	42
1.4.1 Première étude.....	42
1.4.2 Seconde étude.....	43
CHAPITRE 2 Article 1 : The role of fronto-central theta oscillations in inter-sensory selective attention.....	44
2.1 Abstract.....	45
2.2 Impact statement.....	46
2.3 Introduction.....	47
2.4 Methods	48
2.4.1.1 Participants	48
2.4.1.2 Stimuli	49
2.4.1.3 Staircase psychophysical task	49
2.4.1.4 Main selective attention discrimination task.....	50
2.4.1.5 Procedure.....	51
2.4.1.6 Behavioral data analysis.....	52
2.4.1.7 EEG data acquisition and analysis	52
2.4.1.8 Statistical analyses.....	54
2.5 Results.....	55
2.5.1 Behavioral data.....	55
2.5.2 EEG data	56
2.5.3 Brain-behavior relationship.....	63
2.6 Discussion.....	64
2.6.1 Theta oscillatory dynamics	65
2.6.2 Distinct contribution of alpha oscillations	66
2.6.3 Theta and alpha temporal interplay.....	67

2.6.4 Cue modality and oscillatory activity	68
2.7 Conclusion	69
2.8 References.....	70
CHAPITRE 3 Article 2 : No aftereffect of transcranial alternating current stimulation (tACS) on theta activity during an inter-sensory selective attention task.....	
3.1 Abstract.....	78
3.2 Introduction.....	79
3.3 Methods	80
3.3.1 Participants	80
3.3.2 Study design	81
3.3.3 Discrimination task	82
3.3.4 Staircase procedure	82
3.3.5 Cueing paradigm	82
3.3.6 tACS.....	83
3.3.7 Behavioral data analysis.....	85
3.3.8 EEG data recording and analysis	85
3.3.8.1 Resting-state EEG	85
3.3.8.2 Task-related EEG	86
3.3.9 Statistical analyses	87
3.4 Results.....	88
3.4.1 Behavioral data.....	88
3.4.2 EEG data	89
3.4.3 Secondary analyses	92
3.5 Discussion.....	92
3.6 Conclusions.....	97
3.7 References.....	98
CHAPITRE 4 Discussion.....	
4.1 Synthèse des résultats	108
4.1.1 Première étude : le rôle des oscillations thêta de la région fronto-centrale dans l'attention sélective intermodale.....	108
4.1.2 Seconde étude : pas d'effet hors ligne de la stimulation transcrânienne à courant alternatif (tACS) sur l'activité thêta au cours d'une tâche d'attention sélective intermodale....	111
4.2 Discussion générale	112
4.2.1 Les oscillations thêta induites comme corrélat de l'attention sélective	112
4.2.1.1 Effet d'indigage	112
4.2.1.2 Rythmes thêta fronto-centraux	113
4.2.1.3 Supramodalité.....	114
4.2.1.4 Activité induite	115
4.2.1.5 Dynamique oscillatoire thêta – alpha	116

4.2.2	De l'hétérogénéité des effets de la tACS	117
4.2.2.1	Une réelle modulation de l'activité neuronale par la tACS?.....	118
4.2.2.2	Les défis de l'inférence causale.....	119
4.2.2.2.1	Paramètres et protocoles de stimulation	120
4.2.2.2.2	Variabilité intra et interindividuelle	121
4.2.2.3	Mesure des effets de la tACS	123
4.3	Pertinence de la thèse.....	124
4.4	Limites de la thèse et perspectives.....	125
CONCLUSION		127
ANNEXE A Photographie de l'Oriole de Baltimore (<i>icterus galbula</i>)		128
ANNEXE B Précisions quant aux paramètres et protocoles de stimulation.....		129
Intensité et densité de courant		129
Électrodes et montage		130
Fréquence et durée de stimulation.....		131
Considérations expérimentales pour les devis en neurostimulation.....		132
RÉFÉRENCES		134

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Les 4 modes de sélection de l'information (adapté de Enns & Trick, 2006)	10
Figure 1.2 Régions cérébrales impliquées dans les trois grands réseaux attentionnels (adapté de Posner et al., 2013).....	13
Figure 1.3 Régions frontales spécifiques à la vision et à l'audition dans le réseau fronto-pariétal (adapté de Noyce et al., 2023).....	14
Figure 1.4 Essai avec un indice informatif valide (visuel) à une tâche cible visuelle.....	18
Figure 1.5 Illustration de la propagation du signal électrique au sein d'un neurone	32
Figure 1.6 Création d'un dipôle électrique au sein du neurone	33
Figure 1.7 Représentation schématisée de l'entraînement neuronal à la suite de la tACS (adapté de Thut et al., 2011)	39
Figure 2.1 Examples of valid informative visual (a) and auditory trials (b). A symbolic cue indicated the modality (visual or auditory) of the upcoming target discrimination task.	51
Figure 2.2 Representation of inverse efficiency scores (IES) between cueing conditions (valid informative, invalid informative, non-informative) in responders and non-responders. Error bars represent 1 SD.	56
Figure 2.3 Time-frequency representations of phase-locked power over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz) for informative, non-informative, and informative minus non-informative cues. Responders are represented on the left and non-responders are shown on the right. Solid lines represent cue onset and dotted lines indicate stimulus onset.....	57
Figure 2.4 Time-frequency representations of phase-locked power over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz) for informative auditory and visual cues. Responders are represented on the left and non-responders are shown on the right. Solid lines represent cue onset and dotted lines indicate stimulus onset.	58
Figure 2.5 Time-frequency representations for theta and alpha non-phase-locked power, and topographies of non-phase-locked theta power over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz) for informative minus non-informative cues. Responders are represented at the top and non-responders at the bottom. For time-frequency transforms, solid lines represent cue onset and dotted lines indicate stimulus onset.....	60
Figure 2.6 Time-frequency representations of non-phase-locked power over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz) for informative auditory and visual cues. Responders are represented on the left and non-responders on the right. Solid lines represent cue onset and dotted lines indicate stimulus onset.	61

Figure 2.7 Correlations between task performance and oscillatory EEG activity. Phase- (0-600 ms) and non-phase-locked (0-1400 ms) are represented for theta (top) and alpha (bottom). For all graphs, vertical axes represent differences in IES between informative and non-informative cues, and horizontal axes represent the difference in EEG power activity.	64
Figure 3.1 General procedure. tACS was preceded by a resting-state EEG and followed by EEG recordings while the cueing task was performed.	82
Figure 3.2 Cueing paradigm. Example of an informative visual trial. A symbolic cue indicated the modality of the upcoming target, followed by a preparatory period. Next, target was presented.	83
Figure 3.3 (A) tACS montage. Stimulation electrodes were placed under the EEG cap and positioned at FC3 and FC4. (B) Distribution of the electrical field in V/m for vector (left) and strength (right) modeling.....	85
Figure 3.4 Comparison of the inverse efficiency score (IES) between cueing (informative, non-informative) and stimulation conditions (theta-tACS, control-tACS). Error bars represent SD. Participants performed faster and more accurately when presented informative versus non-informative cues ($p < .001$), irrespective of the stimulation received.....	89
Figure 3.5 Task-related EEG power spectra between 1 Hz and 30 Hz over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz). (A) Raw task-related EEG data before and after theta- and control-tACS. (B) Post- / pre-stimulation power ratios for theta- and control-tACS.	91
Figure 3.6 Time-frequency representations of non-phase-locked power over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz) for informative minus non-informative cues. Theta-tACS is represented on the left and control-tACS is shown on the right. For both graphs, solid lines represent cue onset and dotted lines indicate stimulus onset.	92
Figure 4.1 Modèle de la chaîne de causalité des études en neurostimulation (adapté de Bergmann & Hartwigsen, 2021)	119

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 <i>M</i> and <i>SD</i> values for RT, PE and IES across cueing conditions.	55
---	----

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

ACC : cortex cingulaire antérieur
ANOVA : analyse de variance / *analysis of variance*
CTI : intervalle indice-cible / *cue-target interval*
DLT : dépression à long terme
EEG : électroencéphalographie, électrophysiologie / *electroencephalography, electrophysiology*
ERP : potentiels évoqués / *event-related potentials*
FFT : transformations rapides de Fourier / *fast Fourier transform*
HD : haute définition
ICA : analyse en composantes indépendantes / *independent component analysis*
IES : score d'efficacité inversé / *inverse efficiency score*
ISI : intervalle inter-stimulus / *inter-stimulus interval*
PA : potentiel d'action
PE : proportion d'erreurs / *proportion of errors*
PLT : potentialisation à long terme
PPS : potentiel post-synaptique
PPSE : potentiel post-synaptique excitateur
PPSI : potentiel post-synaptique inhibiteur
rm : mesures répétées / *repeated-measures*
RT : temps de réaction / *reaction time*
SNC : système nerveux central
STDP : plasticité dépendante du temps d'occurrence des impulsions / *spike-timing-dependent plasticity*
tACS : stimulation transcrânienne à courant alternatif / *transcranial alternating current stimulation*
TDA/H : trouble du déficit de l'attention / hyperactivité
tDCS : stimulation transcrânienne à courant direct / *transcranial direct current stimulation*
TF : analyse de temps-fréquence / *time-frequency analysis*
TSA : trouble du spectre de l'autisme

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

° : degré

π : pi

A : ampère

A/m² : ampère par mètre carré

cm : centimètre / *centimeter*

dB : décibel / *decibel*

Hz : Hertz

k Ω : kiloohm

M: moyenne / *mean*

mA : milliampère / *milliampere*

mm² : millimètre carré / *square millimeter*

ms: milliseconde / *millisecond*

mV : millivolt

s : seconde / *second*

SD : écart type / *standard deviation*

V : volt

RÉSUMÉ

L'attention sélective intermodale est une fonction cognitive qui permet de diriger son attention vers un stimulus spécifique, tout en ignorant les distractions. Il s'agit d'une habileté cognitive essentielle au fonctionnement en raison du flux constant d'informations sensorielles qui parvient au cerveau. Malgré son importance, les mécanismes neuronaux sous-jacents à l'attention sélective ne sont pas encore bien compris. Récemment, il a été proposé que les ondes cérébrales de fréquence thêta, situées dans la région fronto-centrale, sont impliquées dans les processus de l'attention sélective. Toutefois, la plupart des études portant sur le rôle des ondes thêta dans les mécanismes attentionnels ont identifié des relations dont la directionnalité ne peut être établie. L'avènement des techniques de neurostimulation rend possible l'exploration des relations de causalité puisqu'elle permet de manipuler expérimentalement les oscillations neuronales.

Cette thèse proposait de mieux comprendre l'implication des oscillations neuronales de fréquence thêta dans les mécanismes de l'attention sélective intermodale, chez des individus adultes neurotypiques, en combinant les techniques d'électroencéphalographie (EEG) et de stimulation électrique transcrânienne à courant alternatif (tACS) à partir de deux études expérimentales. La première étude avait pour objectif d'identifier le patron des oscillations neuronales de l'attention sélective intermodale à l'aide de l'EEG. Les dynamiques oscillatoires des ondes thêta fronto-centrales ont été examinées durant une tâche d'attention sélective intermodale utilisant un paradigme d'indication. L'activité neuronale évoquée et induite a été distinguée afin de révéler leur contribution relative aux processus attentionnels. Les résultats comportementaux ont révélé qu'un sous-groupe de participants utilisant les indices pour réaliser la tâche de discrimination était plus efficace lorsqu'ils recevaient des informations leur permettant de porter attention à l'une des modalités sensorielles à venir. Cette performance comportementale était significativement associée à l'activité des ondes thêta induites. La seconde étude visait à déterminer la contribution des oscillations thêta fronto-centrales dans les processus attentionnels à l'aide d'un devis expérimental causal, soit la combinaison des techniques d'EEG et de tACS. Les résultats de cette étude n'ont toutefois pas confirmé les hypothèses initiales. La tACS de fréquence thêta, appliquée sur les zones fronto-centrales, n'a pas influencé la performance comportementale ni l'activité neuronale. Ces résultats soulignent les défis liés à la modulation des oscillations neuronales, notamment en raison de l'hétérogénéité des effets de la tACS.

Somme toute, les oscillations thêta fronto-centrales semblent être un marqueur neuronal important de l'attention sélective. Cependant, pour établir un lien plus robuste, il est essentiel de poursuivre la recherche avec des tailles d'échantillon plus grandes et des protocoles de stimulation standardisés et individualisés. La neurostimulation reste un outil prometteur pour explorer les bases neuronales de l'attention, mais nécessite des ajustements méthodologiques pour accroître la fiabilité et la généralisation des résultats.

Mots clés : attention sélective intermodale, oscillations neuronales, ondes thêta, EEG, tACS.

ABSTRACT

Intermodal selective attention is a cognitive function that allows individuals to focus on a specific stimulus while ignoring distractions. It is an essential cognitive ability given the constant flow of sensory information reaching the brain. Despite its importance, the neuronal dynamics underlying selective attention remain elusive. It has been recently proposed that theta-frequency neuronal oscillations, located in fronto-central brain regions, underly selective attention processes. However, most studies investigating the role of theta oscillations in attentional mechanisms have identified associations for which directionality cannot be established. The advent of neurostimulation techniques is of particular interest as it can help test causality relationships by experimentally manipulating neuronal oscillations.

This thesis aimed to better understand the role of theta oscillations in intermodal selective attention mechanisms in neurotypical adults by combining electroencephalography (EEG) and transcranial alternating current stimulation (tACS) techniques in two experimental studies. The first study sought to identify the pattern of neuronal oscillations associated with intermodal selective attention using EEG. The oscillatory dynamics of fronto-central theta rhythms were examined during an intermodal selective attention task employing a cueing paradigm. Evoked and induced activity was distinguished to reveal their relative contributions to attentional processes. Behavioral results revealed that a subgroup of participants who used the cues to perform the discrimination task was more efficient when provided with prior information allowing them to focus on one of the upcoming sensory modalities. This behavioral performance was significantly associated with induced theta activity. The second study aimed to determine the contribution of fronto-central theta oscillations to attentional processes using a causal experimental design, combining EEG and tACS techniques. However, the results of this study did not confirm the initial hypotheses. Theta-tACS applied to fronto-central brain areas did not influence behavioral performance or neuronal activity. These findings highlight the challenges of modulating neural oscillations, particularly due to the heterogeneity of tACS effects.

Fronto-central theta oscillations appear to be an important neuronal marker of selective attention. However, to establish a stronger association, further research is needed with larger sample sizes and standardized, individualized stimulation protocols. Neurostimulation remains a promising tool for exploring the neuronal basis of attention but requires methodological adjustments to enhance the reliability and generalizability of results.

Keywords: intermodal selective attention, neural oscillations, theta oscillations, EEG, tACS

INTRODUCTION

Imaginons que vous êtes en balade à l'orée d'un boisé et que vous avez en tête de capturer un cliché de l'*icterus galbula*. On vous a informé qu'un spécimen mâle y a été aperçu la veille, à l'endroit exact où vous vous trouvez. Vous connaissez les caractéristiques physiques de ce passereau, dont son magnifique plumage orangé vif, et vous êtes en mesure de reconnaître sa douce mélodie. Ainsi, vos sens sont en alerte, plus particulièrement votre vision et votre ouïe, afin de vous permettre d'atteindre votre but. La tâche est ardue, mais atteignable. Pour y parvenir, vous devrez ignorer les informations sensorielles non pertinentes à l'identification du spécimen, par exemple le vert du feuillage et les bruits environnants, et mettre le focus sur l'orangé et les piailllements propres à l'oiseau recherché. Tantôt, vous apercevez une tache couleur abricot. Tantôt, vous entendez les gazouillis d'intérêt. Puis, après quelques tentatives, vous y êtes arrivé! Vous avez trouvé l'Oriole de Baltimore (voir Annexe A) et immortalisé son portrait à travers la lentille de votre caméra. Par quels processus cognitifs êtes-vous parvenus à focaliser votre attention pour apercevoir ce rare spécimen? Et quels sont les mécanismes neuronaux qui les sous-tendent?

L'attention sélective est une fonction mentale qui permet de diriger les ressources cognitives vers l'accomplissement d'un but, tout en ignorant les informations potentiellement non pertinentes. Il s'agit d'une habileté cognitive essentielle au fonctionnement quotidien de chaque individu. Il est nécessaire de réduire la surcharge d'informations sensorielles qui parvient au cerveau et ainsi optimiser les ressources et le traitement de l'information provenant de l'environnement. Toutefois, malgré l'importance accordée à ce type de contrôle attentionnel, les mécanismes neuronaux sous-jacents à l'attention sélective ne sont pas encore bien compris. Une proportion grandissante d'études utilisant des techniques de neuroimagerie révèle que les ondes cérébrales thêta, oscillant entre 4 et 8 Hz, seraient impliquées dans les processus de l'attention sélective. Leur activité dans la région fronto-centrale joue un rôle dans plusieurs fonctions mentales comme la mémoire de travail et le contrôle cognitif ainsi que différentes habiletés attentionnelles. Cependant, en raison des limites inhérentes aux études neurophysiologiques, les liens corrélationnels ne permettent pas d'établir une directionnalité causale. Grâce à l'avènement des techniques de neuromodulation, une validation empirique des hypothèses liant oscillations neuronales et attention sélective est possible en combinant l'électrophysiologie et la stimulation cérébrale non invasive. Cette technique permet

d'aller au-delà de l'inférence corrélationnelle puisqu'une manipulation directe des oscillations est effectuée.

Cette thèse propose de mieux comprendre l'implication des oscillations neuronales de fréquence thêta dans les mécanismes de l'attention sélective intermodale, chez des individus adultes neurotypiques, en combinant les techniques d'électroencéphalographie et de stimulation électrique transcrânienne à courant alternatif à partir de deux études expérimentales. La première étude électrophysiologique visait à identifier les dynamiques oscillatoires des rythmes thêta à l'aide d'une tâche d'indication auditive et visuelle et de l'électroencéphalographie. La seconde étude visait à tester le lien de causalité en employant la stimulation électrique transcrânienne à courant alternatif pour moduler les oscillations thêta au sein de la même tâche.

Le premier chapitre présente le contexte théorique de la thèse ainsi que les objectifs et hypothèses de recherche de chacune des études. Chaque étude, déclinée sous la forme d'un article de recherche, est présentée aux chapitres deux et trois. Enfin, le dernier chapitre propose un retour sur les résultats et conclusions des articles, de même qu'une interprétation globale de ceux-ci. Les limites et perspectives de cette thèse y seront également étayées.

CHAPITRE 1

Contexte théorique

1.1 Attention sélective intermodale

1.1.1 Définition

L'attention est une fonction cognitive complexe qui se décline en différentes composantes (Sohlberg & Mateer, 1987), lesquelles ont pour objectif commun d'orienter les ressources cognitives vers un objet spécifique (Lieury & Léger, 2020). Un objet (ou percept) représente l'unité de base attentionnelle. Il est défini comme un ensemble de caractéristiques que le cerveau perçoit comme provenant d'une même source externe (Duncan, 1984; Shinn-Cunningham, 2008). Cet objet peut prendre la forme d'une caractéristique physique, d'une situation ou d'un emplacement (Fiebelkorn & Kastner, 2020). L'attention est essentielle au fonctionnement quotidien de chaque individu puisqu'à tout instant, une grande quantité d'informations compétitives parvient au cerveau par différentes voies sensorielles. Il est alors nécessaire de faire le tri des stimuli afin d'être en mesure de percevoir, de réfléchir et d'agir de manière cohérente et contrôlée (Proctor & Vu, 2023d). La notion de sélection est intrinsèquement liée au concept d'attention (Enns & Trick, 2006). L'attention sélective constitue l'une des composantes attentionnelles opérationnalisant le filtrage des stimuli. Cette fonction cognitive permet de diriger son attention vers un stimulus spécifique, tout en écartant les autres stimuli non pertinents (Desimone & Duncan, 1995). La sélectivité attentionnelle se réalise grâce à différents processus qui sous-tendent le traitement préférentiel des informations potentiellement pertinentes et la suppression des distracteurs.

Différents termes sont employés dans la littérature scientifique pour préciser le contexte dans lequel l'attention sélective se déploie. Les termes « multi-modal », « inter-modal » et « trans-modal », de même que leurs équivalents avec le suffixe « sensoriel », réfèrent à la présentation de stimuli provenant de différentes modalités sensorielles (p. ex., auditive, visuelle ; Azaoui, 2019). De façon générale, les paradigmes utilisés présentent des stimuli issus de différents domaines sensoriels, de manière co-occurrence ou non. Cela permet d'étudier la façon dont l'attention sélective permet de focaliser les ressources cognitives vers un stimulus spécifique, par exemple en modalité visuelle, tout en inhibant les stimuli distracteurs d'un autre registre sensoriel, par exemple auditif. Dans le

cadre de la présente thèse, le terme « intermodal » sera utilisé. Le paradigme expérimental (voir section 1.1.6.) vise à évaluer si les processus de l'attention sélective sont les mêmes entre différentes modalités sensorielles. L'allocation partagée des ressources attentionnelles parmi les modalités ou l'interaction entre ces modalités n'a pas été étudiée dans cette thèse.

1.1.2 Origine

Une conception généralement acceptée de la nécessité de l'attention sélective réside dans l'idée que les ressources cognitives ne sont pas infinies (Broadbent, 1965; Kahneman, 1973; Treisman, 1964). La capacité du cerveau à traiter les informations transmises par les organes sensoriels étant limitée, notamment en termes d'énergie, un tri de ces informations est nécessaire. Lennie (2003) a élaboré un modèle de calcul du coût énergétique associé à l'activation des cellules neuronales chez l'humain. Comme la consommation énergétique d'un seul neurone est très élevée, le nombre de cellules pouvant être activées simultanément est relativement faible. Une allocation judicieuse des ressources cognitives est ainsi nécessaire puisqu'il n'est pas possible, d'un point de vue métabolique, de traiter toutes les informations sensorielles afférentes. L'attention sélective permettrait ainsi de réduire cette surcharge d'information pour permettre le traitement efficace des stimuli par les systèmes perceptifs.

D'autres chercheurs ont suggéré que le besoin de cette sélection provient plutôt des limites des systèmes moteurs efférents (Allport, 1987; Hommel, 2010; Olivers & Roelfsema, 2020). L'approche de la « sélection pour l'action » (*selection for action*) stipule que les ressources cognitives peuvent suffire à traiter les stimuli sensoriels, mais que les actions ne peuvent être déployées qu'une seule à la fois. Un couplage entre les caractéristiques sensorielles et motrices pertinentes est nécessaire et se réalise par l'entremise des mécanismes attentionnels. L'attention sélective permet donc de contrôler et de coordonner les actions en fonction des informations pertinentes et des buts de l'individu (Hommel, 2019).

Plus récemment, cette vision des capacités limitées du cerveau a été remise en question (Bruya & Tang, 2018). Lev-Ari et ses collaborateurs (2022) ont proposé que l'attention sélective se soit développée pour optimiser les interactions entre un individu et son environnement plutôt qu'en réponse à la contrainte imposée par les ressources cognitives limitées. Selon ces auteurs, la

sélectivité attentionnelle représenterait un avantage évolutif. L'attention sélective permet de sélectionner les stimuli les plus pertinents, par exemple lors de la recherche de nourriture, et d'éviter les distractions ou les menaces (p. ex. les prédateurs), ce qui procure un avantage biologique et évolutif.

1.1.3 Filtre attentionnel

La nécessité de trier les stimuli dans l'environnement a d'abord été illustrée par le célèbre problème du *cocktail party* (Cherry, 1953). Par l'entremise d'une série d'expériences, Cherry a montré qu'il est possible de filtrer les informations auditives dans un environnement bruyant pour se concentrer sur une seule conversation ou encore pour entendre notre nom dans une autre conversation. Dans le domaine visuel, la métaphore du *spotlight* (Posner, 1980) stipule que seuls certains éléments, lesquels se retrouvent sous ce « projecteur » attentionnel, sont mis en lumière, alors que les stimuli en périphérie demeurent dans l'ombre.

Plusieurs théories ont été développées afin d'expliquer comment ce filtre est mis en branle ou, plus spécifiquement, à quel moment ou à quel stade de la perception et du traitement de l'information cette sélection se déroule. La théorie de la « sélection hâtive » (*early selection*) stipule que la sélection des propriétés physiques (saillantes) des stimuli est réalisée précocement, c'est-à-dire avant la perception des autres informations. Les stimuli non sélectionnés sont donc filtrés, sans être traités (Broadbent, 1958). L'hypothèse du « filtre atténué » (*filter-attenuation theory*) propose plutôt que l'information non pertinente soit traitée, mais dans une moindre mesure (Treisman, 1960). Plutôt qu'être complètement écarté, le signal des distracteurs est amoindri. Enfin, l'approche de la « sélection tardive » (*late selection*) avance que tous les stimuli sont d'abord traités et analysés afin de les identifier et de les catégoriser. Ce n'est qu'après cette analyse complète que la sélection des éléments pertinents s'effectue (Deutsch & Deutsch, 1963; Duncan, 1980).

Une approche intermédiaire, celle de la « charge perceptive » (*perceptual load*), propose que le nombre d'éléments à traiter et la difficulté de la tâche à réaliser influencent le moment auquel sélection des informations se produit. Plus la quantité d'informations à traiter est élevée et la tâche est ardue, plus les ressources cognitives seront mobilisées hâtivement pour traiter les stimuli et sélectionner les plus pertinents. En revanche, une faible charge perceptive permettra une sélection

plus tardive et le traitement de tous les stimuli en raison de la disponibilité des capacités attentionnelles (Lavie, 1995; Lavie & Tsal, 1994). De façon similaire, le modèle de la hiérarchie inversée (*reverse hierarchy*) de Hochstein et Ahissar (2002) propose un traitement hiérarchique de l'information sensorielle. Selon cette approche, un filtrage initial des informations est réalisé rapidement dans les aires corticales de « haut niveau », offrant ainsi un aperçu des stimuli. Par la suite, et en fonction des exigences de la tâche, des mécanismes de rétroaction permettent de rediriger les ressources attentionnelles vers les détails plus précis.

1.1.4 Rôle de l'attention

L'un des aspects fondamentaux de l'attention sélective est la faculté de mobiliser les ressources attentionnelles pour anticiper un stimulus prévu, avant même son apparition (Foxy & Snyder, 2011). Cette préparation anticipée, décrite initialement par William James (1890/1950, cité dans Proctor & Vu, 2023b), offre des bénéfices comportementaux. Les travaux menés par Posner et ses collaborateurs (1980) ont permis de démontrer que le temps mis pour détecter un stimulus est réduit lorsqu'une information potentiellement pertinente est fournie au préalable, autrement dit lorsqu'un indice est donné quant à la position à laquelle apparaîtra la cible. Le focus attentionnel réduit en outre la variabilité des réponses comportementales, diminuant ainsi l'incertitude quant à la valeur exacte du stimulus (Prinzmetal et al., 1997). Sur le plan comportemental, l'attention sélective réduit le temps de réaction (RT) et améliore la précision des réponses, notamment dans des tâches de discrimination de stimuli (Henderson, 1991; Nakayama & Mackeben, 1989).

1.1.4.1 Perception

Il a été suggéré que les gains comportementaux découleraient d'une amélioration du traitement perceptif des informations sensorielles (Carrasco, 2011; Carrasco & Barbot, 2019). Les tenants de la théorie de l'« amplification du signal » (*signal-enhancement theory*) postulent que les états attentionnels préparatoires induits par des indices améliorent le traitement perceptif des stimuli (Verghese, 2001), soit en optimisant l'attribution des ressources cognitives (Gazzaley et al., 2005), soit en amplifiant les signaux sensoriels (Kerzel & Cong, 2021; Livingstone et al., 2017). En effet, lorsque les ressources attentionnelles sont dirigées vers les caractéristiques précises d'un stimulus, sa représentation neuronale est amplifiée (Buschman & Kastner, 2015). L'attention sélective est pour ainsi dire centrale à la perception (Carrasco, 2018; Carrasco & Barbot, 2019) puisque la

sélection des stimuli par l'entremise des mécanismes attentionnels influence quelles informations seront représentées dans le cerveau (Noyce et al., 2023). Par ailleurs, plusieurs études démontrent que les mécanismes attentionnels sont nécessaires pour permettre l'identification des stimuli (Lachter et al., 2004).

La vaste majorité des écrits s'intéressant aux liens entre l'attention sélective et la perception portent sur le domaine visuel. La perception concerne la capacité à détecter, à interpréter et à donner un sens aux informations visuelles de l'environnement. Des études ont démontré que les mécanismes de l'attention sélective améliorent la discrimination sensorielle (Lu & Doshier, 1998) et augmentent la sensibilité au contraste (Carrasco et al., 2004), à la taille (Anton-Erxleben et al., 2007) et à l'intensité perçue des stimuli (Carrasco & Barbot, 2019). L'attention sélective augmente également l'activité neuronale, notamment en termes de vitesse de transmission des signaux, dans des régions spécifiques du cortex visuel (Gazzaley et al., 2005).

L'attention sélective en modalité auditive procure également à des gains perceptifs (Fritz et al., 2007; Giard, 2000) que ce soit pour mieux entendre des sons, de les localiser dans l'espace, de les reconnaître et de les comprendre. Des avantages auditivo-perceptifs ont été décelés aux stades primaires du traitement de l'information sensorielle (Bidet-Caulet et al., 2010), ainsi que dans le cortex auditif primaire (Bidet-Caulet et al., 2007; Fritz et al., 2003; Lee & Middlebrooks, 2011) et secondaire (Jäncke et al., 1999; Lage-Castellanos et al., 2023).

Bien que l'attention sélective influence la perception dans d'autres domaines sensoriels, par exemple le toucher (Gomez-Ramirez et al., 2016; Müller & Giabbiconi, 2008; Schweisfurth et al., 2014) ainsi que le goût et l'odorat (Rolls, 2019), les travaux de la présente thèse porteront sur les domaines de l'audition et de la vision puisqu'ils demeurent à ce jour les mieux documentés.

1.1.4.2 Cognition

L'attention sélective joue également un rôle essentiel dans plusieurs processus cognitifs, notamment les fonctions mnésiques, la prise de décision et l'apprentissage. D'abord, la mémoire de travail, qui peut être définie comme la capacité de maintenir temporairement en mémoire des éléments qui feront l'objet d'une manipulation (D'Esposito et al., 1995), est grandement influencée par l'attention sélective (Ede & Nobre, 2023; Oberauer, 2019). La quantité d'éléments pouvant être

maintenus en mémoire étant limitée, l'attention sélective permet de prioriser les éléments le plus pertinents en fonction des objectifs. Par ailleurs, l'attention sélective sélectionne l'information qui sera encodée en mémoire à long terme et joue un rôle dans la façon dont cette information est récupérée (Chun & Turk-Browne, 2007). En effet, la récupération des souvenirs encodés en mémoire à long terme fait l'objet d'une compétition et il est nécessaire de réaliser un tri entre les informations qui feront l'objet d'un rappel (Eichenbaum, 2017).

L'attention sélective améliore également les habiletés de prise de décision en augmentant la rapidité et la précision des choix, les rendant ainsi plus certains (Zizlsperger et al., 2012). Par exemple, Moerel et ses collaborateurs (2021) suggèrent que l'attention sélective favorise le traitement des informations sensorielles pertinentes, ce qui facilite en retour la prise de décision. Enfin, il a été démontré que l'allocation délibérée des ressources attentionnelles vers des informations pertinentes, combinée à la suppression des distracteurs, facilite les apprentissages (Grossberg, 2005). À titre d'exemple, de récentes études ont mis en lumière que la classification des objets est simplifiée par l'attention sélective (Chua & Gauthier, 2016; Gao et al., 2024; Nosofsky & Hu, 2023). Lorsque les dimensions pertinentes des catégories font l'objet d'un traitement préférentiel, cela facilite en retour la classification et la généralisation des apprentissages dans différents contextes.

1.1.5 Processus attentionnels

1.1.5.1 Modes de sélection

Les écrits portant sur l'attention sélective proposent une taxonomie variée pour décrire la façon dont les ressources attentionnelles sont déployées. Le cadre conceptuel élaboré par Enns et Trick (2006) propose d'unifier cette terminologie au sein d'un modèle basé sur deux dimensions : (1) la nature des processus et (2) l'origine de la sélection.

La première dimension concerne la nature des processus de l'attention sélective et réfère à la notion de conscience (*awareness*). La sélection des informations peut être automatique (involontaire) ou contrôlée (volontaire). Dans le cas des processus automatiques, l'attention est dirigée sans impliquer de contrôle volontaire ou conscient dans la sélection des informations à traiter et elle est déclenchée par des facteurs externes. Les processus contrôlés, au contraire, nécessitent un effort

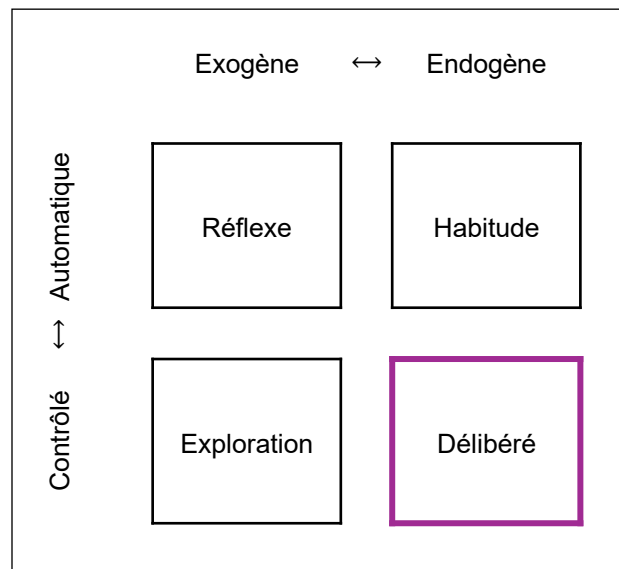
conscient pour réaliser le tri des informations afférentes. Cette distinction a initialement été proposée par Schneider et Shiffrin (1977), qui ont démontré, à travers une série d'expérimentations, qu'il existe une forme de détection automatique des stimuli et une recherche contrôlée, laquelle nécessite une attention active (Shiffrin & Schneider, 1977). Cette idée a également été portée plus largement par Anne Treisman (1980). La chercheuse estimait que les caractéristiques des stimuli sont captées automatiquement, mais qu'un processus distinct de contrôle volontaire est nécessaire pour bien percevoir les stimuli. Des études montrent par ailleurs une dissociation entre les mécanismes neuronaux qui sous-tendent l'attention et la conscience (Baier et al., 2020; Maier & Tsuchiya, 2021). Autrement dit, même si un stimulus n'est pas consciemment perçu, il peut quand même capter l'attention. L'attention peut opérer sans qu'un stimulus soit nécessairement conscient, et la conscience n'est pas toujours requise pour que l'attention soit dirigée vers un stimulus.

La seconde dimension désigne l'origine de la sélectivité attentionnelle, dont la distinction porte sur sa nature exogène ou endogène (Posner, 1980; Treisman & Gelade, 1980). Cette sélection peut être dirigée de manière exogène par les stimuli externes (ascendante ou *bottom-up*), par exemple selon leurs propriétés physiques comme la couleur et la forme. Par exemple, à la recherche d'un oiseau en forêt, son plumage de couleur orange vif contraste avec le feuillage verdoyant des arbres et captera rapidement notre attention. Les informations sensorielles sont alors triées selon la saillance de leur couleur. La sélection peut aussi être guidée de façon endogène par les intentions et les objectifs internes de l'individu (processus descendant ou *top-down*). Toujours à la recherche d'un passereau en nature, les bruits environnants sont filtrés pour tenter de repérer une mélodie précise. La représentation interne du chant de l'oiseau sera comparée à celle des autres oiseaux, jusqu'à parvenir à identifier précisément le sifflement du spécimen d'intérêt. Dans cette situation, le tri des informations sensorielles est réalisé en fonction d'un objectif et les ressources cognitives sont volontairement dirigées vers l'atteinte de ce but. L'attention sélective exogène et endogène présente par ailleurs des distinctions sur le plan fonctionnel, mais également sur le plan neuroanatomique (Proctor & Vu, 2023c).

Ainsi, quatre principaux modes de sélectivité attentionnelle sont identifiés (voir la figure 1.1). La *sélection automatique* peut se faire par l'entremise des réflexes et des habitudes, qui sont tous deux déclenchés par la présence de stimuli spécifiques dans l'environnement. Alors que les réflexes sont fondamentaux, les habitudes sont apprises et réfèrent à la notion d'objectif ou d'intention. La

sélection contrôlée est mise en branle par l'exploration et la délibération. L'exploration se réalise sans objectif spécifique, mais les ressources attentionnelles sont nécessaires pour permettre l'identification des stimuli. Enfin, la sélection délibérée se réalise en fonction des intentions des individus. Les travaux menés dans le cadre de la présente thèse portent spécifiquement sur la notion d'attention sélective délibérée.

Figure 1.1 Les 4 modes de sélection de l'information (adapté de Enns & Trick, 2006)



1.1.5.2 Suppression et facilitation

Le traitement sélectif de l'information est sous-tendu par deux mécanismes, à savoir la suppression et la facilitation. Ces processus modulent l'activité neuronale en réponse à un stimulus en comparaison avec l'activité cérébrale au repos, sans stimulation. Certains auteurs postulent que la suppression joue un rôle central dans la sélection de l'information, celle-ci étant déterminée uniquement par la suppression du traitement des signaux non pertinents (Gaspelin & Luck, 2018; Jensen & Mazaheri, 2010). Par exemple, il a été suggéré que la mise en place d'un « filtre de rejet » agirait en triant les stimuli sur la base de leurs caractéristiques non pertinentes et détournerait les ressources attentionnelles des distracteurs (Arita et al., 2012). En retour, le traitement des informations pertinentes en serait favorisé.

Le mécanisme de suppression agirait tant sur la connaissance anticipée de distracteurs que sur le traitement des informations non pertinentes (van Moorselaar & Slagter, 2020) en réduisant le traitement des signaux inutiles (Foxy et al., 1998; Foxy & Snyder, 2011; Kastner & Ungerleider, 2001). Noonan et ses collègues (2018) proposent que la suppression puisse être réalisée « directement », c'est-à-dire que les caractéristiques des stimuli correspondant aux informations non pertinentes reçoivent un traitement neuronal réduit dans les cortex sensoriels. La suppression peut également prendre place de manière secondaire ou subséquente au mécanisme de facilitation, lequel déclencherait des cascades de rétroaction inhibitrices (Buschman & Kastner, 2015). Enfin, la « suppression anticipée » correspond à la suppression préparatoire en lien avec la connaissance de stimuli non pertinents. Il a d'ailleurs été démontré que la connaissance anticipée de distracteurs potentiels offrirait des gains comportementaux (Chao, 2010; Ruff & Driver, 2006; Watson & Humphreys, 1997)

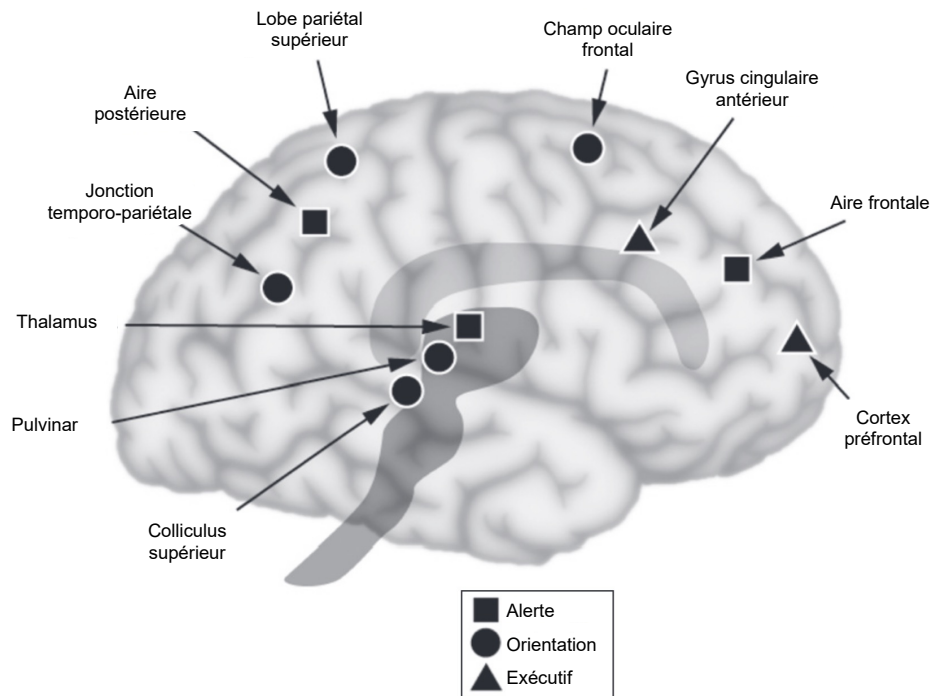
Le mécanisme de facilitation de l'attention sélective permet pour sa part d'optimiser le traitement des informations pertinentes, notamment en renforçant les circuits neuronaux impliqués dans l'analyse de ces stimuli et en augmentant la sensibilité ou l'efficacité des neurones (Buschman & Kastner, 2015; Corbetta & Shulman, 2002; Hillyard & Anllo-Vento, 1998; Kastner et al., 1999; Moran & Desimone, 1985). Par exemple, l'activité neuronale est davantage synchronisée dans les régions corticales responsables de l'analyse d'un stimulus spécifique, et ce, au détriment des aires cérébrales associées aux signaux distrayants. Cela s'avère essentiel dans un contexte de compétition neuronale (Buschman & Kastner, 2015). Ainsi, en orientant les ressources neuronales vers les aspects pertinents d'un stimulus, le mécanisme de facilitation permet de mieux détecter et d'identifier des objets spécifiques au sein d'un environnement complexe. Cette optimisation du traitement neuronal favorise ainsi une réponse plus rapide et plus précise aux stimuli pertinents (Corbetta & Shulman, 2002; Proctor & Vu, 2023c).

Relevons que les mécanismes de suppression et de facilitation relèveraient de mécanismes cognitifs distincts (Chelazzi et al., 2019; Noonan et al., 2016, 2018; van Moorselaar & Slagter, 2020), tant en modalité visuelle (Gazzaley et al., 2005, 2008) qu'auditive (Bidet-Caulet et al., 2010).

1.1.5.3 Réseaux attentionnels

Trois grands réseaux neuronaux sous-tendent les capacités attentionnelles : les systèmes d'alerte, d'orientation et exécutif (Petersen & Posner, 2012; Posner & Petersen, 1990). Ces réseaux sont distincts sur les plans fonctionnel (Yang & Mayer, 2014) et neuroanatomique (Petersen & Posner, 2012), mais s'influencent mutuellement (Callejas et al., 2004; Fan et al., 2009). Le *réseau d'alerte* réfère à la mise en place et au maintien d'un état attentionnel propice à l'accomplissement d'une tâche, communément nommé vigilance. Les régions frontales, pariétales et thalamiques sont sollicitées dans le réseau d'alerte. Le système neurochimique noradrénergique, initié principalement dans le locus coeruleus, joue un rôle important dans l'alerte. Par ailleurs, le *réseau d'orientation* de l'attention, qui sous-tend la sélection des stimuli, sollicite le lobe pariétal, la jonction temporo-pariétale et les champs oculaires frontaux, de même que des régions mésencéphaliques et thalamiques, tout en étant influencé par le système cholinergique. Enfin, le *réseau exécutif*, qui est impliqué dans des fonctions plus complexes comme la détection d'erreur, la résolution de conflits et la préparation des réponses, sollicite le cortex cingulaire antérieur (ACC) et le cortex préfrontal. On relève également l'implication de la voie mésocorticolimbique du système dopaminergique de l'aire tegmentale ventrale (Fan et al., 2009; Posner et al., 2013). Selon le modèle de Peterson et Posner (2012), l'attention sélective serait prise en charge à la fois par les réseaux d'orientation et exécutif, lesquels sollicitent principalement les aires fronto-pariétales (Buschman & Kastner, 2015; Corbetta & Shulman, 2002; Menon & D'Esposito, 2022; Yantis, 2008), mais également des régions thalamiques, comme le noyau pulvinar, et mésencéphaliques, comme le colliculus supérieur (Fiebelkorn & Kastner, 2020). La figure 1.2 illustre les régions corticales et sous-corticales impliquées dans les trois grands réseaux attentionnels.

Figure 1.2 Régions cérébrales impliquées dans les trois grands réseaux attentionnels (adapté de Posner et al., 2013)

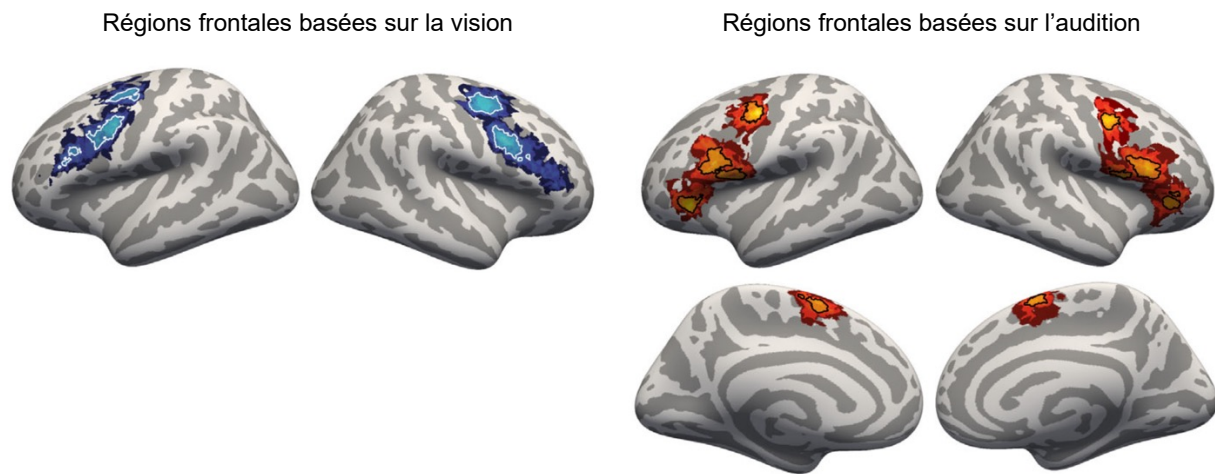


Le réseau fronto-pariétal module l'activité des cortex sensoriels et favorise le traitement des informations potentiellement pertinentes, et ce, au détriment des distracteurs (Scolari et al., 2015). Il se subdivise en deux sous-réseaux : ventral et dorsal. Le réseau fronto-pariétal ventral, latéralisé dans l'hémisphère droit et composé de l'insula, de la jonction frontale inférieure, du gyrus supramarginal et du gyrus temporal supérieur (Menon & D'Esposito, 2022), sous-tend la sélection réflexe et habituelle des stimuli, de manière exogène. Le réseau fronto-pariétal dorsal, qui comprend les champs oculaires frontaux, la jonction frontale inférieure, le sillon intrapariétal et le lobule pariétal supérieur, le gyrus angulaire, l'aire visuelle 3 A et l'aire visuelle temporale moyenne (Menon & D'Esposito, 2022), est pour sa part impliqué dans la sélection des stimuli et des réponses selon d'un mode exploratoire et délibéré (Bowling et al., 2020; Corbetta & Shulman, 2002), c'est-à-dire endogène. L'activation du réseau fronto-pariétal dorsal est étroitement liée au déploiement des états attentionnels préparatoires efficaces, notamment à la suite de la présentation d'un indice et tout au long de la période préparatoire (Macaluso & Doricchi, 2013).

Bien que l'identification du réseau fronto-pariétal comme sous-tendant l'attention sélective ait émergé d'études réalisées principalement dans le domaine visuel, ce réseau serait également

sollicité par d'autres modalités sensorielles (Buschman & Kastner, 2015; Guan et al., 2023). Noyce et ses collaborateurs (2023) soutiennent que le réseau fronto-pariétal est impliqué dans le domaine auditif. Des régions spécifiques du cortex frontal sont activées en attention auditive, lesquelles diffèrent de l'attention visuelle, mais sont néanmoins sollicitées et impliquées dans le réseau fronto-pariétal (voir la figure 1.3). Cette proposition a notamment été mise en évidence dans une étude réalisée par Salo et ses collaborateurs (2017). Les résultats de cette étude révèlent que lorsque les participants déploient leur attention de manière spécifique vers des stimuli auditifs ou visuels, des régions distinctes du cortex frontal modulent des aires sensorielles spécifiques.

Figure 1.3 Régions frontales spécifiques à la vision et à l'audition dans le réseau fronto-pariétal (adapté de Noyce et al., 2023)



Ainsi, il existe deux réseaux complémentaires, à savoir un réseau basé sur la vision et un réseau basé sur l'audition (Guan et al., 2023), trouvant possiblement une origine commune dans la région frontale. En effet, les régions frontales joueraient un rôle clé dans le contrôle cognitif et le déploiement des ressources attentionnelles (Carter & Krug, 2012; Petersen & Posner, 2012). Le rôle central des régions frontales dans la modulation du réseau fronto-pariétal concorde avec le modèle de l'attention en « hiérarchie inversée » de Hochstein et Ahissar (2002). Selon ce modèle, le filtre attentionnel sélectionne les informations pertinentes selon un niveau d'abstraction plus élevé, dans les cortex frontal et pariétal, puisqu'il s'agit de régions activées en fonction de catégories plus abstraites. Par la suite, les régions responsables du traitement sensoriel primaire sont sollicitées pour l'analyse des détails (Buschman & Kastner, 2015).

L'hypothèse d'un contrôle attentionnel supramodal a également été mise de l'avant par plusieurs auteurs (Hou & Liu, 2012; Klemen & Chambers, 2012; Macaluso, 2010; Martín-Loeches et al., 1997). Cette hypothèse fait référence à la capacité du cerveau à diriger l'attention entre différentes modalités sensorielles en utilisant des mécanismes communs. Des données montrent qu'il existe des processus neuronaux spécifiques qui soutiennent cette coordination attentionnelle entre modalités. Par exemple, l'étude de Spagna et al. (2015) montre que le contrôle exécutif de l'attention est généralement supramodal, c'est-à-dire qu'il sollicite des ressources partagées entre les modalités visuelles et auditives, suggérant que le contrôle de l'attention dépasse les frontières sensorielles unimodales afin de mieux déployer les ressources attentionnelles.

Comme discuté précédemment, le cortex frontal, et plus spécifiquement la zone fronto-centrale, dont fait partie la ligne frontale médiane, est impliqué dans le déploiement de l'attention sélective (Petersen & Posner, 2012). Une région clé de la zone fronto-centrale est l'ACC en raison de son rôle dans le contrôle cognitif, la régulation émotionnelle et la prise de décision (Gasquoin, 2013; Onoda et al., 2017). L'ACC est aussi impliqué dans la détection des conflits entre des réponses incompatibles (van Noordt et al., 2017; van Veen & Carter, 2002). Ces processus sont essentiels à la fois pour la cognition et la perception, permettant une gestion efficace des ressources attentionnelles. La région fronto-centrale est considérée comme étant le siège de la modulation de l'attention sélective (Mansouri et al., 2009; Paus, 2001; Womelsdorf et al., 2010), car elle permet de filtrer les informations non pertinentes et d'optimiser les réponses cognitives afin qu'elles soient adaptées à des situations complexes.

1.1.6 Mesure

1.1.6.1 Paradigme d'indication

L'attention sélective peut être sollicitée à l'aide d'un paradigme d'indication dans lequel un indice offre des informations potentiellement pertinentes pour la réalisation d'une tâche subséquente. Typiquement, pour chaque essai, un indice est fourni, suivi d'une période préparatoire, puis d'un stimulus cible. Dans les paradigmes d'indication, plusieurs paramètres peuvent être ajustés, tels que la nature et le type d'indices, le délai entre la présentation de l'indice et celle de la cible, ainsi que la façon dont les cibles sont présentées.

Les indices peuvent prendre deux formes (Proctor & Vu, 2023c). Les indices exogènes, souvent qualifiés de périphériques en raison de leur apparition en périphérie de la cible, sont généralement composés d'un stimulus visuel simple et saillant. Leur apparition oriente rapidement et de manière involontaire les mécanismes attentionnels vers l'endroit où une cible va apparaître (Posner, 1980). Les indices endogènes ou symboliques (p. ex., une image, une ligne ou un son), quant à eux, possèdent une signification et orientent les processus attentionnels lentement et de façon volontaire (Jonides & Irwin, 1981). Par exemple, les indices symboliques peuvent inciter à se concentrer sur des caractéristiques précises des stimuli afin de mieux les discriminer, ce qui permet de se préparer à la tâche à accomplir.

Classiquement, les paradigmes d'indication visuospatiaux comparent des indices informatifs de type valides (congruents), invalides (incongruents) et neutres (Posner, 1980). Dans le cas des indices informatifs valides, l'endroit d'apparition de l'indice ou encore la modalité sensorielle indiquée correspond à celle de la cible (p. ex., indice visuel – cible visuelle). En revanche, les indices informatifs invalides apparaissent dans un endroit différent ou indiquent une modalité ne correspondant pas à celle des stimuli cibles (p. ex., indice visuel – cible auditive). Les indices invalides sont introduits pour s'assurer que les participants utilisent les indices attentionnels. En effet, la performance est moindre avec ce type d'indice. Cette approche permet d'étudier les effets de l'orientation et du désengagement de l'attention dans l'espace visuel. La comparaison valide – invalide sert souvent à évaluer les coûts et bénéfices de l'orientation attentionnelle dans le domaine visuel, où l'attention doit être désengagée, puis réorientée (Posner & Cohen, 1984; Vossel et al., 2006).

Dans les tâches intermodales, il est fréquent d'utiliser trois types d'indices symboliques : informatifs valides, informatifs invalides et non informatifs (ou neutres). Les indices non informatifs n'apportent aucune indication sur la tâche subséquente. Cette approche permet une analyse plus nuancée des processus attentionnels entre différentes modalités sensorielles. L'ajout d'indices non informatifs permet la manipulation expérimentale de l'attention sélective. De ce fait, la comparaison des conditions pour lesquelles une préparation est possible (indice informatif) à celles où elle ne l'est pas (indice non informatif) offre un aperçu des mécanismes de l'attention sélective. De plus, cela offre un point de référence pour évaluer séparément les bénéfices de l'orientation attentionnelle et les coûts du désengagement. Au global, des réponses plus rapides et plus précises

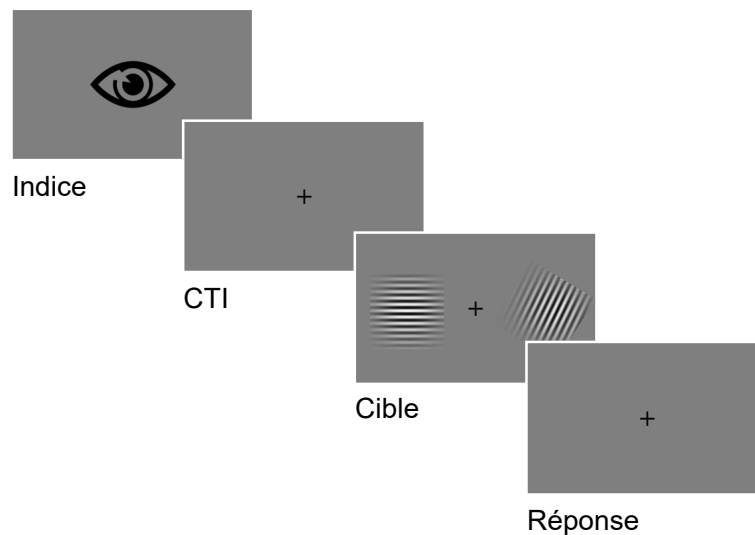
sont attendues en présence d'indices informatifs valides en comparaison aux indices invalides (Posner, 1980) et non informatifs (Chica et al., 2013; van Diepen & Mazaheri, 2017).

La période préparatoire, laquelle survient entre la présentation d'un indice et l'apparition d'un stimulus cible (*cue-target interval*; CTI), est un paramètre important des paradigmes d'indication puisqu'elle permet le déploiement des processus de l'attention sélective. En présence d'indices endogènes, l'attention est dirigée de manière lente, mais soutenue durant la période préparatoire (Moehler & Fiehler, 2018). Ainsi, la durée de cette période doit être suffisamment longue, généralement plus de 800 ms en modalité visuelle (Yamaguchi et al., 1994), pour permettre le déploiement attentionnel (Chica et al., 2013). Par ailleurs, une étude a démontré que la performance comportementale en modalité auditive dans un paradigme d'indication s'améliore à mesure que la durée de la période préparatoire augmente, et ce jusqu'à 2000 ms (Holmes et al., 2018). Il est également important de considérer la période réfractaire psychologique dans la durée de la période préparatoire, soit l'intervalle de temps pendant lequel les ressources cognitives sont sollicitées à traiter le premier stimulus (indice). Cette période réfractaire est généralement courte (moins de 500 ms). En d'autres mots, la période préparatoire doit être suffisamment longue pour limiter l'interférence causée par le traitement de l'indice sur le traitement de la cible (Pashler, 1994).

Enfin, au sein d'un paradigme d'indication intermodal, il est possible de paramétrer la présentation des stimuli cibles. Lorsque ceux-ci sont présentés de manière unimodale, c'est-à-dire dans une seule modalité sensorielle et sans distracteurs co-occurents, cela permet de cibler précisément le déploiement des ressources attentionnelles vers le traitement des informations pertinentes (van Diepen & Mazaheri, 2017). Les mécanismes qui sous-tendent l'effet de facilitation sont ainsi sollicités et isolés (Awh et al., 2003; Noonan et al., 2016), c'est-à-dire en l'absence des mécanismes de suppression des informations non pertinentes.

Le paradigme d'indication intermodal employé dans la présente thèse est adapté de celui de l'étude de Foxe et ses collaborateurs (2014). À chaque essai, un indice symbolique (informatif valide, informatif invalide ou non-informatif) est suivi d'une période préparatoire menant à une tâche cible de discrimination perceptive. Les stimuli cibles sont unimodaux, soit auditifs ou visuels. La figure 1.4 montre un exemple d'essai pour la modalité visuelle, en présence d'un indice informatif valide.

Figure 1.4 Essai avec un indice informatif valide (visuel) à une tâche cible visuelle.



1.1.6.2 Mesure de la performance comportementale

L'attention sélective améliore le traitement de l'information sensorielle en orientant les ressources cognitives vers les caractéristiques pertinentes des stimuli, ce qui réduit le temps de traitement. Ce dernier est généralement mesuré par le RT et exprimé en millisecondes (ms), reflétant ainsi l'efficacité de l'attention sélective. De plus, le déploiement des ressources attentionnelles vers une modalité spécifique permet d'améliorer la précision du traitement, ce qui se reflète dans l'exactitude ou le nombre de bonnes réponses obtenues.

Or, l'efficacité de certains processus cognitifs, notamment l'attention sélective, se définit à la fois en termes de temps et d'exactitude des réponses puisqu'ils trouvent origine dans un même processus. On parle alors d'un compromis vitesse-précision, c'est-à-dire que les participants doivent réaliser la tâche le plus rapidement possible, sans faire d'erreur, et trouver un juste milieu entre le temps et l'exactitude des réponses (Proctor & Vu, 2023b). En général, le RT des réponses incorrectes est plus rapide que celui des réponses correctes (Ollman, 1966). La combinaison de la vitesse d'exécution et de la précision offre alors une mesure plus globale et plus juste de la performance à la tâche (Vandierendonck, 2017). Plusieurs méthodes ont été proposées afin de combiner le RT et précision. La mesure de Townsend et Ashby (1978), le score d'efficacité inversé

(*inverse efficiency score*; IES), est parmi les mesures les plus fréquemment utilisées (Vandierendonck, 2017). L'équation de l'IES est la suivante :

$$IES = \frac{RT}{1 - PE}$$

où RT correspond au temps de réaction moyen des réponses correctes d'un participant dans une condition et PE correspond à sa proportion d'erreurs (nombre d'essais erronés par rapport au nombre total d'essais dans une condition donnée). L'IES peut être interprété comme le RT corrigé pour les erreurs. Autrement dit, plus l'IES est élevé, moins la performance était efficiente. Une étude de simulation comparant différentes méthodes a révélé que l'IES était parmi les plus efficaces pour détecter l'effet comportemental du RT et de l'exactitude des réponses, en plus de fournir un résultat valide. Cette méthode propose également un calcul assez simple et direct du RT et de l'exactitude des réponses (Vandierendonck, 2017).

1.1.6.3 Électrophysiologie

L'une des méthodes les plus couramment utilisées pour mesurer les processus sous-jacents à l'attention sélective et les gains comportementaux associés est l'électroencéphalographie (EEG) (Proctor & Vu, 2023b). Cette technique, dont les mécanismes sont présentés en détail à la section 1.2.6, permet d'enregistrer l'activité électrique simultanée de plusieurs milliers de neurones. Comme les processus cognitifs se déploient rapidement, de l'ordre du millième de seconde, l'EEG permet de capturer leur dynamique en temps réel, en plus d'offrir une mesure directe de l'activité neuronale (Cohen, 2014b).

Une approche largement répandue en électrophysiologie porte sur l'analyse des potentiels évoqués ou liés aux événements (*event-related potentials*, ERPs), qui reflètent des variations dans l'activité électrique du cerveau en lien avec la présentation d'un stimulus (Gable et al., 2022). Ainsi plusieurs essais sont moyennés pour obtenir un ERP (Luck & Hillyard, 1994), soit une mesure précise du déroulement temporel de l'activité électroencéphalographique entre la présentation d'un stimulus et une réponse ou une composante. Différentes composantes ERP ont été associées aux mécanismes attentionnels. Les variations positives sont désignées par la lettre « P » et les variations négatives, par la lettre « N » (Luck, 2014). La composante NP80 (ou C1), constituée d'un complexe négatif

et positif apparaissant 80 ms après l'apparition du stimulus, est suivie par la P1, qui apparaît entre 80 et 130 ms post-stimulus, et la N1, qui apparaît entre 100 et 200 ms après l'évènement. Ces composantes reflètent le traitement sensoriel. Par exemple, l'ERP P1 est surtout observé dans les régions pariéto-occipitales dans les tâches visuelles et est modulé selon la localisation spatiale du stimulus (Hillyard & Anllo-Vento, 1998). La composante N1 est présente à la fois en modalité visuelle et auditive et est associée à l'attention sélective puisqu'elle est amplifiée lorsque les ressources cognitives sont déployées vers un stimulus pertinent (Vogel & Luck, 2000). La composante P2, survenant autour de 200 ms après l'apparition du stimulus dans les aires fronto-centrales, est associée à la détection du changement dans l'environnement sensoriel. La N2, généralement observé entre 200 et 300 ms post-stimulus, est associée à la suppression des réponses, lorsque localisée dans les régions frontales, et au focus attentionnel, lorsque située dans les régions postérieures (Luck, 2014). Finalement, l'ERP P3 survient entre 330 et 600 ms après le stimulus, est maximal dans les aires centrales, et est impliqué dans le traitement des informations pertinentes, particulièrement dans les tâches attentionnelles (Hillyard, 1985).

En plus de l'étude des ERPs, il est également possible d'explorer les oscillations neuronales, ces fluctuations rythmiques de l'activité électroencéphalographique. Les rythmes neuronaux, contrairement aux ERPs, ne sont pas nécessairement déclenchés par un stimulus et sont plutôt associés à des fonctions cognitives, ce qui permet de cibler plus précisément les processus qui les sous-tendent (Bastiaansen et al., 2012). En raison de leur pertinence dans l'étude des mécanismes de l'attention sélective, les oscillations neuronales feront l'objet de la prochaine section.

1.2 Oscillations neuronales

1.2.1 Définition

Les oscillations neuronales jouent un rôle central dans la communication intercellulaire du système nerveux central (SNC). Les neurones dans le cerveau interagissent via des échanges chimiques et électriques. L'activité neuronale peut être rythmique, c'est-à-dire que tout comme le mouvement des vagues observable à la surface de l'eau, elle peut suivre une forme de périodicité et de régularité (Buzsáki & Draguhn, 2004). Les oscillations neuronales, ou ondes cérébrales, sont omniprésentes dans différentes parties du cerveau (Doelling & Assaneo, 2021) et visibles à plusieurs niveaux de l'organisation du SNC (Gable et al., 2022). Au niveau microscopique, on observe des mouvements

membranaires oscillatoires et une transmission de l'influx nerveux qui peut suivre un rythme. À l'échelle intermédiaire ou mésoscopique, des groupes de neurones peuvent synchroniser leur activité neuronale de manière à produire des ondes. Au niveau macroscopique, la communication entre différentes régions du cerveau suit une rythmicité en synchronisant leur activité (Cohen, 2014b). Fait intéressant, les oscillations neuronales sont également observées chez de nombreuses espèces animales (Doelling & Assaneo, 2021), ce qui laisse croire que les rythmes neuronaux présentent un certain avantage évolutif (Buzsáki & Draguhn, 2004). Avant d'explorer plus en profondeur les oscillations neuronales, il importe d'aborder les paramètres qui les caractérisent afin de favoriser la compréhension.

1.2.2 Paramètres

Les oscillations sont principalement caractérisées par trois paramètres. Le paramètre de puissance, se mesurant en volts (V), permet de décrire la force de l'activité électrique ou des décharges neuronales. Il s'agit de la somme des potentiels postsynaptiques, soit une forme de réaction d'un neurone en réponse à un signal provenant d'un autre neurone (Wang, 2010). La fréquence, paramètre mesuré en hertz (Hz), représente le nombre de changements de polarité électrique dans un temps donné et représente la vitesse d'une oscillation. Une façon imagée d'illustrer ce concept est de taper rapidement dans ses mains pendant une seconde. Généralement, il est possible de réaliser trois ou quatre claquements, ce qui correspond grossièrement à un rythme de 4 cycles par secondes. La périodicité des oscillations neuronales peut être décrite par des pics et des creux (cycles) d'activité neuronale, qui suivent une fonction sinusoïdale. La fréquence hertzienne décrit donc le nombre de cycles par seconde. Les oscillations neuronales sont traditionnellement divisées en cinq types d'ondes cérébrales qualifiées selon leur fréquence : delta (0-4 Hz), thêta (4-8 Hz), alpha (8-12 Hz), bêta (12-30 Hz) et gamma (30-80 Hz). Enfin, le paramètre de phase correspond à une position spécifique sur l'onde neuronale à un instant donné, indiquant le point précis dans le cycle de l'oscillation où se trouve l'activité neuronale. Ce paramètre est souvent mesuré en degrés (de 0° à 360°) ou en radians (de 0 à 2π), ce qui permet de situer chaque point de l'onde, qu'il s'agisse d'un pic, d'un creux ou d'un point intermédiaire. La phase est importante pour comprendre comment les oscillations neuronales de différentes régions cérébrales se synchronisent entre elles (Cohen, 2014b).

Récemment, Cole et ses collaborateurs (2017) ont examiné la forme des oscillations neuronales et on conclut qu'elles ne suivent pas toutes une fonction sinusoïdale. Ces différentes formes seraient par ailleurs liées à des fonctions cognitives spécifiques. Par exemple, les ondes bêta impliquées dans les fonctions motrices seraient en forme de dent de scie, c'est-à-dire que leur amplitude augmenterait rapidement, puis diminuerait de manière moins drastique. Les auteurs proposent d'inclure la forme des oscillations comme paramètre supplémentaire dans l'étude et l'analyse des rythmes corticaux.

1.2.3 Nature

1.2.3.1 État du cerveau

Les oscillations neuronales corticales et sous-corticales diffèrent en fonction de l'état du cerveau. Dans une étude pionnière portant sur l'EEG chez l'humain, Hans Berger (1929) a démontré que les ondes alpha étaient modulées en fonction de l'état d'éveil. Le chercheur a observé que ces rythmes étaient prédominants lorsque les individus fermaient les yeux, et qu'ils se retrouvaient dans un état de repos, et disparaissaient à l'ouverture des paupières, à l'éveil, suggérant le caractère non statique des oscillations neuronales. Il est bien établi aujourd'hui que l'activité oscillatoire varie selon le niveau de vigilance, d'attention ou d'engagement cognitif. Relevons que les oscillations de différentes fréquences sont présentes en même temps dans le signal EEG et que plusieurs rythmes peuvent contribuer aux mêmes fonctions perceptives et cognitives, selon leur localisation, par exemple (Cohen, 2014b; Herrmann et al., 2016).

1.2.3.2 Rythmes évoqués, induits et activité d'arrière-plan

Les rythmes neuronaux peuvent différer en fonction d'un événement précis. L'activité électrique oscillatoire se distingue de l'activité évoquée (ou ERP, sujet abordé à la section 1.1.7.3). Alors que l'activité évoquée est déclenchée par un stimulus spécifique, l'activité oscillatoire n'est pas nécessairement liée à un événement précis. L'activité évoquée a longtemps été considérée comme la composante la plus pertinente du signal EEG puisqu'elle reflète la façon dont le cerveau réagit et traite un stimulus en particulier. Les diverses oscillations dans le signal EEG étaient plutôt associées à du bruit, sans intérêt, ou encore associées à des états pathologiques comme l'épilepsie (Buzsáki & Draguhn, 2004). Plus récemment, un regain d'intérêt pour les oscillations neuronales

est observable à la suite du constat général que l'ERP n'est pas l'unique composante pertinente du signal EEG (Bastiaansen et al., 2012; Cohen, 2014b).

Dans l'analyse de l'activité électrique du cerveau, il est possible de distinguer les fluctuations neuronales évoquées et induites (Kalcher & Pfurtscheller, 1995). L'activité évoquée est temporellement liée à un stimulus, en plus d'être verrouillée en phase avec celui-ci (*phase-locked*), c'est-à-dire que l'activité neuronale est synchronisée avec celle du stimulus (Thut et al., 2011). L'activité induite n'est pour sa part pas alignée avec un événement précis, ou non verrouillée en phase (*non-phase-locked*), bien qu'elle puisse y contribuer significativement et y être liée dans le temps (Cohen, 2014b). Il a été suggéré que l'activité induite est le reflet de la synchronisation neuronale (Bastiaansen et al., 2012) et qu'elle est liée à la présence d'oscillations neuronales (Donner & Siegel, 2011; Tallon-Baudry & Bertrand, 1999). Dans le domaine de la cognition et plus spécifiquement de l'attention, on pense que ces rythmes non verrouillés en phase sont impliqués dans des mécanismes de haut niveau (David et al., 2006; Deiber et al., 2007; Donner & Siegel, 2011; Karakaş, 2020). Des données récentes suggèrent un rôle distinct de l'activité induite dans le contrôle cognitif (McKewen et al., 2020). Enfin, il existe également une activité oscillatoire dite « d'arrière-plan », laquelle est généralement observée durant l'EEG au repos (*resting-state*) (Freeman, 2004).

Une autre distinction entre les signaux évoqués et induits réside dans leurs propriétés statiques. Les ERPs sont considérés comme « stationnaires » puisque l'activité neuronale ne varie pas à chaque présentation d'un stimulus donné. Il est alors possible de moyenner tous les essais pour dégager la réponse neuronale du bruit. En revanche, l'activité induite n'est pas nécessairement stationnaire; la phase varie d'essai en essai, notamment en fonction des exigences de la tâche (Bastiaansen et al., 2012). Lorsque les essais sont moyennés, cela résulte en une perte de signal. En effet, bien que la dynamique oscillatoire soit modulée par les stimuli ou les tâches, leur activité n'est pas reflétée dans les ERPs (Cohen, 2014b). D'autres techniques d'analyse sont donc nécessaires pour étudier l'activité neuronale induite.

1.2.4 Rôle des oscillations neuronales

Bien qu'il n'existe pas de réponse claire quant à la fonction des oscillations neuronales, un corpus substantiel d'études soutient l'hypothèse d'un rôle fonctionnel, tant sur le plan du développement de réseaux neuronaux, de la transmission et de la communication neuronale ainsi que dans différentes fonctions perceptives et cognitives (Başar et al., 2001; Bastiaansen et al., 2012; Schroeder & Lakatos, 2009; Uhlhaas et al., 2010; Varela et al., 2001; Wang, 2010).

1.2.4.1 Atypies oscillatoires

Une première façon d'appréhender l'importance des oscillations neuronales dans le fonctionnement cognitif est d'examiner les cas où ces oscillations sont perturbées (Herrmann et al., 2013). Les recherches récentes montrent que des patrons dysfonctionnels dans les oscillations neuronales sont associés à diverses conditions, comme le trouble du spectre de l'autisme (TSA), le trouble du déficit de l'attention / hyperactivité (TDA/H), la schizophrénie et l'épilepsie (Uhlhaas & Singer, 2006), pour lesquelles les problèmes d'attention sont également prédominants (McLoughlin et al., 2022; Proctor & Vu, 2023a). Cette relation souligne ainsi le rôle fondamental des oscillations dans la cognition. Des dysfonctionnements, comme la désynchronisation des oscillations neuronales ou, au contraire, un excès de synchronie, peuvent affecter le traitement de l'information sensorielle, la communication neuronale entre les régions du cerveau et la modulation de l'attention (Başar, 2013; McLoughlin et al., 2022; Michelini et al., 2022; Uhlhaas et al., 2010; Uhlhaas & Singer, 2006).

Par exemple, dans le TDA/H, des atypies quant aux oscillations alpha et thêta se manifestent particulièrement dans les régions fronto-centrales et pariéto-occipitales, impactant en retour les capacités en attention sélective. L'étude de Michelini et al. (2022) révèle qu'une augmentation insuffisante de la puissance thêta lors de tâches de traitement des stimuli limite la mobilisation efficace des ressources attentionnelle, alors qu'une réduction moindre de la puissance alpha est associée à des difficultés dans la suppression des stimuli distracteurs. Des particularités oscillatoires sont également retrouvées dans le TSA. La désynchronisation de certaines ondes cérébrales contribuerait aux particularités perceptives retrouvées dans cette condition, par exemple en limitant la coordination et la communication entre les réseaux neuronaux impliqués dans le traitement et l'intégration des informations sensorielles (Simon & Wallace, 2016). Enfin, une

synchronie trop importante des oscillations neuronales est associée à plusieurs conditions comme la schizophrénie (Hirano & Uhlhaas, 2021; Lee et al., 2003) et l'épilepsie (Venables et al., 2009).

1.2.4.2 Transmission de l'information et communication neuronale

L'activité rythmique des neurones est impliquée dans le fonctionnement global du cerveau en coordonnant l'activité des différentes régions cérébrales (Buzsáki & Draguhn, 2004; Siegel et al., 2012). L'un des mécanismes explicatifs de la communication neuronale est celui de la cohérence de phase (Fries, 2005). Lorsque les oscillations de deux régions sont synchronisées dans le temps, et donc en phase, cela maximise les chances qu'un signal envoyé par une région soit bien reçu par l'autre. Ce phénomène se produit lorsque plusieurs régions cérébrales atteignent un état d'excitabilité élevé en même temps, facilitant ainsi l'échange d'informations. Grâce à cette synchronisation, le cerveau peut activer et connecter temporairement des réseaux neuronaux en fonction des besoins cognitifs, ce qui optimise le traitement des informations sensorielles (Thut et al., 2012). Cette cohérence de phase est essentielle à certaines fonctions cognitives comme l'attention sélective (Fries, 2015).

Diverses fréquences sont associées à des fonctions comportementales et cognitives spécifiques (Başar et al., 2001). L'origine, la réponse aux stimuli et aux exigences de la tâche varient également selon les ondes cérébrales (Thut et al., 2012). Par exemple, alors que la communication entre des aires corticales proximales est assurée par des oscillations de hautes fréquences, la communication entre des régions distales est sous-tendue par des oscillations de basses fréquences (Herrmann et al., 2016).

1.2.4.3 Perception et cognition

Des changements dans l'activité rythmique du cerveau ont été associés à une myriade de fonctions perceptives et cognitives. De façon générale, un profil d'oscillations de hautes fréquences (> 30 Hz), se synchronisant dans des réseaux neuronaux locaux, est lié au traitement de l'information sensorielle. Les oscillations de basses fréquences (< 30 Hz) seraient pour leur part davantage liées à des processus cognitifs de haut niveau et favoriseraient le partage des informations à travers des régions cérébrales distantes (Siegel et al., 2012; von Stein & Sarnthein, 2000).

L'intégration multisensorielle (Keil et al., 2014), la mémoire de travail (D'Esposito & Postle, 2015; Pavlov & Kotchoubey, 2022; Roux & Uhlhaas, 2014), les processus mnésiques (Düzel et al., 2010; Hanslmayr & Staudigl, 2014) et l'attention (Calderone et al., 2014; Clayton et al., 2015; Frey et al., 2015) sont autant de fonctions qui ont été liées à une ou plusieurs oscillations neuronales dans différentes régions du cerveau. Plusieurs revues de la littérature scientifique ont par ailleurs étayé ces liens (p. ex., voir Başar et al., 2001; Ward, 2003).

1.2.4.4 Attention sélective

Les rythmes corticaux ont été associés aux mécanismes de l'attention sélective, processus cognitif au cœur de la présente thèse (Calderone et al., 2014; Cavanagh & Frank, 2014; Clayton et al., 2015; Frey et al., 2015). L'identification d'une fréquence oscillatoire spécifique à ce processus cognitif est utile puisque cela rend possible la modulation de l'activité neuronale afin d'établir une relation de causalité et, possiblement, d'améliorer le comportement correspondant (Bergmann & Hartwigsen, 2021; Vosskuhl et al., 2018). Différentes bandes de fréquence ont été identifiées comme jouant un rôle dans l'attention sélective, plus spécifiquement les oscillations alpha (8-12 Hz) et, récemment, thêta (4-8 Hz).

1.2.4.4.1 Ondes alpha

Les oscillations de fréquence alpha (8 à 14 Hz) ont fait l'objet de nombreuses études portant sur les mécanismes électrophysiologiques de l'attention sélective. Il a été démontré que ces ondes sont impliquées dans l'attention, notamment quant au processus de suppression des informations sensorielles non pertinentes (van Diepen et al., 2019), ce qui a conduit à l'élaboration de l'hypothèse de la « suppression alpha » (Kelly et al., 2006), soit un mécanisme de suppression qui joue un rôle central dans le filtrage des informations (Jensen & Mazaheri, 2010).

Dans une étude pionnière, Foxe et ses collaborateurs (1998) ont démontré que les régions responsables du traitement des stimuli non pertinents présentaient une plus grande puissance des oscillations alpha. À l'aide d'un paradigme d'indilage intermodal auditif et visuel, ils ont observé que lorsque les stimuli auditifs étaient anticipés, les régions pariéto-occipitales, qui sous-tendent le traitement des informations visuelles, présentaient une forte activation des ondes alpha. Inversement, lorsque des stimuli visuels étaient anticipés, une diminution de la puissance de ces

ondes était retrouvée dans la même aire corticale. Cette modulation des ondes alpha en fonction de la modalité anticipée a amené les chercheurs à proposer que les ondes alpha jouent un rôle de filtre attentionnel, limitant le traitement des informations distractrices. Des études subséquentes ont lié l'activité alpha à la performance comportementale, indiquant que cette activité peut influencer l'efficacité perceptive et cognitive (Foxy & Snyder, 2011; Murphy et al., 2016).

Ce phénomène a également été confirmé dans des paradigmes d'indication visuospatial, pour lesquels l'activité alpha est latéralisée en fonction de l'attention (Bacigalupo & Luck, 2019; Sauseng et al., 2005; Thut et al., 2006). Une plus grande puissance des oscillations alpha est observée dans les régions responsables du traitement des endroits non indicés, tandis qu'une puissance plus faible est présente aux endroits pertinents (Rihs et al., 2007; Worden et al., 2000). Des études en modalité auditive (Deng et al., 2019; Wöstmann et al., 2021) et somatosensorielle (Haegens et al., 2012) corroborent les résultats en modalité visuelle, ce qui montre que l'activité alpha fonctionne également pour diriger l'attention auditive en modulant les régions du cerveau selon la pertinence des stimuli.

Ce rôle inhibiteur des ondes alpha s'opère notamment en diminuant la réceptivité aux stimuli non pertinents (Klimesch, 2012) et en limitant la réceptivité des circuits neuronaux non utiles pour la tâche (Foxy et al., 1998; Kastner & Ungerleider, 2001). Plus récemment, il a été proposé que les ondes alpha participent également à la stabilisation des informations pertinentes (Clayton et al., 2019; Piantoni et al., 2017), c'est-à-dire que l'incertitude quant à la représentation des stimuli d'intérêt est diminuée. Cette stabilisation est possible grâce à une plus faible excitabilité neuronale dans les régions concernées (Iemi et al., 2022), ce qui minimise les variations d'attention et maintient les informations importantes à l'avant-plan.

La modulation des ondes alpha dans les régions frontales est également impliquée dans le traitement de haut niveau des informations sensorielles (Sadaghiani & Kleinschmidt, 2016). En effet, une faible activation dans cette région est associée à une meilleure efficacité comportementale (Paluch et al., 2021; Sauseng et al., 2005). Cette activité alpha amoindrie dans le cortex frontal signale une sensibilité accrue ou un seuil de perception abaissé durant la période préparatoire (Iemi & Busch, 2018). Par exemple, Paluch et ses collaborateurs (2021) ont constaté

une diminution soutenue des oscillations alpha dans les régions frontales au cours de la période préparatoire, ce qui pourrait optimiser la perception d'un stimulus ultérieur.

Peylo et ses collègues (2021) ont émis l'hypothèse que les oscillations alpha sont une conséquence de l'orientation des ressources attentionnelles plutôt qu'un mécanisme de contrôle actif. Selon cette perspective, l'activité alpha reflète un changement qui survient après l'attribution des ressources cognitives plutôt que la cause de cette orientation. Antonov et al. (2020) renforcent cette idée en montrant que l'activité alpha augmente seulement après que l'attention a été orientée, remettant en cause le rôle de l'alpha comme mécanisme de filtrage actif des distracteurs. Cette remise en question du rôle des rythmes alpha dans le contrôle attentionnel (Foster & Awh, 2019; Gundlach et al., 2020; Keitel et al., 2019; Noonan et al., 2016) souligne ainsi l'importance d'autres fréquences, comme les ondes thêta, pour la modulation de l'attention.

1.2.4.4.2 Ondes thêta

Bien que l'attention sélective soit historiquement associée aux oscillations alpha, la contribution des oscillations thêta (4–8 Hz) intéresse de plus en plus la communauté scientifique (Kahana et al., 2001; Karakaş, 2020; Wang, 2010). Si les rythmes alpha sont surtout associés aux processus de suppression, les oscillations thêta ont, quant à elles, été davantage étudiées dans le contexte de contrôle cognitif plus large comme la mémoire de travail (Hsieh & Ranganath, 2014; Riddle, Scimeca, et al., 2020; Sauseng et al., 2010) et la détection de conflits (Cohen, 2014a; Cohen & Donner, 2013) et, plus récemment, comme un mécanisme potentiel de l'attention sélective (Cavanagh & Frank, 2014).

Il existe différents types de rythmes thêta, lesquels diffèrent selon leur source et leur implication fonctionnelle. Par exemple, le thêta hippocampique est impliqué dans les processus de navigation spatiale et de mémoire (Nuñez & Buño, 2021). Le thêta fronto-central (Ishihara & Yoshii, 1972), généré au sein des circuits corticaux de l'ACC (Mitchell et al., 2008), est d'intérêt puisqu'il est associé à des connexions avec d'autres régions du cortex frontal et est impliqué dans les processus cognitifs plus complexes. Ce type d'oscillations thêta est impliqué dans la communication entre des régions corticales distales, ce qui favoriserait en retour la transmission des informations à travers les circuits neuronaux. La synchronisation des ondes cérébrales sur un rythme commun de

fréquence thêta, comme un « cadre temporel », soutient cette communication (Womelsdorf, Vinck, et al., 2010).

L'activité oscillatoire thêta dans les régions frontales a été associée à des processus cognitifs de haut niveau (Cavanagh & Frank, 2014; McKewen et al., 2020; Zavala et al., 2018) dont les processus attentionnels liés au contrôle cognitif (Clayton et al., 2015; Cona et al., 2020; Cooper et al., 2019; Keller et al., 2017; van Noordt et al., 2017). Cooper et ses collaborateurs (2019) ont montré que, lorsque les participants recevaient des indices pour se préparer à une tâche visuospatiale à venir, une augmentation de la puissance thêta dans les régions frontales se produisait pendant la période de préparation. De plus, la modulation de cette oscillation induite par les indices était corrélée avec une meilleure performance à la tâche. Ces résultats concordent avec des observations similaires, retrouvées chez l'humain (McKewen et al., 2020; van Noordt et al., 2017) ainsi que dans des études animales (Han et al., 2019; Phillips et al., 2014; Sellers et al., 2016; Womelsdorf et al., 2010), soutenant l'hypothèse selon laquelle les oscillations thêta constituent un corrélat potentiel des processus d'attention sélective lors des états préparatoires.

Bien que la plupart des recherches antérieures ayant mis en lumière le rôle des oscillations thêta fronto-centrales dans l'attention sélective se soient concentrées sur des paradigmes visuospatiaux, leur implication dans d'autres modalités sensorielles ou à travers celles-ci est moins connue. Il reste donc à déterminer si le rôle des signaux thêta dans l'attention sélective est limité au domaine visuospatial ou s'il pourrait également s'étendre à d'autres modalités sensorielles (p. ex., auditive). Par exemple, Keller et ses collègues (2017) ont investigué le rôle des ondes thêta dans l'attention sélective intermodale. Dans cette étude, lorsque les participants devaient porter attention à une série d'informations d'une modalité sensorielle (visuelle ou auditive) tout en ignorant l'autre, la puissance des oscillations thêta dans les aires fronto-centrales du cerveau était maximale. Les chercheurs ont fait l'hypothèse que l'activité des ondes thêta dans la région fronto-centrale représente un marqueur oscillatoire potentiel de l'attention sélective, et ce, de façon comparable aux ondes alpha.

D'autres études ont permis de mettre en lumière un rôle « supramodal » des oscillations thêta fronto-centrales. Ce système module les cortex sensoriels par le biais de la cohérence neuronale (Fries, 2005), ce qui se reflète dans les oscillations de la bande thêta (Cavanagh & Frank, 2014). Il est juste de penser qu'une plus grande activité thêta fronto-centrale est observée lorsqu'une

meilleure allocation des ressources est nécessaire (Correa et al., 2008; van Driel et al., 2015). Ainsi, la connaissance anticipée du niveau de difficulté de la tâche entraîne une plus grande activité oscillatoire thêta. Par exemple, Wang et ses collaborateurs (2016) ont trouvé que l'amplitude thêta dans une tâche auditive et visuelle intermodale était associée à l'activité dans les régions frontales et pouvait donc faciliter le traitement de l'information sensorielle. Les auteurs ont déclaré que ce résultat reflétait une contribution supramodale des oscillations thêta frontales.

1.2.5 Mécanismes neurophysiologiques

1.2.5.1 Genèse du courant électrique

Les neurones possèdent une charge électrique, c'est-à-dire qu'au repos (sans stimulation), l'intérieur du corps cellulaire est chargé négativement et l'environnement extracellulaire possède, en comparaison, une charge positive. La concentration des ions¹, principalement composée de sodium (Na^+), de potassium (K^+) et de calcium (Ca^{2+}) intracellulaire, et de chlore (Cl^-) extracellulaire (Hammond, 2015), n'est donc pas la même de chaque côté de la membrane cellulaire. Cette différence de gradient de concentration se nomme potentiel au repos. Il est légèrement négatif (entre -60 et -80 millivolts) lorsque mesuré à la surface membranaire (Bear et al., 2016; Urry et al., 2020), puisqu'une petite quantité d'anions est concentrée à la surface interne de la cellule, alors que les cations s'accumulent à sa bordure externe (Hammond, 2015).

Le mouvement des ions se réalise soit selon le gradient de concentration, c'est-à-dire de la concentration la plus élevée vers la concentration la plus faible, soit selon le gradient électrique, qui est régi par la loi des charges électriques. Cette loi stipule que les charges de signes contraires s'attirent alors que celles de même signe subissent une répulsion (Benson et al., 2015). Les charges internes négatives et externes positives de part et d'autre de la membrane s'attirent. De plus, lorsque les ions circulent à l'extérieur du corps cellulaire et rencontrent des ions avoisinants de même charge, la répulsion crée également un déplacement des particules (Bear et al., 2016; Urry et al., 2020). Ensemble, ces deux gradients électrochimiques sous-tendent la circulation passive des ions à travers la membrane cellulaire (Hammond, 2015). Il existe également des canaux actifs. Ces canaux « forcent » le passage des ions et peuvent s'ouvrir et se fermer en fonction des variations

¹ Les ions sont des atomes qui ont perdu ou gagné un électron et qui sont, par conséquent, chargés positivement (cations) ou négativement (anions).

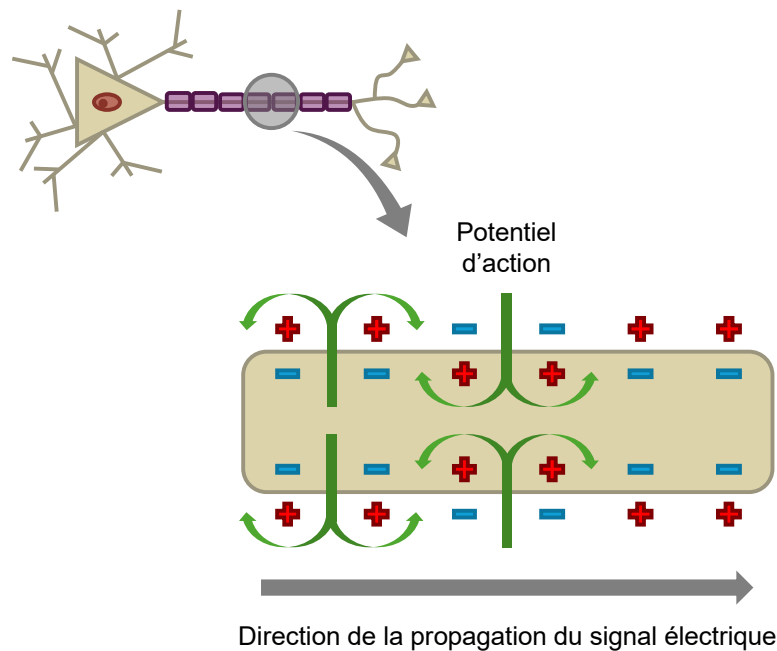
de tension membranaire (voltage-dépendant) ou de la liaison de neurotransmetteurs, des composés chimiques (ligand-dépendant), notamment (Bear et al., 2016).

En termes électriques, une différence entre des charges (tension) a le potentiel de générer un courant électrique. En d'autres mots, le courant électrique correspond au déplacement des ions (charges) à travers une surface (membrane) (Benson et al., 2015; Gable et al., 2022). La diffusion ionique passive et les dynamiques d'attraction et de répulsion sont à la base des mouvements ioniques, qui permettent en retour de générer un signal électrique.

1.2.5.2 Transmission des influx nerveux

Pour que l'information circule à travers le corps, le signal doit être partagé entre les neurones. Ce partage s'effectue de manière électrique ou chimique dans une zone située entre deux neurones : la synapse (Brienza & Mecarelli, 2019). L'activité électrique du neurone peut se réaliser via les potentiels d'action (PA) et les potentiels post-synaptiques (PPS) (Luck, 2014). L'une des particularités de la membrane plasmique est que son potentiel peut varier. Il peut être plus (hyperpolarisé) ou moins (dépolarisé) négatif, ou encore positif (Hammond, 2015). Un PA correspond à un changement bref et soudain de la tension membranaire et à l'entrée massive d'ions positifs dans la cellule. Pour qu'un PA se déclenche, un seuil d'excitation (-55 mV) doit être franchi. Les déplacements ioniques transmembranaires permettent la propagation d'un influx électrique unidirectionnel voyageant des dendrites vers le corps cellulaire et le long de l'axone jusqu'aux corpuscules nerveux terminaux (Brienza & Mecarelli, 2019). La membrane cellulaire subit alors des changements dans son potentiel à mesure que les canaux présents s'ouvrent et se ferment pour laisser passer des ions (voir la figure 1.5).

Figure 1.5 Illustration de la propagation du signal électrique au sein d'un neurone

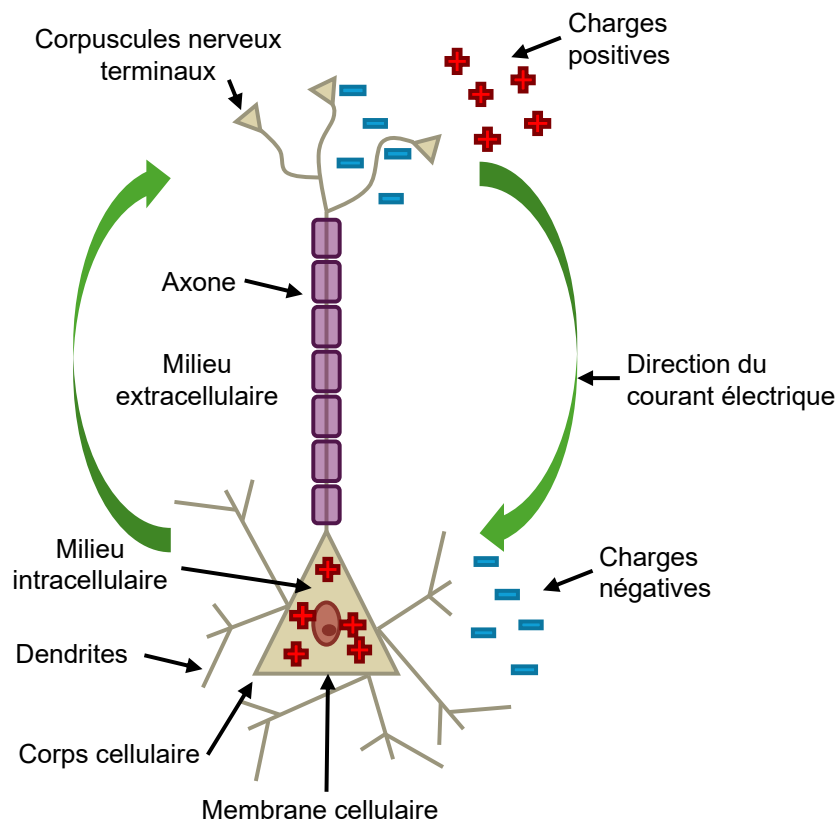


Le neurone qui transmet une impulsion électrique ou un message chimique est présynaptique, alors que le neurone recevant ce message est postsynaptique. La transmission d'un signal par le neurone présynaptique a le potentiel de modifier l'excitabilité de la membrane du neurone postsynaptique. Alors que le PA transmet le signal le long de l'axone, les potentiels postsynaptiques en sont le récepteur. Les potentiels postsynaptiques peuvent être excitateurs (PPSE), c'est-à-dire qu'ils dépolarisent le potentiel membranaire vers le seuil d'excitation, ou inhibiteurs (PPSI), où l'effet inverse est observé (Brienza & Mecarelli, 2019). C'est la somme des PPSE et PPSI, qu'elle soit temporelle (rapprochés dans le temps) et/ou spatiale (plusieurs synapses sur un même neurone postsynaptique), qui permet de générer un PA (Bear et al., 2016; Urry et al., 2020). Il s'agit d'un facteur essentiel à la communication neuronale (Hammond, 2015).

Ainsi, lorsqu'un neurone post-synaptique est activé, la libération de neurotransmetteurs par un neurone présynaptique dans la fente synaptique favorise l'ouverture de ses canaux ioniques membranaires et l'entrée subséquente d'ions via une dendrite. Dans le cas d'un PPSE, il s'agira de cations. Le courant électrique se diffusant à partir de la dendrite vers le corps cellulaire, le milieu intracellulaire devient alors positif et l'environnement extracellulaire adjacent, négatif. À l'extrémité de l'axone, aux corpuscules nerveux terminaux, le milieu externe possède une charge positive (Brienza & Mecarelli, 2019). Ces charges extracellulaires opposées en polarité et en

distance créent ainsi un dipôle électrique. Le courant électrique voyage du pôle positif vers le pôle négatif. Bien que ces étapes décrivent les PPSE, elles s'appliquent également aux PPSI, à la différence d'une charge négative initiale entrant dans le corps cellulaire et de l'inversion des polarités des charges subséquentes. L'activité électrique du cerveau résulte des décharges post-synaptiques simultanées des neurones (Cohen, 2014b). La figure 1.6 présente un schéma illustrant la création d'un dipôle électrique engendré par la sommation de plusieurs potentiels PPSE. Les PPSE facilitent le déclenchement d'un PA et la transmission d'un courant électrique à travers le neurone.

Figure 1.6 Création d'un dipôle électrique au sein du neurone



1.2.6 Mesure et analyses

1.2.6.1 Électroencéphalographie

L'activité électrique simultanée de plusieurs milliers de neurones peut être mesurée à l'aide de l'électroencéphalographie (EEG). Cette méthode permet de mesurer et d'enregistrer de façon non invasive les différences de potentiel entre des paires d'électrodes (capteurs), à l'échelle méso et

macroscopique (Cohen, 2014b). Pour ce faire, les électrodes sont positionnées sur le cuir chevelu à l'aide d'un casque permettant le positionnement des capteurs selon une configuration précise. Un gel, une pâte ou des éponges d'eau saline sont généralement utilisés directement sous les électrodes, au point de contact avec le scalp, afin de favoriser la conductibilité du signal électrique. Les capteurs captent le signal généré au niveau du dipôle électrique (Benson et al., 2015) provenant de l'activité des neurones pyramidaux (Cohen, 2014b), lesquels composent majoritairement la masse cérébrale (Bear et al., 2016). Ce sont les différences de potentiel entre des paires d'électrodes qui sont mesurées, soit entre les électrodes de référence et d'intérêt. Il importe de préciser qu'un unique PA ou l'activité électrique d'une dizaine de neurones ne peut être mesurée à l'aide de l'EEG comme le champ électrique résultant est trop faible (Cohen, 2014b). De plus, la résistance créée par les tissus qui séparent l'activité électrique du capteur modifie le signal électrique généré au niveau du neurone, phénomène appelé « conduction de volume » (Rutkove, 2007), ce qui ne permet pas d'observer directement ces rythmes (Buzsáki et al., 2012). L'EEG mesure plutôt la sommation des PPS, lesquels génèrent un courant extracellulaire suffisamment important pour être capté par les électrodes (Brienza & Mecarelli, 2019).

L'enregistrement de l'activité neuronale s'effectuant en temps réel, il est donc possible d'analyser les oscillations cérébrales avec une grande précision temporelle (Cohen, 2014b; Sauseng & Klimesch, 2008). Cette précision est pertinente dans l'étude des dynamiques neuronales survenant au cours des processus cognitifs. Une des limites inhérentes aux techniques de neuroimagerie réside dans la nature corrélationnelle ($A \leftrightarrow B$) des observations. Ainsi, il n'est pas possible d'établir la directionnalité des relations ($A \rightarrow B$ ou $B \rightarrow A$), ce qui ne permet pas d'identifier le rôle causal de l'activité neuronale aux phénomènes étudiés (Polanía et al., 2018).

1.2.6.2 Analyses

Différentes approches analytiques permettent de capturer et d'interpréter des patrons oscillatoires spécifiques aux tâches cognitives étudiées. Généralement, trois grandes méthodes sont utilisées pour analyser les signaux EEG : les analyses dans le domaine temporel (*time-domain*) et de la fréquence (*frequency-domain*), ainsi que les analyses de temps-fréquence (*time-frequency* ; TF) (Cohen, 2014b).

Dans le domaine temporel, l'étude des potentiels évoqués (ERP) permet d'identifier les réponses neuronales directement liées à un stimulus. Dans le domaine fréquentiel, les méthodes de transformations rapides de Fourier (*Fast fourier transform*; FFT) sont souvent utilisées pour obtenir une vue d'ensemble des différentes bandes de fréquence présentes dans le signal EEG pour une fenêtre temporelle précise (Kim & Im, 2018).

Pour aller au-delà de ces limites, les analyses de temps-fréquence, comme les ondelettes (*wavelets*) de Morlet, sont utilisées pour estimer le décours temporel des dynamiques oscillatoires. Ces analyses permettent une meilleure résolution pour la détection de signaux non stationnaires, comme c'est le cas des ondes cérébrales, en offrant un compromis entre la précision temporelle et spectrale en fonction de paramètres définis (Cohen, 2019). Elles sont particulièrement pertinentes pour analyser l'activité neuronale induite (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999).

1.3 Stimulation transcrânienne à courant alternatif

1.3.1 Définition

L'avènement des techniques de neuromodulation (Nitsche & Paulus, 2000; Priori, 2003), particulièrement la stimulation transcrânienne à courant alternatif (tACS) (Antal et al., 2016; Romei et al., 2016; Zaehle et al., 2010), offre une nouvelle approche pour explorer les liens entre les oscillations neuronales et les mécanismes de l'attention sélective (Herrmann et al., 2013). Ces techniques sont non invasives, c'est-à-dire qu'elles visent à influencer de manière externe l'activité neuronale sans intervention intracrânienne, et s'articulent principalement autour de deux méthodes (Paulus, 2011).

La première méthode, la stimulation magnétique transcrânienne, utilise les principes électromagnétiques afin de moduler l'activité neuronale. La seconde méthode, la stimulation électrique transcrânienne, s'appuie plutôt sur l'application d'un faible courant électrique (≤ 2 mA) (Antal et al., 2016), à l'aide d'électrodes positionnées directement sur le cuir chevelu. En stimulation électrique transcrânienne, le courant passe d'une électrode positive (anode) vers une électrode négative (cathode) à travers le crâne pour créer un circuit électrique. Deux types de courant peuvent être utilisés, soit un courant direct (tDCS) et alternatif (tACS). Un courant direct sera transmis en continu (monophasique). Les particules chargées circulent dans une seule direction,

du pôle positif au pôle négatif, laquelle ne varie pas. Dans le courant alternatif (biphasique), la direction du flux de charges alterne entre le pôle positif et le pôle négatif, ce qui génère des cycles (Benson et al., 2015). Ces cycles sont de fonction sinusoïdale et le courant change de direction en fonction d'une fréquence oscillatoire définie (Paulus, 2011). Pendant la moitié d'un cycle, le courant augmente alors que dans la seconde partie, il diminue (Antal & Herrmann, 2016).

Contrairement aux méthodes d'imagerie qui explorent des relations corrélationnelles, la tACS offre la possibilité de manipuler directement les oscillations neuronales et ainsi examiner les relations causales entre l'activité EEG et la cognition (Bergmann & Hartwigsen, 2021; Riddle & Frohlich, 2021; Vosskuhl et al., 2018). Par ailleurs, la tACS se distingue des autres types de stimulation électrique puisqu'elle permet de moduler les oscillations neuronales endogènes grâce à l'application externe d'un courant électrique oscillatoire (Helfrich et al., 2014; Paulus, 2011). Cette technique cible des réseaux oscillatoires spécifiques selon une fréquence de stimulation précise (Romei et al., 2016).

1.3.2 Effets

Les effets de la tACS ont été démontrés dans plusieurs études utilisant des mesures perceptives, comportementales et électrophysiologiques. Cette section présentera brièvement certaines des premières études ayant démontré des effets de la tACS chez l'humain.

Sur le plan perceptif, Kanai et al. (2008) ont montré que la tACS appliquée à différentes fréquences sur le cortex visuel pouvait induire des phosphènes, soit une perception de flashes lumineux (Salari et al., 2017), selon la fréquence de stimulation, mais également en fonction de l'état du cerveau. Antal et ses collaborateurs (2008) ont montré que l'administration de tACS à une fréquence de 10 Hz sur le cortex moteur pouvait améliorer l'apprentissage moteur en réduisant le RT dans une tâche comportementale; toutefois, cette amélioration ne persistait pas dans le temps. Feurra et al. (2011) ont quant à eux montré que la tACS administrée à une fréquence spécifique de 20 Hz sur le cortex moteur augmente l'excitabilité corticospinale post-stimulation, mesurée par les potentiels évoqués moteurs, tandis qu'une stimulation des aires somatosensorielles pouvait induire des sensations tactiles en fonction de la fréquence de stimulation.

L'une des premières études à avoir démontré les effets de la tACS sur l'activité EEG est celle réalisée par Zaehle et ses collaborateurs (2010). Les chercheurs ont démontré que l'application de la tACS à une fréquence alpha, personnalisée selon la fréquence endogène maximale de chaque participant, sur les régions pariéto-occipitales bilatérales (PO9 et PO10) augmentait la puissance des oscillations alpha dans cette même région, en comparaison à une condition de placebo. Cela a permis de mettre en lumière l'effet modulateur de ce type de stimulation électrique sur les ondes cérébrales. Depuis, des études ont combiné la stimulation et l'enregistrement en temps réel de l'activité neuronale pour identifier des changements directs de la tACS (Kasten et al., 2019), bien que cette technique demeure difficilement implémentable en raison des nombreux artéfacts dans le signal EEG induits par la stimulation (Bland & Sale, 2019; Kasten et al., 2019; Liu et al., 2018; Noury et al., 2016). Une étude notable dans cette approche est celle de Helfrich et collègues (2014). Les chercheurs ont appliqué une tACS à 10 Hz sur le cortex pariéto-occipital et, grâce à une méthode avancée de suppression des artéfacts, ont isolé les effets d'entraînement des oscillations alpha en temps réel. Cette étude a démontré que la tACS augmentait la puissance des oscillations alpha et synchronisait les oscillations endogènes en phase avec la fréquence de la stimulation.

1.3.3 Mécanismes neurophysiologiques

Les mécanismes d'action de la tACS ne sont pas encore bien compris et font toujours l'objet d'un certain débat dans la littérature scientifique (Asamoah et al., 2019; Kasten & Herrmann, 2019). Néanmoins, l'idée générale est que l'application d'un courant oscillatoire dans une région précise et à une fréquence spécifique modulera en retour l'activité électrique des neurones stimulés (Antal & Paulus, 2013; Herrmann et al., 2013; Woods et al., 2016). Cette hypothèse provient initialement d'études animales ayant montré que l'activité de cellules corticales pouvait être modulée grâce à l'application d'un courant alternatif (Chan et al., 1988; Deans et al., 2007; Fröhlich & McCormick, 2010; Ozen et al., 2010; Radman et al., 2007; Reato et al., 2010), hypothèse qui a également été étudiée dans des systèmes animaux plus complexes comme celui des primates (Johnson et al., 2020; Krause et al., 2019, 2022; Vieira et al., 2020).

1.3.3.1 Courant direct et alternatif

L'application d'un courant direct, à l'aide de la tDCS, module possiblement les tissus neuronaux et l'excitabilité corticale (Zaehle et al., 2010). Le potentiel membranaire des neurones sous les

électrodes de stimulation varie en étant dépolarisé (ou hyperpolarisé), ce qui abaisse en retour leur seuil d'excitabilité et favorise le déclenchement des PA (Nitsche & Paulus, 2000). Ainsi, la stimulation anodale augmente la probabilité d'une décharge neuronale, alors que la stimulation cathodale diminue cette probabilité (Antal & Herrmann, 2016). La tACS agit différemment puisque le courant administré est fluctuant et périodique. Alors qu'une des électrodes agit comme une anode pendant la moitié du cycle de stimulation, elle agit subséquemment comme une cathode pendant l'autre moitié (Woods et al., 2016). Le résultat de l'augmentation et la diminution successives du courant électrique est possiblement nul. Le potentiel membranaire est donc faiblement affecté (Antal & Herrmann, 2016). La tACS favorise plutôt la synchronisation, ou l'entraînement, de la puissance et/ou de la phase de l'activité électrique des neurones (Herrmann et al., 2013; Woods et al., 2016). Autrement dit, les populations de neurones stimulés alignent leur cycle oscillatoire sur celui du courant externe appliqué (Thut et al., 2011), ce qui peut conduire à une modification de leur phase en fonction de ce courant externe, plutôt qu'en fonction des oscillateurs internes naturels (Antal et al., 2008).

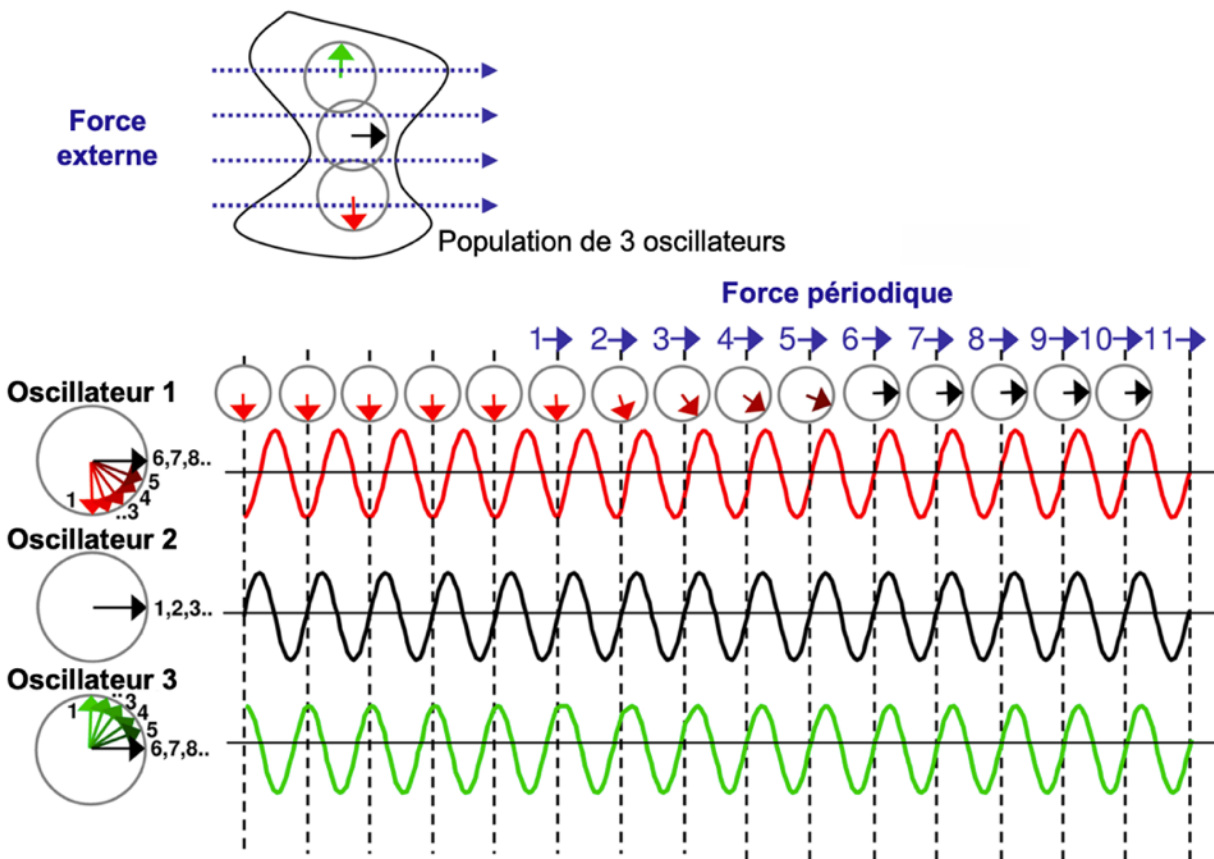
1.3.3.2 Stimulation en ligne et hors ligne

Les mécanismes d'action et les effets de la tACS dépendent du moment durant lequel les mesures sont réalisées. Lorsque celles-ci sont effectuées en même temps que l'application du courant, les effets sont dits « en ligne » (*online*). En revanche, les effets mesurés après la tACS sont qualifiés de « hors ligne » (*offline*) (Antal & Herrmann, 2016). Les mécanismes neurophysiologiques de ces approches sont différents (Bergmann & Hartwigsen, 2021).

Au niveau microscopique, la tACS induit de subtiles variations du potentiel membranaire (Deans et al., 2007; Reato et al., 2010), principalement des neurones pyramidaux (Fröhlich, 2014), ce qui facilite ou inhibe le déclenchement des potentiels d'action des neurones (Antal & Herrmann, 2016). On qualifie les effets de la tACS comme étant « sous le seuil » (*sub-threshold*) puisque ce type de neurostimulation agit sur la probabilité de déclenchement d'un PA et non pas sur l'impulsion ou la décharge neuronale en soi (Shirehjini et al., 2023; Tavakoli & Yun, 2017). L'application du courant alternatif module également le rythme des décharges et leur synchronisation. À l'échelle méso et macroscopique, la stimulation en ligne permet l'entraînement et le couplage en temps réel des oscillations neuronales qui sous-tendent les mécanismes cognitifs à l'étude (Fröhlich, 2014; Liu et

al., 2018; Thut et al., 2011), ce qui leur permet en retour de décharger en synchronie avec la fréquence de stimulation (Elyamany et al., 2021; Feurra et al., 2013; Krause et al., 2022). Toutefois, il n'existe pas de preuve directe d'un entraînement neuronal en temps réel, notamment en raison des impasses méthodologiques liées à l'administration de la tACS en concomitance avec un enregistrement EEG (Bergmann & Hartwigsen, 2021). La figure 1.7 illustre la façon dont l'application d'une force externe (tACS), laquelle est périodique, peut entraîner les oscillateurs (neurones) à se synchroniser au rythme exogène (Thut et al., 2011). En plus de moduler les neurones unitaires, la tACS synchronise également le réseau neuronal fonctionnel (Fröhlich & McCormick, 2010; Reato et al., 2010).

Figure 1.7 Représentation schématisée de l'entraînement neuronal à la suite de la tACS (adapté de Thut et al., 2011)



Bien que les mécanismes neurophysiologiques exacts des effets hors ligne restent à définir, l'une des hypothèses identifiées est celle de la plasticité synaptique (Antal & Paulus, 2012; Zaehle et al., 2010). Les effets post-stimulation ne sont pas simplement la continuité de l'entraînement neuronal

réalisé pendant la stimulation; ils relèvent plutôt de la neuroplasticité (Shirehjini et al., 2023). La plasticité synaptique réfère à la capacité des connexions synaptiques à se renforcer ou à s'affaiblir en fonction de l'activité et de l'expérience (Citri & Malenka, 2008). Cette plasticité permet aux effets potentiels de perdurer après l'application de la tACS (Wischnewski et al., 2019; Zaehle et al., 2010). Trois principaux types de plasticité sont pertinents dans l'étude des effets hors ligne de la tACS : la potentialisation à long terme (PLT), la dépression à long terme (DLT) et le concept de plasticité dépendante du temps d'occurrence des impulsions (*spike-timing-dependent plasticity*; STDP) (Markram et al., 1997). Dans la PLT, la connexion entre deux neurones devient plus forte après une activité intense ou répétée, ce qui résulte généralement d'une augmentation de la sensibilité ou du nombre de récepteurs du neurone qui reçoit le signal. La DLT est le processus inverse de la PLT. La force de la synapse entre deux neurones diminue lorsque l'activité est faible ou encore prolongée, mais sans être intense (Bear et al., 2016; Citri & Malenka, 2008). La STDP précise un aspect temporel des processus de PLT et DLT. Lorsqu'un neurone présynaptique transmet un signal au neurone post-synaptique avant que celui-ci ne s'active, la connexion est renforcée. Au contraire, une activation précoce du neurone post-synaptique, avant la réception d'un signal du neurone présynaptique, diminue la force synaptique (Dan & Poo, 2004). La tACS favorise les mécanismes de plasticité comme la PLT, la DLT et la STDP en prolongeant ses effets au-delà de la stimulation et induisant des changements durables dans les réseaux neuronaux (Shirehjini et al., 2023).

1.3.4 Paramètres et protocoles de stimulation

L'efficacité de la tACS sur les mesures comportementales et EEG est influencée par plusieurs paramètres, comme l'intensité et la densité du courant, le type et le placement des électrodes, ainsi que la fréquence et de la durée de stimulation (Antal & Herrmann, 2016; Antal & Paulus, 2013; Woods et al., 2016). De plus, des conditions expérimentales rigoureuses, telles que des conditions de stimulation de contrôle (p. ex., placebo) et des protocoles à double insu, sont essentielles pour assurer la validité des résultats (Antal et al., 2016; Bergmann & Hartwigsen, 2021). Des précisions quant aux paramètres et aux protocoles de stimulation sont élaborées en annexe (voir Annexe B).

1.3.5 Attention sélective, oscillations thêta et tACS

Explorer les effets de la tACS-thêta sur l'attention sélective offre un éclairage intéressant sur la relation entre les oscillations thêta et les mécanismes de l'attention sélective. Quelques études se sont intéressées à la modulation des oscillations thêta fronto-centrales dans le contexte de tâches attentionnelles. Par exemple, Rostami et al. (2020) ont montré qu'une stimulation tACS à 6 Hz appliquée sur les régions frontales améliore l'attention soutenue et modifie la synchronisation de phase et la puissance en fréquence alpha dans les régions composant le réseau attentionnel. Ces résultats suggèrent que la tACS peut influencer sur la performance en attention soutenue. De même, van Schouwenburg et ses collaborateurs (2021) ont observé que la tACS-thêta des aires fronto-centrales modifie la capacité de maintenir l'attention au fil du temps, bien que les résultats indiquent une dégradation de la performance.

Toutefois, il semblerait que la relation entre les rythmes thêta fronto-centraux et l'attention sélective intermodale ne soit pas encore élucidée. L'utilisation de la tACS s'avère donc pertinente pour mieux comprendre la contribution de ces oscillations neuronales aux mécanismes de l'attention sélective. Cette approche pourrait offrir des pistes prometteuses pour le développement d'interventions non invasives visant à améliorer les capacités attentionnelles, notamment dans le contexte de populations cliniques ayant des particularités dans ce type d'habiletés cognitives.

En somme, les travaux présentés dans cette thèse visent à répondre à une question centrale : les oscillations thêta sont-elles impliquées dans l'attention sélective intermodale? En effet, considérant l'importance des oscillations dans le fonctionnement cérébral, et particulièrement celles de la bande de fréquence thêta, il importe de déterminer leur rôle dans ce type d'attention. Les oscillations neuronales offrent un angle pertinent pour étudier les processus cognitifs puisqu'elles jouent un rôle central dans la coordination de l'activité cérébrale et la communication entre les régions du cerveau. Plus spécifiquement, les rythmes thêta sont impliqués dans des fonctions cognitives telles que la mémoire, le contrôle exécutif et l'attention. Toutefois, leur contribution aux mécanismes de l'attention sélective intermodale demeure encore largement méconnue. Par ailleurs, l'attention sélective intermodale est un objet d'étude particulièrement intéressant, comparativement à l'attention unimodale, puisqu'elle reflète davantage les situations naturelles de la vie quotidienne dans lesquelles plusieurs modalités sensorielles sont sollicitées simultanément.

Identifier la relation entre une fréquence oscillatoire spécifique et les mécanismes sous-jacents à une fonction cognitive complexe représente un apport théorique significatif. Cela permet non seulement d'affiner les modèles actuels sur les bases neuronales de l'attention, mais aussi de contribuer à une compréhension plus fine du fonctionnement cérébral dans des contextes pour lesquels différentes modalités sensorielles sont présentes. Qui plus est, cette compréhension pourrait ouvrir la voie à des applications concrètes. Si l'on parvient à déterminer avec précision quelles oscillations sont impliquées dans quels mécanismes cognitifs, il devient alors envisageable de développer des stratégies d'intervention ciblées pour soutenir ou améliorer ces fonctions cognitives, notamment dans des contextes cliniques dans lesquels elles sont altérées.

1.4 Objectifs et hypothèses de recherche

Cette thèse vise à mieux comprendre l'implication des oscillations neuronales de fréquence thêta dans les mécanismes de l'attention sélective en combinant les techniques d'électroencéphalographie et de stimulation électrique transcrânienne à courant alternatif. Pour ce faire, deux études expérimentales ont été élaborées et réalisées auprès de jeunes adultes neurotypiques. Une tâche expérimentale utilisant un paradigme d'indication intermodal, qui sollicite le déploiement de l'attention sélective, est employée pour les deux études. Dans cette tâche, un indice symbolique (représentation imagée d'une note de musique ou d'un œil) indique la modalité sensorielle (auditive ou visuelle) d'une cible à discriminer (indices informatifs). D'autres indices (représentation imagée d'un point d'interrogation) n'offrent aucune information permettant de déployer délibérément ses ressources attentionnelles vers la tâche à accomplir (non informatifs). L'hypothèse est que l'activité des ondes thêta dans les aires fronto-centrales représente un marqueur oscillatoire de l'attention sélective, et ce, indépendamment de la modalité sensorielle présentée.

1.4.1 Première étude

Cette étude a pour objectif d'identifier le patron des oscillations neuronales de l'attention sélective intermodale à l'aide de l'EEG. Plus précisément, les dynamiques oscillatoires des ondes thêta, situées dans les zones cérébrales fronto-centrales, sont examinées durant la période préparatoire à la suite de l'indice et menant à l'apparition des stimuli cibles de la tâche expérimentale. L'activité neuronale évoquée et induite est distinguée afin de révéler leur contribution relative aux processus

attentionnels. Les hypothèses sont: 1) une plus grande activité des oscillations thêta sera observée durant la période préparatoire en présence d'indices informatifs versus non informatifs et 2) l'activité thêta sera associée à l'efficacité comportementale.

1.4.2 Seconde étude

Cette étude vise à déterminer la contribution des oscillations thêta fronto-centrales dans les processus attentionnels à l'aide d'un devis expérimental causal. La combinaison des techniques d'EEG et de tACS permet de valider empiriquement l'hypothèse liant rythmes thêta aux processus de l'attention sélective intermodale. L'étude propose trois conditions de stimulation, à savoir une stimulation des ondes thêta (tACS-thêta), personnalisée à la fréquence de crête de chaque participant, et deux stimulations de contrôle (tACS-contrôle), soit une stimulation des ondes bêta (20 Hz), qui sont sans intérêt particulier, et une condition placebo (*sham*), pour laquelle aucune stimulation n'aura lieu. Les participants réalisent les trois conditions expérimentales de stimulation, lesquelles sont contrebalancées. L'administration du protocole de stimulation s'effectue à double insu; ni l'administratrice ni les participants ne connaissent la nature de la stimulation. L'hypothèse générale de cette seconde étude est que la manipulation directe des oscillations d'intérêt, effectuée par la tACS-thêta, affectera en retour l'attention sélective intermodale, comme mesurée par la performance à la tâche d'indication. Plus précisément, les hypothèses suivantes sont formulées : 1) une plus grande puissance des ondes thêta sera observée dans la zone stimulée fronto-centrale à la suite de l'application de la tACS-thêta, comparativement à la tACS-contrôle, et 2) une meilleure efficacité comportementale sera mesurée à la suite de l'application de la tACS-thêta, en comparaison à la tACS-contrôle.

CHAPITRE 2

Article 1 :

The role of fronto-central theta oscillations in inter-sensory selective attention

Audrey Murray^{1,2,4}, Yasmine Zerroug^{1,2,3}, Isabelle Soulières^{1,4}, Dave Saint-Amour^{1,2}

¹ Département de psychologie, Université du Québec à Montréal, Montréal, Canada

² Centre de recherche du Centre Hospitalier Universitaire Sainte-Justine, Montréal, Canada

³ Centre de recherche de l'Institut universitaire en santé mentale de Montréal

⁴ Centre intégré universitaire de santé et de services sociaux du Nord-de-l'île-de-Montréal, Montréal, Canada

Article accepté le 1^{er} avril 2025 dans la revue *Psychophysiology* (sous presse).

2.1 Abstract

Selective attention supports top-down control by biasing information processing toward stimuli that are potentially relevant to the immediate goal. It has been recently proposed that theta band oscillations ($\sim 4\text{-}8$ Hz) in the frontal midline regions are a key mechanism of endogenous selective attention. The current electroencephalography study investigated theta oscillatory dynamics using an inter-sensory cueing paradigm in which a symbolic cue indicated, on a trial-by-trial basis, the modality (visual or auditory) of the upcoming discrimination task. Time-frequency analyses were used to quantify phase- (evoked) and non-phase-locked (induced) fronto-central theta activity during preparatory attentional states. In a sample of 20 young adult participants, we found that those who relied on the cues to selectively attend to the sensory modality of the discrimination task performed more efficiently (i.e., faster and with greater accuracy) and presented greater non-phase-locked fronto-central theta power 200-400 ms post-cue onset. Moreover, greater non-phase-locked theta oscillations were associated with better behavioral performance. Secondary analyses on alpha oscillations revealed concomitant brain activity to theta with a pronounced decrease in alpha power in fronto-central regions, without significant effect on task performance. These findings suggest that increased non-phase-locked fronto-central theta oscillations are a neuronal correlate of preparatory attentional control and that the interplay of theta-alpha rhythms differentially contributes to attentional and perceptual aspects.

Keywords

Attention; Oscillations; Time-frequency analyses; Inter-sensory, EEG; Theta.

2.2 Impact statement

Inter-sensory selective attention is associated with increased theta and decreased alpha power over fronto-central regions

Theta oscillations activity during preparatory attentional control better predicts behavioral performance compared to alpha rhythms

This study contributes to a better understanding of the neuronal dynamics underlying top-down selective attention

2.3 Introduction

Brain resources are limited and the capacity of filtering the constant flow of information is central to goal-directed behaviors. Selective attention partly achieves this top-down control by biasing information processing toward objects that are potentially relevant to the immediate goal while ignoring distractions (Desimone & Duncan, 1995). Previous work has well established that anticipatory knowledge of task-relevant stimuli increases behavioral performance (Posner, 1980) and provides perceptual gains from enhanced neuronal excitability of attended inputs (Buschman & Kastner, 2015; Hillyard & Anllo-Vento, 1998) and disengagement of unattended inputs (Kastner & Ungerleider, 2001). Neuroimaging studies further revealed the crucial role of fronto-parietal brain areas in attentional control (Petersen & Posner, 2012; Scolari et al., 2015), as this network is linked to efficient top-down preparatory states (Brass & von Cramon, 2002; Corbetta & Shulman, 2002; Shomstein & Yantis, 2004; Zanto et al., 2011). Although attention control has been the subject of numerous studies, the neuronal dynamics underlying top-down selective attention remain elusive.

Electrophysiological research has sought to uncover the mechanisms of selective attention by looking at neuronal oscillations. The synchronized rhythmic activity across populations of neurons is of particular interest because of its functional role in cognition (Başar et al., 2001; Mazaheri et al., 2018; Uhlhaas et al., 2010), including different types of attention (Calderone et al., 2014). Alpha oscillations (~10 Hz) have been largely studied and are known to play a role in attentional processes (van Diepen et al., 2019). Specifically, alpha changes over frontal areas are recognized to be implied in top-down modulation of signal processing (Sadaghiani & Kleinschmidt, 2016). More recent studies have highlighted the importance of cortical oscillations in the theta range (~5 Hz) in attention, in particular in top-down selective attention processes (Karakaş, 2020). Theta oscillatory activity over frontal midline brain regions has been linked to cognitive processes (Cavanagh & Frank, 2014; Cohen & Donner, 2013; Cooper et al., 2019; Riddle et al., 2020; Sauseng et al., 2010; Zavala et al., 2018) and more specifically to attention processes serving cognitive control (Clayton et al., 2015; Cooper et al., 2019). For example, Cooper and colleagues (2019) demonstrated that when participants were selectively cued to prepare for an upcoming visuospatial task, increased frontal theta power was observed during the preparatory period leading to a response. In addition, cue-induced oscillatory modulation was associated with task efficiency.

These results are in line with similar observations of fronto-central theta attentional modulation prior to target onset from both humans (McKewen et al., 2020; van Noordt et al., 2017) and animal studies (Han et al., 2019; Phillips et al., 2014; Sellers et al., 2016; Womelsdorf et al., 2010), supporting the hypothesis that theta oscillations are a putative correlate of selective attention processes occurring during preparatory states. While most of the previous work reporting evidence of a role of fronto-central theta in top-down selective attention focused on visuospatial paradigms, markedly less is known about its implication in other sensory modalities or across those modalities. Therefore, it remains unclear if the role of theta signals in selective attention is restricted to the visuospatial domain or could also extend to other sensory modalities (e.g., auditory).

Based on the hypothesis that theta activity originating from frontal sources drives *supramodal* control of attention and modulates neuronal synchronization of sensory cortices (Cavanagh & Frank, 2014), the current EEG study investigated theta oscillatory dynamics over frontal midline areas in the context of inter-modal selective attention. Using an inter-sensory cueing task in which a symbolic cue indicated on a trial-by-trial basis the modality (auditory or visual) of an upcoming target to be discriminated, we examined the neuronal time-course of frontal midline theta during preparatory attentional states. We distinguished phase-locked (evoked) activity and non-phase-locked (induced) rhythms to reveal their relative contribution to selective attentional processes. Although non-phase-locked oscillations are under-looked in the literature on attention, they are highly relevant to understand the oscillatory dynamics occurring in later post-stimulus time. These non-phase-locked rhythms are thought to be implied in top-down mechanisms (David et al., 2006; Deiber et al., 2007; Donner & Siegel, 2011; Karakaş, 2020) and there is recent evidence to suggest a distinct role of non-phase-locked activity in cognitive control (McKewen et al., 2020). Based on the assumption that theta oscillations reflect top-down selective attention, we predicted more phase- and non-phase locked activity in the theta range during the preparatory period leading to target onset and that theta activity would be associated with higher behavioral efficiency.

2.4 Methods

2.4.1.1 Participants

Twenty young adult participants (18 self-reported right-handed, 9 women, age: $M = 26.74$, $SD = 3.25$) took part in the experiment. Exclusion criteria included unadjusted visual and auditory

impairments, neurological and psychiatric disorders, substance dependence during the last 6 months, history of brain injury or epilepsy, or having a device, implant, or cardiac defibrillator.

2.4.1.2 Stimuli

Participants were asked to discriminate the orientation of two visual gratings presented simultaneously, or the pitch frequency of two tones presented sequentially. Visual stimuli (50% of the trials) consisted of two Gabor patches (9 cm in diameter; 0.25 cycles per visual angle degree) presented simultaneously for 100 ms and centered 9.3 cm to the left and right of the fixation cross. The orientation of one of the gratings was always horizontal while the orientation of the grating was slightly tilted. Auditory stimuli (50% of the trials) consisted of two consecutive sinusoidal tones (60 dB sound pressure; 10 ms rise, 10 ms fall) with a 50 ms interval between the tones and were presented for 200 ms via two speakers surrounding the monitor. One of the tones had a fixed frequency of 2000 Hz, while the other was adjusted to each participant's perceptual threshold (see Staircase psychophysical task section).

2.4.1.3 Staircase psychophysical task

Perceptual thresholds were first calibrated using an adaptative staircase procedure to optimize stimulus parameters for the subsequent and main discrimination task performed during EEG (described below), i.e., to minimize interindividual variability in task difficulty. Participants performed a two-alternative forced choice discrimination task. For visual stimuli, two Gabor patches were presented simultaneously, and participants indicated which patch (left or right) was tilted by pressing the corresponding arrow key on a keyboard. For auditory stimuli, two sinusoidal tones were presented consecutively, and participants indicated which tone (first or second) had a higher pitch by pressing the left or right arrow key, respectively. A 3-down/1-up rule (Wetherill & Levitt, 1965) was used to maintain a performance level of 79.4% correct responses. Specifically, intensity decreased after three correct responses, making the discrimination more challenging, and increased after one incorrect response. Participants first completed practice trials with feedback specific to the staircase procedure before beginning the main staircase trials.

2.4.1.4 Main selective attention discrimination task

A cued inter-sensory (auditory and visual) selective attention paradigm (adapted from Foxe et al., 2014) was employed to recruit top-down attention control processes (see Figure 2.1). Each trial began with a symbolic cue stimulus that prompted participants to prepare their attention for either the visual or auditory modality. Symbolic cues consisted of an image of an eye for the visual modality, and an image of a musical note for the auditory modality. A question mark was used for the non-informative cue condition. All cues were presented centrally on the monitor for 200 ms. After a preparatory period of 1300 ms, participants judged the difference of two stimuli in the visual or auditory modality (see Stimuli section above). The inter-stimulus interval was randomly set between 2000 and 3000 ms. Because such a selective attention paradigm involves a (symbolic) stimulus at the beginning of a trial and subsequent stimuli at the end to perform the main discrimination task, the latter is referred to as the "target" in the present study (i.e., as a whole, not as a specific stimulus), consistent with studies in inter-sensory attentional cueing (e.g., Foxe et al., 2014).

Participants were informed that, while not essential to task completion, the initial cues were meant to aid their preparation and improve performance. Informative (visual and auditory) cues allowed modality-specific task preparation (400 trials; 77%). These cues could be valid (280 trials, 54%) or invalid (120 trials, 23%), depending on the sensory modality of the discrimination task. That is, the sensory information contained in valid cues was congruent with the target modality. Invalid cues were incongruent with the target, meaning that the modality indicated by the cue did not match the modality of the target, and were added to ensure participants used the attentional cues. Non-informative cues (120 trials, 23%), consisted of a question mark, contained no sensory information and were considered neutral. Faster and more accurate responses were expected with valid compared to invalid and non-informative cues (Posner, 1980).

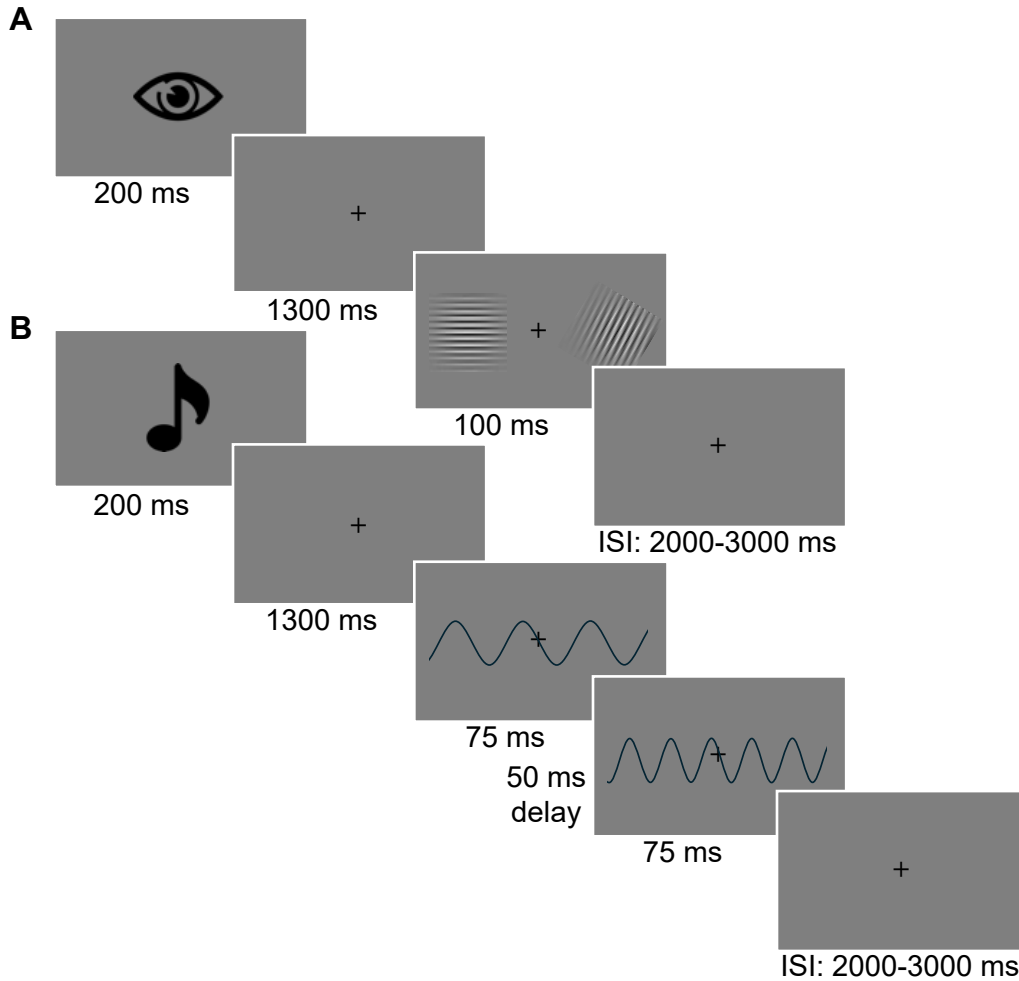


Figure 2.1 Examples of valid informative visual (a) and auditory trials (b). A symbolic cue indicated the modality (visual or auditory) of the upcoming target discrimination task.

2.4.1.5 Procedure

Participants were comfortably seated in a darkened booth attenuating sound and electrical interference. The visual stimuli were presented on a VIEWPixx-EEG monitor (Vpixmap Technologies Inc., Saint-Bruno, Canada), at 100 cm. First, auditory and visual perceptual thresholds were obtained using the staircase procedure. These individually calibrated thresholds, set prior to EEG testing, were applied during the main experimental task. Staircase stimuli were generated and presented using the Psykinematix software (KyberVision Japan LLC, Sendai, Japan). For the experimental task during EEG, stimuli were presented using E-Prime software (Psychology Software Tools, Sharpsburg, USA). Participants performed practice trials before beginning the main discrimination task.

Using a computer mouse with their dominant hand, participants were asked to indicate as quickly and accurately as possible whether the stimuli to be discriminated were identical (left click) or different (right click). Note that the response modality in the main task (mouse clicks) differed from that used in the staircase calibration phase (keyboard arrow keys) to distinguish between the calibration of perceptual thresholds and the selective attention assessment in the main task. The task comprised 520 trials presented in a random order and divided in 5 blocks of approximately 8 minutes. Participants were encouraged to take small breaks between blocks to prevent fatigue.

2.4.1.6 Behavioral data analysis

Accuracy and reaction time (RT) were recorded to obtain a measure of behavioral performance. Proportion of error (PE) was calculated and combined with RT using the inverse efficiency score (IES) equation: $IES = RT / (1 - PE)$ (Townsend & Ashby, 1978). This integrated measure of performance accounts for the speed-accuracy balance imposed by the cueing paradigm of the task (Vandierendonck, 2017). Prior to the combination procedure, trials with extremely fast (< 200 ms) or slow (> 3000 ms) RT were excluded from the IES analysis to avoid influences from outlier trials.

2.4.1.7 EEG data acquisition and analysis

EEG signals of 64 active electrodes were continuously recorded throughout the experimental task at an analogue-to-digital sampling rate of 1000 Hz with a band-pass of 1000 Hz using BrainAmp system (Brain Products GmbH, Gilching, Germany). The signal impedance was kept under 20 kOhm. Online electrical reference was FCz.

Offline EEG data were processed using BrainVision Analyzer 2.2 (Brain Products GmbH, Gilching, Germany). First, the data were filtered with high-pass (0.5 Hz), low-pass (50 Hz), and notch (60 Hz) filters, implemented as second-order Butterworth Infinite Impulse Response (IIR) filters with zero-phase shift and cutoff frequencies set at the half-power point (3 dB attenuation). Next, an automatic artifact rejection routine was applied to the raw data. This routine flagged segments based on two criteria: a maximum voltage step of $50 \mu\text{V/ms}$ and a maximum voltage difference of $350 \mu\text{V}$ within a 200 ms interval, with the 200 ms periods immediately preceding and following an event also excluded. Ocular artifacts were then corrected using a semi-automatic Independent Component Analysis (ICA) approach. For blink detection, the Fp1 channel was employed using a

Value Trigger Algorithm (with automatic polarity, a 97% blink trigger threshold, and a 70% blink correlation threshold). Vertical eye movements were addressed by assessing squared correlations on Fp1 and removing components contributing over 10% of the total squared correlation. Horizontal eye movements were identified using F7 (referenced to F8) under similar squared correlation criteria. After applying ICA across the full dataset, a visual inspection ensured that the automatically flagged components indeed corresponded to ocular artifacts. Channels exhibiting irregularities—such as persistent noise or a flat line—were identified through visual inspection and subsequently replaced using spherical spline interpolation. Data were re-referenced to the common average. Data were downsampled to 512 Hz. Continuous raw data were segmented from -1000 ms to 5500 ms time-locked to cue onset to classify correct and incorrect trials.

To conduct time-frequency (TF) analyses, the same EEG data were re-segmented from -500 ms to 1700 ms time-locked to cue onset. TF power (μV^2) representations enable the analysis of phase-locked and non-phase-locked oscillatory activity following S1 (David et al., 2006). TF was computed using a set of complex Morlet wavelets: $w(t, f) = Ae^{-t^2/2\sigma_t^2} e^{2\pi i f t}$ (Cohen, 2019). Wavelets are defined as complex sine waves tapered by a Gaussian both in the time (σ_t) and the frequency (σ_f) domains around a central frequency (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999a). Wavelets' sets were characterized by a constant ratio f/σ_f of 5, with f ranging from 3 to 15 Hz in 40 logarithmic steps. To compare the signal across all frequencies, a uniform scale μV^2 normalization ($A = 1/4\sqrt{\pi} \cdot 1/\sqrt{\sigma_t}$) was applied to the wavelet function resulting in all frequency layers having the same energy value of 1. TF μV^2 values were baseline corrected with a time window from -300 ms to -100 ms pre-cue to avoid the temporal smearing of cue activity into the baseline (Cohen, 2014) and were normalized using decibel (dB) transform: $dB \mu V^2 = 10 \times \log_{10} \text{postcue/baseline}$. TF μV^2 values were computed on each trial and averaged to provide phase-locked activity values. Non-phase-locked oscillatory values were obtained by subtracting the average event-related potential (ERP) prior to averaging the TF computations (Cohen & Donner, 2013; Kalcher & Pfurtscheller, 1995). Frequency layers centered at 5 Hz (4 Hz to 6 Hz) and at 10 Hz (8 Hz to 12 Hz) were extracted from the wavelets sets for further statistical analyses. EEG data was extracted in 200 ms intervals post-cue onset (0-200 ms, 200-400 ms, 400-600 ms, 600-800 ms, 800-1000 ms, 1000-1200 ms and 1200-1400 ms) to examine the time-course of fronto-central theta during preparatory attentional states. Time windows' duration was set at 200 ms to match cue ones. Based

on prior work investigating fronto-central theta in cognitive control, a priori cluster of electrodes (Fz, FC1, FC2, Cz) centered around FCz was selected (Cohen & Donner, 2013; Hong, 2020; Keller et al., 2017). Only correct trials from valid informative ($M = 166.37$, $SD = 29.75$) and non-informative ($M = 70.58$, $SD = 12.42$) cues were analyzed.

2.4.1.8 Statistical analyses

Behavioral performance. For the primary analysis, IES was compared using a repeated-measures ANOVA, with factors Cue condition (valid, invalid, non-informative) and Target modality (auditory, visual). To account for inter-individual variability, secondary analyses were conducted using two strategies. First, a linear mixed model analysis was conducted with Cue condition (valid, invalid, non-informative) and Target modality (auditory, visual) as fixed effects and Participants as a random effect. Second, participants were categorized based on their IES performance, namely on the differences between cueing conditions, as responders or non-responders. More specifically, for each participant, IES between valid informative and non-informative cue trials was compared using a non-parametric Wilcoxon Signed-rank Test.

EEG. Given the behavioral analysis revealing the presence of responders and non-responders in our sample, a between-subject factor (i.e., Group; responders vs. non-responders) was added for all EEG analyses. Phase-locked and non-phase-locked theta activity were compared using repeated-measures ANOVAs, with Cue condition (informative, non-informative) and Time window (0-200, 200-400, 400-600, 600-800, 800-1000, 1000-1200, and 1200-1400 ms post-cue onset) as within-subjects factors and Group (responders, non-responders) as a between-subject factor. To test potential brain-behavior relationships, bivariate correlations were performed. Specifically, the theta power difference (phase-locked and non-phase-locked activity separately) between cueing conditions (informative minus non-informative) was correlated with the relative behavioral response of IES, calculated as the difference in scores between informative and non-informative cueing conditions. An identical approach was applied to analyze phase- and non-phase-locked alpha (10 Hz) rhythms.

For both behavioral and EEG analyses, Bonferroni corrections were applied for multiple comparisons, and degrees of freedom were corrected using the Huynh-Feldt procedure when the

assumption of sphericity was violated. When applicable, the epsilon (ϵ) values are reported alongside the ANOVA results.

2.5 Results

2.5.1 Behavioral data

Of the 20 participants, one was removed from the analyses because of extreme outlier values (> 3 SD). Table 2.1 presents mean (M) and standard deviation (SD) values for RT, PE and IES according to cueing conditions and target modality. Repeated-measures ANOVA revealed no significant main effect of Cue condition ($F(2, 36) = 1.64, p = .208, \eta^2_p = .08$) on IES performance, although a significant main effect of Target modality ($F(1, 18) = 11.93, p = .003, \eta^2_p = .40$) was found. Thus, participants were more efficient, i.e., performing faster and with greater accuracy, when discriminating visual targets compared to auditory ones.

Tableau 2.1 M and SD values for RT, PE and IES across cueing conditions.

Cueing conditions	RT (ms)		PE		IES (ms)	
	M	SD	M	SD	M	SD
Valid informative						
Auditory	966.71	149.96	.40	.08	1632.37	343.75
Visual	813.66	169.58	.37	.10	1322.78	385.61
Invalid informative						
Auditory	1016.45	186.26	.37	.08	1644.03	324.41
Visual	857.74	201.90	.35	.10	1362.70	426.46
Non-informative						
Auditory	978.67	169.73	.43	.08	1742.22	341.56
Visual	818.06	189.38	.35	.13	1318.23	416.11

Note : inverse efficiency score (IES), proportion of errors (PE) and reaction time (RT).

Looking more closely at individual data, some participants performed better under valid informative condition compared to non-informative cues, as expected, while others did not show this effect. A linear mixed model analysis with participants as a random factor was then conducted to account for inter-individual variability. The results were similar to those of the repeated-measures ANOVA; that is, there was no significant main effect of the Cue condition ($F(2, 40.95) = .34, p = .717$), but a significant main effect of Target modality ($F(1, 52.89) = 41.28, p < .001$).

In a second attempt to examine the putative contribution of inter-individual variability, participants were categorized into two groups based on their attentional-based performance; participants were categorized as either *responders* ($n = 10$) when IES were lower to informative trials than to non-informative trials (with liberal significance level of $p \leq .10$) or *non-responders* ($n = 9$) when IES were similar in both conditions or higher to valid informative trials than to non-informative trials (Figure 2.2). When comparing individual thresholds at the discrimination task, results revealed no difference between groups for the auditory ($F(1, 17) = 2.43, p = .138, \eta^2 = .13$) and the visual ($F(1, 17) = 0, p = .985, \eta^2 = 0$) estimates, suggesting that the performance difference between the two groups was not due to a difference in task difficulty.

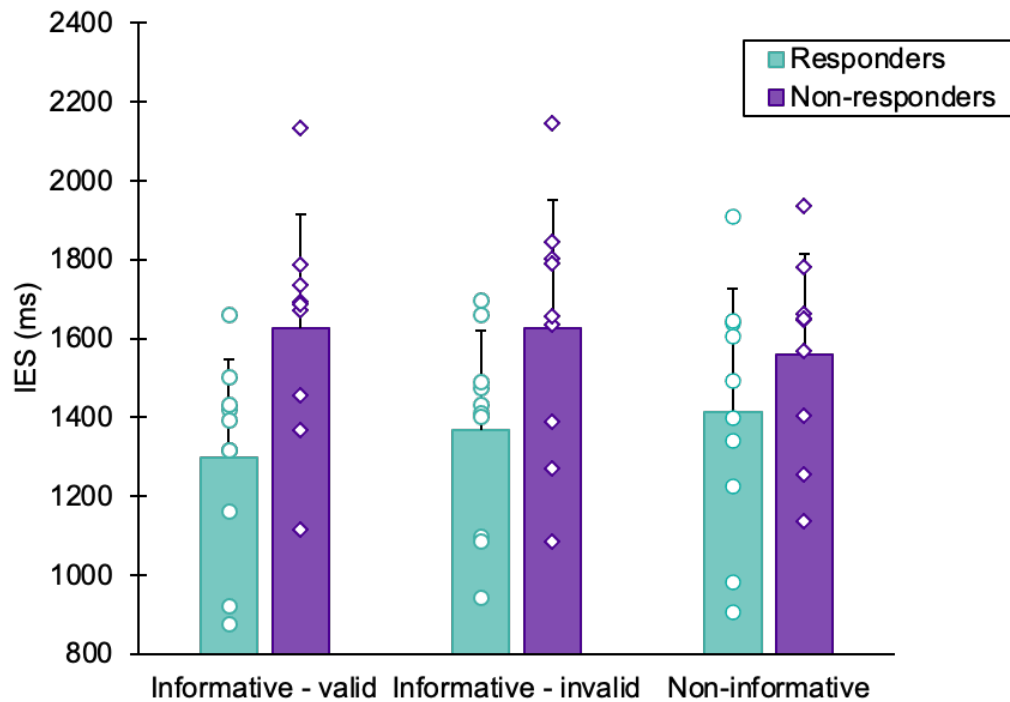


Figure 2.2 Representation of inverse efficiency scores (IES) between cueing conditions (valid informative, invalid informative, non-informative) in responders and non-responders. Error bars represent 1 SD.

2.5.2 EEG data

To investigate fronto-central theta (5 Hz) oscillatory activity during the cue-target interval, we first examined phase-locked EEG responses (Figure 2.3). Only a significant main effect of Time window was found ($F(1.73, 29.33) = 49.15, p < .001, \eta^2_p = .74, \varepsilon = .29$). A general decrease of theta phase-locked activity was observed across time as there was more power at 0-200, 200-400,

and 400-600 ms post-cue onset compared to the remaining epochs (i.e. 600-800, 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms; all $p < .05$), and at 600-800 ms compared to epochs comprised in the 800-1200 ms time interval (i.e. 800-1000, 1000-1200 ms, all $p < .05$).

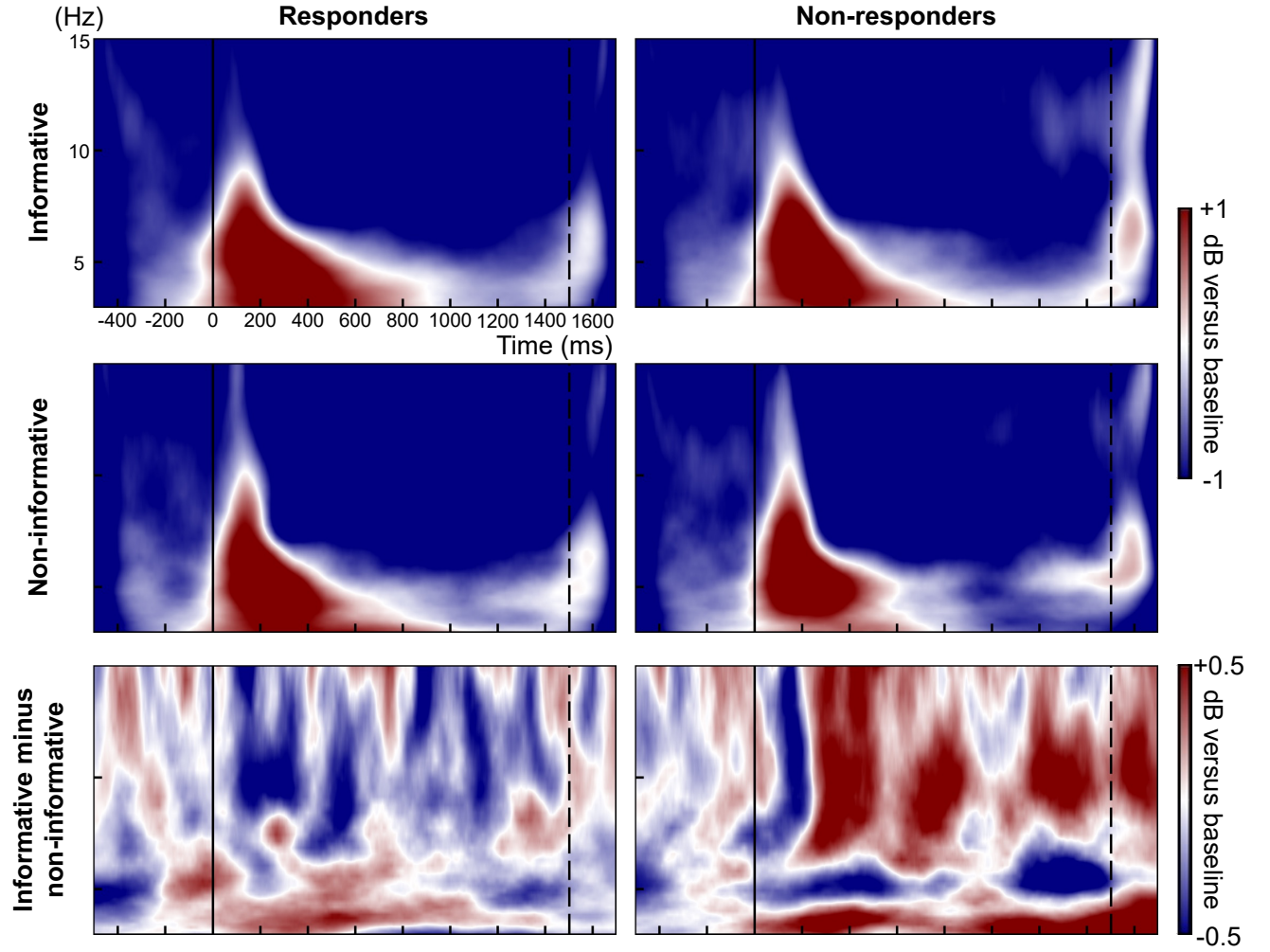


Figure 2.3 Time-frequency representations of phase-locked power over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz) for informative, non-informative, and informative minus non-informative cues. Responders are represented on the left and non-responders are shown on the right. Solid lines represent cue onset and dotted lines indicate stimulus onset.

To explore whether the cue modality (auditory or visual) of the upcoming target influenced the oscillatory dynamics of theta phase-locked activity (Figure 2.4), we conducted another similar ANOVA with Cue modality (auditory or visual) and Time window (0-200, 200-400, 400-600, 600-800, 800-1000, 1000-1200, and 1200-1400 ms post-cue onset) as within-subjects factors, and Group (responders or non-responders) as a between-subject factor. A significant Cue modality $\times$

Time window interaction was found ($F(4.15, 70.60) = 13.01, p < .001, \eta^2_p = .43, \varepsilon = .69$). Post-hoc comparisons revealed that theta oscillatory activity was greater when participants anticipated auditory compared to visual target at 0-200, 200-400, 400-600, and 1000-1200 ms post-cue onset (all $p \leq .05$). Moreover, greater non-phase-locked theta was observed when expecting auditory target at 0-200 and 200-400 ms compared to the other epochs comprised in time interval (i.e. 400-600, 600-800, 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms, all $ps < .05$), and at 400-600 ms compared to the 800-1400 ms window (i.e. 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms, all $ps < .05$). When anticipating visual target, participants showed greater theta activity at 0-200 and 200-400 ms compared to all other epochs (i.e. 400-600, 600-800, 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms, all $ps < .05$), at 400-600 ms compared to the 800-1400 ms window (i.e. 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms, all $ps < .05$), and at 600-800 ms compared to 1000-1200 ms ($p = .015$).

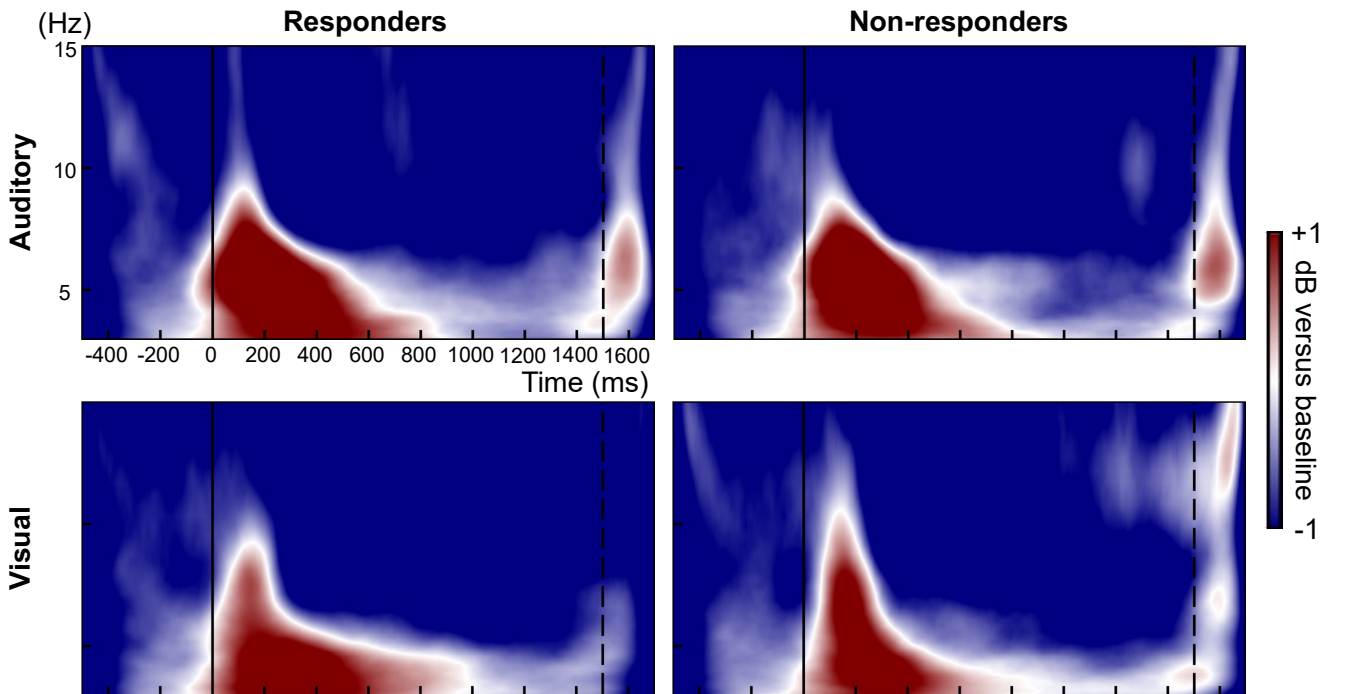


Figure 2.4 Time-frequency representations of phase-locked power over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz) for informative auditory and visual cues. Responders are represented on the left and non-responders are shown on the right. Solid lines represent cue onset and dotted lines indicate stimulus onset.

Regarding non-phase-locked EEG responses (Figure 2.5), a significant main effect of Time window was found ($F(4.03, 68.50) = 15.86, p < .001, \eta^2_p = .48, \varepsilon = .67$). As for phase-locked

activity, a general decrease of non-phase-locked theta activity was observed across time as there was more power at 0-200 ms compared to the 800-1400 ms time intervals (i.e. 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms, all $ps < .05$), at 200-400 ms compared to 400-600 ms ($p = .023$) and to epochs comprised in the 800-1400 ms window (i.e. 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms, all $ps < .05$), at 400-600 ms compared to 800-1000 ($p = .004$) and 1000-1200 ms ($p < .001$), and at 600-800 ms compared to 800-1000 ms post-cue onset ($p = .039$).

As the Cue condition $\times$ Time window $\times$ Group interaction almost reached the statistical significance level ($F(5.02, 85.31) = 1.966, p = .092, p_{uncorrected} = .077, \eta^2_p = .10$), we ran separate ANOVAs at each time epoch. There was a significant main effect of Cue condition occurring at 1200-1400 ms ($F(1, 17) = 5.04, p = .038, \eta^2_p = .23$), suggesting that informative cues elicited less theta power than non-informative cues for all participants. A significant Cue condition $\times$ Group interaction was found at 0-200 ms ($F(1, 17) = 14.03, p = .002, \eta^2_p = .45$). Post-hoc comparisons revealed that non-responders exhibited lower theta activity when presented informative versus non-informative cues ($p = .005$). Responders showed the inverse oscillatory pattern, meaning informative cues elicited greater theta power than non-informative ones, but this difference did not reach statistical significance ($p = .059$). Post-hoc comparisons of the Cue condition $\times$ Group interaction occurring at 200-400 ms ($F(1, 17) = 13.10, p = .002, \eta^2_p = .44$) showed that responders exhibited greater theta activity when presented informative compared to non-informative cues ($p = .018$). On the contrary, non-responders had less theta activity with informative versus non-informative cues ($p = .023$). Finally, post-hoc comparisons of the Cue condition $\times$ Group interaction occurring at 400-600 ms ($F(1, 17) = 6.42, p = .021, \eta^2_p = .27$) revealed that non-responders exhibited lower theta activity when presented informative versus non-informative cues ($p = .034$). Responders showed the inverse oscillatory pattern, but this result was not significant ($p > .05$). No other significant results were found for the remaining time intervals.

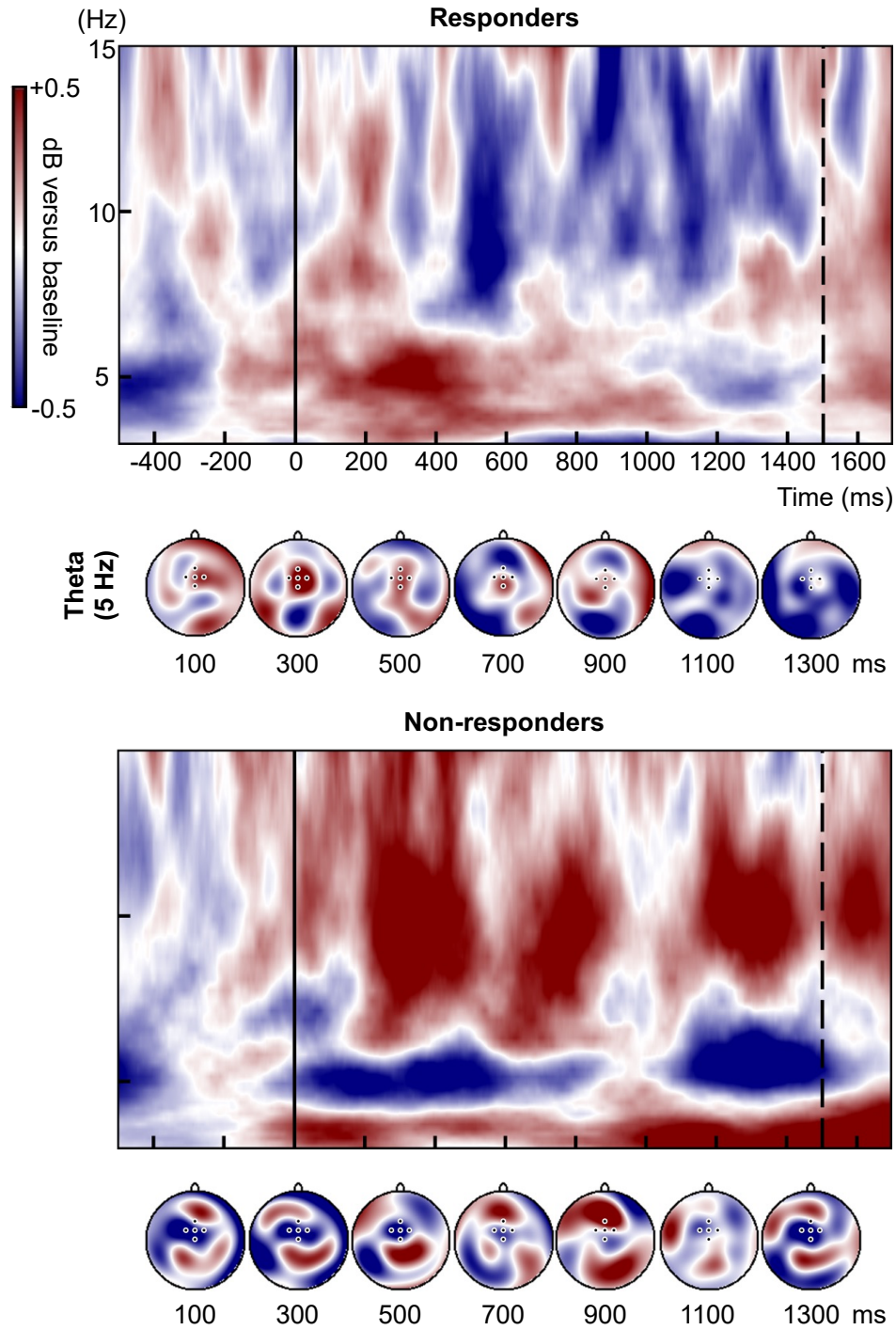


Figure 2.5 Time-frequency representations for theta and alpha non-phase-locked power, and topographies of non-phase-locked theta power over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz) for informative minus non-informative cues. Responders are represented at the top and non-responders at the bottom. For time-frequency transforms, solid lines represent cue onset and dotted lines indicate stimulus onset.

We found a significant main effect of Cue modality on non-phase-locked theta activity when examining the influence of the sensory modality of the upcoming target indicated by the informative cues ($F(1, 17) = 10.29, p = .005, \eta^2_p = .38$), suggesting greater theta power when expecting auditory compared to visual target (Figure 2.6). A significant main effect of Time window was also found ($F(3.58, 60.81) = 14.90, p < .001, \eta^2_p = .47, \varepsilon = .60$). Post-hoc comparisons revealed that theta oscillatory activity was greater at 0-200 ms compared to 1000-1200 ($p < .001$) and 1200-1400 ms ($p = .003$), at 200-400 ms compared to 400-600 ($p = .029$) and to epochs comprised in the 800-1400 ms time interval (i.e. 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms; all $p < .05$), at 400-600 ms compared to 1000-1200 ($p = .001$) and 1200-1400 ms ($p = .022$), and at 600-800 ms compared to 1000-1200 ms post-cue onset ($p = .037$).

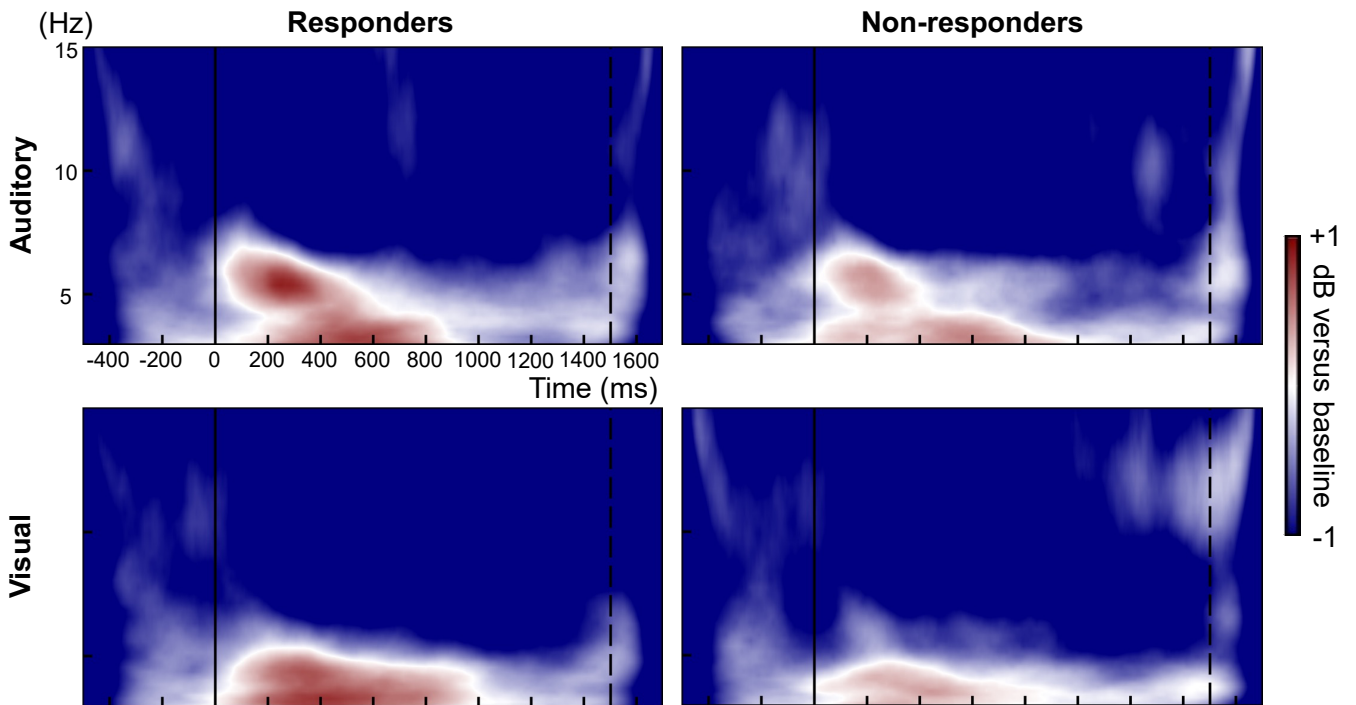


Figure 2.6 Time-frequency representations of non-phase-locked power over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz) for informative auditory and visual cues. Responders are represented on the left and non-responders on the right. Solid lines represent cue onset and dotted lines indicate stimulus onset.

While the primary focus of this study was on fronto-central theta oscillations, we also conducted the same statistical analyses on alpha (10 Hz) rhythms given their well-established role in attention. For phase-locked alpha power (Figure 3), a significant main effect of Time window was found

($F(2.20, 37.34) = 9.35, p < .001, \eta^2_p = .36, \varepsilon = .37$), suggesting that greater alpha phase-locked activity was observed at 0-200 ms compared to epochs comprised in the 200-1000 ms time interval (i.e. 200-400, 400-600, 600-800, 800-1000 ms, all $p < .05$).

While the primary focus of this study was on fronto-central theta oscillations, we also conducted the same statistical analyses on alpha (10 Hz) rhythms given their well-established role in attention. For phase-locked alpha power (Figure 2.3), a significant main effect of Time window was found ($F(2.20, 37.34) = 9.35, p < .001, \eta^2_p = .36, \varepsilon = .37$), suggesting that greater alpha phase-locked activity was observed at 0-200 ms compared to epochs comprised in the 200-1000 ms time interval (i.e. 200-400, 400-600, 600-800, 800-1000 ms, all $p < .05$).

Regarding the cue modality (Figure 2.4), there was a significant Cue modality $\times$ Time window interaction ($F(5.02, 85.31) = 12.20, p < .001, \eta^2_p = .42, \varepsilon = .84$). Post-hoc comparisons revealed that alpha phase-locked oscillatory activity was greater when anticipating visual target compared to auditory ones at 0-200 ($p = .047$) and at 200-400 ms post-cue onset ($p < .001$). For auditory cues, greater power was found at 0-200 ms compared to 200-400 ($p < .001$) and 400-600 ms ($p = .001$). At 200-400 ms, there was less activity compared to 600-800 ($p = .024$) and 1200-1400 ms post-cue onset ($p = .010$). Lower phased-locked power was also found at 400-600 ms compared to epochs comprised in the 600-1400 ms time interval (i.e. 600-800, 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms, all $p < .05$). Moreover, greater alpha power was found when participants expected visual target at 0-200 ms compared to epochs comprised in the 200-1200 ms window (i.e. 200-400, 400-600, 600-800, 800-1000, 1000-1200 ms, all $p < .05$).

For non-phase-locked alpha oscillations (Figure 2.5), a significant main effect of Time was also found ($F(2.57, 43.67) = 10.37, p < .001, \eta^2_p = .38, \varepsilon = .43$). Pairwise comparisons revealed more alpha power at 0-200 ms compared to 200-400 ms post-cue onset ($p = .014$). Moreover, less alpha activity occurred at 200-400 ms compared to 600-800 ($p = .038$), 1000-1200 ($p = .033$) and 1200-1400 ms ($p = .011$), as well as at 400-600 ms compared to 600-800 ($p = .037$), 1000-1200 ($p = .049$) and 1200-1400 ms ($p = .022$).

Finally, there was a significant Cue modality $\times$ Time window interaction for alpha non-phase-locked rhythms ($F(5.23, 88.86) = 4.79, p < .001, \eta^2_p = .22, \varepsilon = .87$). When anticipating auditory target, greater alpha power was found at 0-200 ms compared to 200-400 ms ($p = .018$). On the contrary, less alpha activity was observed at 200-400 and at 400-600 ms compared to epochs comprised in the 600-1400 ms time interval (i.e. 600-800, 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms, all $p < .05$). Lastly, less alpha activity was found when anticipating visual target at 400-600 ms compared to 1200-1400 ms ($p = .042$) post-cue onset (Figure 2.6).

2.5.3 Brain-behavior relationship

To explore a potential relationship between brain activity and behavior, we compared EEG activity and IES (Figure 2.7). For theta phase-locked activity, we used the whole cue-target interval segment (i.e., 0-1400 ms) as there were no significant differences in theta activity between cueing conditions for responders and non-responders for any of the time epochs (see details above). The correlation between performance and theta phase-locked activity was not statistically significant ($r = -.13, p = .588$). Regarding non-phase-locked activity, we tested the time windows where a significant difference was previously found between cueing conditions for responders and non-responders regarding the oscillatory activity during the cue-target interval (i.e., 0-600 ms). We found a negative correlation ($r = -.62, p = .004$), meaning that theta non-phase-locked changes were related to task performance, so that greater theta non-phase-locked power predicted behavioral efficiency.

For alpha phase- and non-phase-locked oscillations, we used the whole cue-target interval segment (i.e., 0-1400 ms) as there were no previous significant differences in alpha power between cueing conditions for responders and non-responders for any of the time epochs. No significant relationship was found between alpha phase-locked activity and task performance ($r = .39, p = .096$). A positive relationship between non-phase-locked alpha and behavioral performance was found ($r = .45, p = .052$), although this result was not statistically significant.

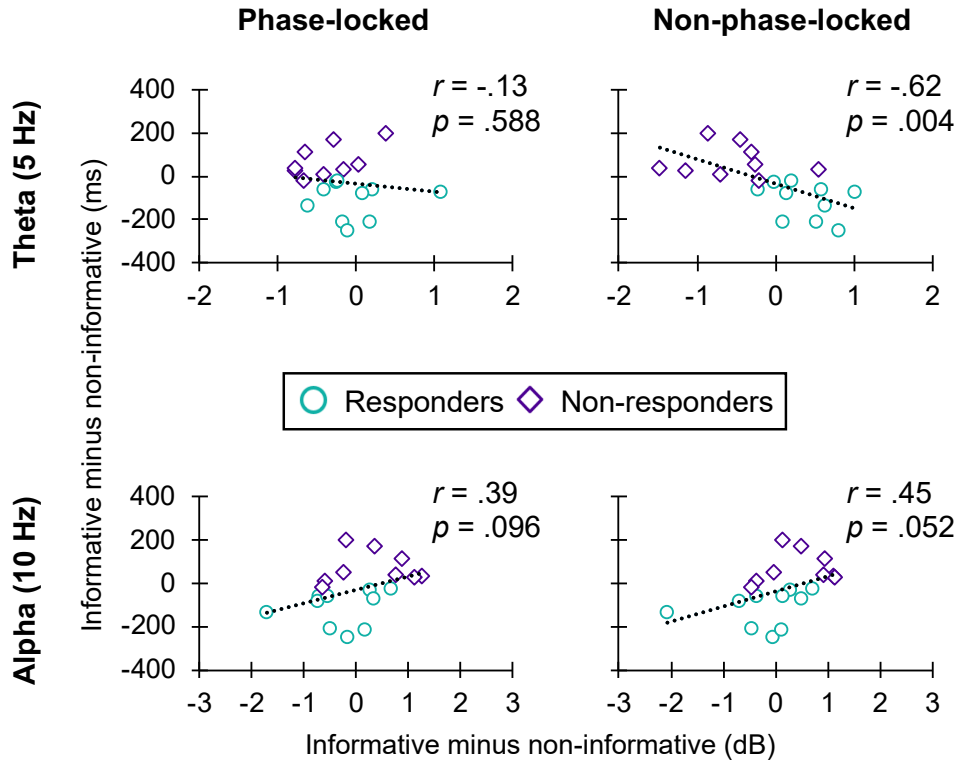


Figure 2.7 Correlations between task performance and oscillatory EEG activity. Phase- (0-600 ms) and non-phase-locked (0-1400 ms) are represented for theta (top) and alpha (bottom). For all graphs, vertical axes represent differences in IES between informative and non-informative cues, and horizontal axes represent the difference in EEG power activity.

2.6 Discussion

In the current study, we investigated neuronal dynamics over the frontal midline region in the context of top-down selective attention using an inter-sensory (i.e. auditory and visual) cueing paradigm. Analyses were primarily focused on the time-course of fronto-central theta rhythms taking place during the cue-target interval for both phase-locked (evoked) and non-phase-locked (induced) oscillations, as well as the possible influence of the cue modality. We also looked at frontal midline alpha band oscillations as its activity revealed a distinct neuronal interplay in attentional mechanisms.

Behavioral analyses revealed that some participants performed better under valid informative condition compared to non-informative cues while others did not. As expected, a first group of individuals (responders) showed reduced IES for informative cues compared to non-informative cues, meaning that they were more efficient with prior knowledge of the upcoming sensory

modality of the target. These results are in line with the long-lasting literature stating that informative preparatory cues orient the attention to the upcoming target sensory modality or spatial location (Posner, 1980; Posner & Cohen, 1984). The signal enhancement theory further postulates that cue-induced preparatory states enhance perceptual processing of stimuli (Kerzel & Cong, 2021; Livingstone et al., 2017; Remington et al., 2001), which in turn translates into behavioral efficiency. Unexpectedly, a second group of participants (non-responders) presented either no difference in IES between cueing conditions, or a greater IES when presented informative versus non-informative cues. Although cues may be beneficial to bolster efficiency, they are not always crucial for task performance (van Diepen & Mazaheri, 2017). In our study, it is thus possible that these non-responder participants did not use the attentional cues during the cue-target interval and rather employed a different strategy to perform target discrimination. The experimental task being highly challenging because stimuli were presented at threshold, it is possible that non-responders employed a perception-based rather an attention-based strategy.

2.6.1 Theta oscillatory dynamics

We observed a general increase in cue-phase- and non-phase-locked activity in the theta range (5 Hz) over the fronto-central region following cue onset. This finding is consistent with previous studies reporting greater theta activity taking place during the cue-target interval (Cooper et al., 2017, 2019; Cunillera et al., 2012; McKewen et al., 2020; van Noordt et al., 2017). Regarding phase-locked activity, there was a slight decrease of theta activity over time during the preparatory period leading to the task, lasting from cue offset until approximately target onset. Importantly, theta phase-locked oscillations did not contribute to task efficiency as no brain-behavioral relationship was found. Therefore, phase-locked theta oscillations are not likely to reflect a correlate of selective attentional control.

Our results further showed changes in non-phase-locked theta oscillations according to cueing conditions within the first half of the cue-target interval (~ 0-600 ms post-cue onset). Participants performing better under informative condition (i.e. responders) exhibited greater non-phase-locked theta over the frontal midline area at 200-400 ms post-cue onset, which possibly indicates preparatory neuronal activity during the cue-target interval (Buschman & Kastner, 2015). In addition, there was a significant relationship between non-phase-locked power and behavioral

efficiency. Participants who relied on the cues to selectively attend to one of the upcoming sensory modalities did respond more efficiently when preparation was possible and exhibited greater non-phase-locked theta during the cue-target interval under informative cues. Comparatively, underperforming participants exhibited less non-phase-locked theta power under informative cues compared to non-informative ones during the 0-600 ms post-cue time interval. These results show that non-phase-locked theta oscillations were differentially engaged according to cueing conditions, which seems to reflect the selective allocation of attention, and were related to behavioral performance.

Very little is known about the role of non-phase-locked rhythms occurring during the preparatory period in attentional context. Non-phase-locked oscillations are highly pertinent to understand the oscillatory dynamics occurring in a later post-cue period as they are thought to be implied in general top-down mechanisms (David et al., 2006; Karakaş, 2020) and may reflect sustained cognitive processes (Donner & Siegel, 2011). As non-phase-locked activity only appears later after the stimulus onset, it contributes minimally to event-related potential (ERP) and is therefore less visible in phase-locked activity analyses. Studies have demonstrated a distinct contribution of non-phase- versus phase-locked theta oscillations (~5 Hz) in cognitive control paradigms during the preparatory period (Cohen & Donner, 2013; Cooper et al., 2019; McKewen et al., 2020). For example, Cooper and collaborators (2019) found that theta activity occurring later in the cue-target interval, therefore reflecting non-phase-locked oscillations, was associated with greater task efficiency in a cued-trial paradigm.

2.6.2 Distinct contribution of alpha oscillations

Time-frequency representations also revealed phase- and non-phased-locked alpha (~10 Hz) power changes in relation to cueing conditions. Regarding alpha phase-locked activity, we found a general power decrease from cue offset until 1000 ms. This result is consistent with other works showing an active diminution in alpha signals phase-locked to stimulus (Jensen & Mazaheri, 2010; Keitel et al., 2019; Zumer et al., 2014). As no other significant results were found, it seems that alpha phase-locked activity represents a more widespread effect across all participants irrespective of task preparation. Regarding alpha non-phase-locked oscillations, we found that after a short cue-related decrease, EEG activity slightly increased until approximately the target onset. Additionally,

alpha changes were potentially behaviorally relevant as there was a trend toward lower alpha activity in relation to greater task efficiency. Smaller alpha activity in relation to behavioral performance is in line with previous studies (Paluch et al., 2021; Sauseng, Klimesch, Stadler, et al., 2005). For example, Paluch and collaborators (2021) found a sustained decrease of alpha oscillations over the frontal regions during a cue-induced preparatory period leading to task execution, which in turn might be an indication of preparatory neuronal activity. It has been suggested that lower alpha activity over the frontal area may reflect increased sensitivity, for example lowered perception threshold, taking place during the preparatory period following cue presentation (Iemi & Busch, 2018).

2.6.3 Theta and alpha temporal interplay

The temporal interplay of non-phase-locked theta and alpha oscillatory dynamics over the fronto-central region is of particular interest as we observed a modulation in alpha band signals (~200-1400 ms) occurring slightly after increased theta activity (~0-600 ms). This finding might account for an attentional role of theta non-phase-locked rhythms that further modulate perceptual alpha oscillations. Numerous studies revealed distinct contributions of theta and alpha band rhythms in the context of cognitive control tasks (Cona et al., 2020; Harris et al., 2017; Keller et al., 2017; Riddle et al., 2020; Sauseng et al., 2002b, 2006; Sauseng, Klimesch, Schabus, et al., 2005; van Noordt et al., 2017) and it has been suggested that frontal theta phase synchronizes with brain regions, including the midline area, in order to further enhance sensory signal processing (see Cavanagh & Frank, 2014 for a review). Michel and collaborators (2022) proposed coexisting theta and alpha behavioral rhythms that contributed differentially according to attentional and perceptual aspects of a spatial cueing paradigm. Specifically, they reported greater theta rhythmic fluctuations with higher cognitive control demands, and enhanced spatial precision associated with alpha rhythms. They further suggested that theta activity enhanced spatial resolution in a phase-coupled manner to alpha activity. Although this work did not provide evidence of neuronal theta and alpha activity, it clearly demonstrated that these rhythms had a distinct contribution to attentional and perceptual aspects.

2.6.4 Cue modality and oscillatory activity

Analyses were also performed to explore the possible contribution of the cue modality, i.e. subsequent target sensory modality indicated by informative cues on theta and alpha oscillatory activity. We found that for both phase- and non-phase-locked theta rhythms, participants exhibited greater theta power when anticipating auditory compared to visual target. One interpretation is that theta oscillatory activity depends on the task difficulty rather sensory modality. Indeed, behavioral results revealed that discrimination of auditory targets was more difficult than visual ones for all participants. One could argue that greater fronto-central theta activity is observed when enhanced resources allocation is needed (Correa et al., 2008; van Driel et al., 2015). Therefore, it is possible that anticipatory knowledge of the task difficulty level engaged greater theta oscillatory activity. This interpretation is based on the hypothesis of a *supramodal* cognitive control system originating in the frontal midline brain region. This system is thought to modulate sensory cortices through neuronal coherence (Fries, 2005), which is reflected in theta band oscillations (Cavanagh & Frank, 2014). Similar to our results, Wang and collaborators (2016) found that theta amplitude in a cross-modal auditory and visual task was associated to activity in the frontal regions and could therefore facilitate sensorimotor processing. The authors stated that this finding reflected a supramodal contribution of frontal theta oscillations. Here, we propose that enhanced resources allocation leads to increased fronto-central theta activity.

Regarding alpha rhythms, we found a stronger and earlier alpha phase- and non-phase-locked response when anticipating visual target, particularly during the first 400 ms post-cue onset. This result is in line with the gating function of alpha rhythms, mostly studied in the visual domain (van Diepen et al., 2019). The increased frontal alpha power during visual anticipation may potentially suppress irrelevant information to enhance target processing. In contrast, auditory cues showed a rapid initial increase in alpha power during the 0-200 ms window, followed by a decrease of alpha activity in later time windows. These patterns of activity suggest modality-specific dynamics in anticipatory attention for alpha fronto-central rhythms, where visual anticipation triggers a robust early alpha response, and auditory anticipation involves more fluctuating alpha dynamics across time (Deng et al., 2019; Weisz et al., 2011).

It should be noted that the conclusions of this study are limited by the small number of participants per group and should be interpreted with caution. Moreover, the findings were correlational and prevent us from determining the direction of the relationship between non-phase-locked theta and alpha rhythms and preparatory selective attention mechanisms. Non-invasive brain stimulation techniques as transcranial alternative current stimulation (tACS) have the potential to specifically modulate neuronal oscillations at desired frequencies and could therefore be pertinent to explore the causal contribution of non-phase-locked rhythms in selective attention mechanisms (Bergmann & Hartwigsen, 2021). Studies with a larger number of participants and that experimentally manipulate neuronal oscillations are needed to address these issues.

2.7 Conclusion

In this EEG study, we demonstrated that theta non-phase-locked activity over the frontal midline is implicated in inter-sensory attentional control. To this aim, we analyzed the neuronal time-course of theta oscillations during the cueing period preceding an auditory or visual discrimination task. We found that a subset of participants who relied on the cues to selectively attend to one of the upcoming sensory modalities performed more efficiently and presented greater non-phase-locked theta power over the frontal-midline 200-400 ms post-cue onset, as opposed to phase-locked theta signals. Secondary analyses revealed a trend towards decreased alpha non-phase-locked activity in relation to greater behavioral performance. Taken together, these results have an important implication for the understanding of neuronal dynamics taking place during the preparatory period. We propose that non-phase-locked theta modulation over the frontal midline brain region, with co-occurring alpha rhythms activity, reflects a correlate of selective attentional control.

Data and code availability statement

Study database is available from the corresponding author upon reasonable request.

Funding statement

This study was not funded.

Conflict of interest statement

The authors declare no conflicts of interest.

Ethics approval statement

Written informed consent was obtained from all participants according to the Declaration of Helsinki and participants received a financial compensation (\$20) for their participation in the study. This study was approved by the institutional ethics research's committee of *Université du Québec à Montréal*.

Author contributions

Audrey Murray: Conceptualization; data curation; formal analysis; funding acquisition; investigation; methodology; project administration; visualization; writing – original draft; writing – review and editing. Yasmine Zerroug: Investigation; writing – original draft. Isabelle Soulières: Conceptualization; funding acquisition; supervision; writing – review and editing. Dave Saint-Amour: Conceptualization; methodology; funding acquisition; resources; supervision; writing – review and editing.

Acknowledgements

We are grateful to Anthony Hosein Poitras Loewen for technical support, Hugues Leduc for statistical advice and Rebecca Razafin for her assistance with data collection.

ORCID

Audrey Murray 0009-0004-3290-2612

Yasmine Zerroug 0009-0008-3070-0928

Isabelle Soulières 0000-0002-0875-4101

Dave Saint-Amour 0000-0001-8680-1615

2.8 References

- Başar, E., Başar-Eroglu, C., Karakaş, S., & Schürmann, M. (2001). Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes. *International Journal of Psychophysiology*, 39(2–3), 241–248. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(00\)00145-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(00)00145-8)
- Bergmann, T. O., & Hartwigsen, G. (2021). Inferring causality from noninvasive brain stimulation in cognitive neuroscience. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 33(2), 195–225. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01591
- Brass, M., & von Cramon, Y. D. (2002). The role of the frontal cortex in task preparation. *Cerebral Cortex*, 12(9), 908–914. <https://doi.org/10.1093/cercor/12.9.908>

- Buschman, T. J., & Kastner, S. (2015). From behavior to neural dynamics: An integrated theory of attention. *Neuron*, 88(1), 127–144. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.017>
- Calderone, D. J., Lakatos, P., Butler, P. D., & Castellanos, F. X. (2014). Entrainment of neural oscillations as a modifiable substrate of attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(6), 300–309. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.02.005>
- Cavanagh, J. F., & Frank, M. J. (2014). Frontal theta as a mechanism for cognitive control. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(8), 414–421. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.04.012>
- Clayton, M. S., Yeung, N., & Cohen Kadosh, R. (2015). The roles of cortical oscillations in sustained attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 19(4), 188–195. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.02.004>
- Cohen, M. X. (2014). *Analyzing neural time series data: Theory and practice*. The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/9609.001.0001>
- Cohen, M. X. (2019). A better way to define and describe Morlet wavelets for time-frequency analysis. *NeuroImage*, 199, 81–86. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.05.048>
- Cohen, M. X., & Donner, T. H. (2013). Midfrontal conflict-related theta-band power reflects neural oscillations that predict behavior. *Journal of Neurophysiology*, 110(12), 2752–2763. <https://doi.org/10.1152/jn.00479.2013>
- Cona, G., Chiossi, F., Di Tomasso, S., Pellegrino, G., Piccione, F., Bisiacchi, P., & Arcara, G. (2020). Theta and alpha oscillations as signatures of internal and external attention to delayed intentions: A magnetoencephalography (MEG) study. *NeuroImage*, 205, 116295. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.116295>
- Cooper, P. S., Karayanidis, F., McKewen, M., McLellan-Hall, S., Wong, A. S. W., Skippen, P., & Cavanagh, J. F. (2019). Frontal theta predicts specific cognitive control-induced behavioural changes beyond general reaction time slowing. *NeuroImage*, 189, 130–140. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.01.022>
- Cooper, P. S., Wong, A. S. W., McKewen, M., Michie, P. T., & Karayanidis, F. (2017). Frontoparietal theta oscillations during proactive control are associated with goal-updating and reduced behavioral variability. *Biological Psychology*, 129, 253–264. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2017.09.008>
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 201–215. <https://doi.org/10.1038/nrn755>
- Correa, A., Rao, A., & Nobre, A. (2008). Fractionating executive control: Anticipating and reacting to conflict modulates event-related potentials linked to cognitive control differently. *International Journal of Psychology*, 43(3–4).
- Cunillera, T., Fuentemilla, L., Periañez, J., Marco-Pallarès, J., Krämer, U. M., Càmarà, E., Münte, T. F., & Rodríguez-Fornells, A. (2012). Brain oscillatory activity associated with

- task switching and feedback processing. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 12(1), 16–33. <https://doi.org/10.3758/s13415-011-0075-5>
- David, O., Kilner, J. M., & Friston, K. J. (2006). Mechanisms of evoked and induced responses in MEG/EEG. *NeuroImage*, 31(4), 1580–1591. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.034>
- Deiber, M.-P., Missonnier, P., Bertrand, O., Gold, G., Fazio-Costa, L., Ibañez, V., & Giannakopoulos, P. (2007). Distinction between perceptual and attentional processing in working memory tasks: A study of phase-locked and induced oscillatory brain dynamics. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(1), 158–172. <https://doi.org/10.1162/jocn.2007.19.1.158>
- Deng, Y., Choi, I., & Shinn-Cunningham, B. (2019). Topographic specificity of alpha power during auditory spatial attention. *NeuroImage*, 207, 116360. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.116360>
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*, 18(1), 193–222. <https://doi.org/10.1146/annurev.ne.18.030195.001205>
- Donner, T. H., & Siegel, M. (2011). A framework for local cortical oscillation patterns. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(5), 191–199. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.03.007>
- Foxe, J. J., Murphy, J. W., & De Sanctis, P. (2014). Throwing out the rules: Anticipatory alpha-band oscillatory attention mechanisms during task-set reconfigurations. *European Journal of Neuroscience*, 39(11), 1960–1972. <https://doi.org/10.1111/ejn.12577>
- Fries, P. (2005). A mechanism for cognitive dynamics: Neuronal communication through neuronal coherence. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(10), 474–480. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.08.011>
- Han, H.-B., Lee, K. E., & Choi, J. H. (2019). Functional dissociation of θ oscillations in the frontal and visual cortices and their long-range network during sustained attention. *eNeuro*, 6(6), ENEURO.0248-19.2019. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0248-19.2019>
- Harris, A. M., Dux, P. E., Jones, C. N., & Mattingley, J. B. (2017). Distinct roles of theta and alpha oscillations in the involuntary capture of goal-directed attention. *NeuroImage*, 152, 171–183. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.03.008>
- Hillyard, S. A., & Anllo-Vento, L. (1998). Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 781–787. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.3.781>
- Hong, X., Sun, J., Wang, J., Li, C., & Tong, S. (2020). Attention-related modulation of frontal midline theta oscillations in cingulate cortex during a spatial cueing Go/NoGo task. *International Journal of Psychophysiology*, 148, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2019.11.011>

- Iemi, L., & Busch, N. A. (2018). Moment-to-moment fluctuations in neuronal excitability bias subjective perception rather than strategic decision-making. *eNeuro*, 5(3), ENEURO.0430-17.2018. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0430-17.2018>
- Jensen, O., & Mazaheri, A. (2010). Shaping functional architecture by oscillatory alpha activity: Gating by inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00186>
- Kalcher, J., & Pfurtscheller, G. (1995). Discrimination between phase-locked and non-phase-locked event-related EEG activity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 94(5), 381–384. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(95\)00040-6](https://doi.org/10.1016/0013-4694(95)00040-6)
- Karakaş, S. (2020). A review of theta oscillation and its functional correlates. *International Journal of Psychophysiology*, 157, 82–99. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2020.04.008>
- Kastner, S., & Ungerleider, L. G. (2001). The neural basis of biased competition in human visual cortex. *Neuropsychologia*, 39(12), 1263–1276. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(01\)00116-6](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(01)00116-6)
- Keitel, C., Keitel, A., Benwell, C. S. Y., Daube, C., Thut, G., & Gross, J. (2019). Stimulus-driven brain rhythms within the alpha band: The attentional-modulation conundrum. *The Journal of Neuroscience*, 39(16), 3119–3129. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1633-18.2019>
- Keller, A. S., Payne, L., & Sekuler, R. (2017). Characterizing the roles of alpha and theta oscillations in multisensory attention. *Neuropsychologia*, 99, 48–63. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.02.021>
- Kerzel, D., & Cong, S. H. (2021). Attentional templates are sharpened through differential signal enhancement, not differential allocation of attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 33(4), 594–610. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01677
- Livingstone, A. C., Christie, G. J., Wright, R. D., & McDonald, J. J. (2017). Signal enhancement, not active suppression, follows the contingent capture of visual attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 43(2), 219–224. <https://doi.org/10.1037/xhp0000339>
- 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>
- McKewen, M., Cooper, P. S., Wong, A. S. W., Michie, P. T., Sauseng, P., & Karayanidis, F. (2020). Task-switching costs have distinct phase-locked and nonphase-locked EEG power effects. *Psychophysiology*, 57(5), e13533. <https://doi.org/10.1111/psyp.13533>
- Michel, R., Dugué, L., & Busch, N. A. (2022). Distinct contributions of alpha and theta rhythms to perceptual and attentional sampling. *European Journal of Neuroscience*, 55(11–12), 3025–3039. <https://doi.org/10.1111/ejn.15154>

- Paluch, K., Jurewicz, K., & Wróbel, A. (2021). Beyond difference in reaction time: understanding neuronal activity during the preparatory period of the decision process. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 33(2), 263–278. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01648
- Petersen, S. E., & Posner, M. I. (2012). The attention system of the human brain: 20 years after. *Annual Review of Neuroscience*, 35(1), 73–89. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-062111-150525>
- Phillips, J. M., Vinck, M., Everling, S., & Womelsdorf, T. (2014). A long-range fronto-parietal 5- to 10-Hz network predicts “top-down” controlled guidance in a task-switch paradigm. *Cerebral Cortex*, 24(8), 1996–2008. <https://doi.org/10.1093/cercor/bht050>
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32(1), 3–25. <https://doi.org/10.1080/00335558008248231>
- Posner, M. I., & Cohen, Y. (1984). Components of visual orienting. In H. Bouma & D. G. Bouwhuis (Eds.), *Attention and Performance X: Control of Language Processes* (pp. 531–556). Lawrence Erlbaum Associates.
- Remington, R. W., Folk, C. L., & Mclean, J. P. (2001). Contingent attentional capture or delayed allocation of attention? *Perception & Psychophysics*, 63(2), 298–307. <https://doi.org/10.3758/BF03194470>
- Riddle, J., Scimeca, J. M., Cellier, D., Dhanani, S., & D’Esposito, M. (2020). Causal evidence for a role of theta and alpha oscillations in the control of working memory. *Current Biology*, 30(9), 1748–1754.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.02.065>
- 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>
- Sauseng, P., Griesmayr, B., Freunberger, R., & Klimesch, W. (2010). Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(7), 1015–1022. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.12.006>
- Sauseng, P., Klimesch, W., Freunberger, R., Pecherstorfer, T., Hanslmayr, S., & Doppelmayr, M. (2006). Relevance of EEG alpha and theta oscillations during task switching. *Experimental Brain Research*, 170(3), 295–301. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-0211-y>
- Sauseng, P., Klimesch, W., Gruber, W., Doppelmayr, M., Stadler, W., & Schabus, M. (2002). The interplay between theta and alpha oscillations in the human electroencephalogram reflects the transfer of information between memory systems. *Neuroscience Letters*, 324(2), 121–124. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(02\)00225-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(02)00225-2)

- Sauseng, P., Klimesch, W., Schabus, M., & Doppelmayr, M. (2005). Fronto-parietal EEG coherence in theta and upper alpha reflect central executive functions of working memory. *International Journal of Psychophysiology*, 57(2), 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2005.03.018>
- Sauseng, P., Klimesch, W., Stadler, W., Schabus, M., Doppelmayr, M., Hanslmayr, S., Gruber, W. R., & Birbaumer, N. (2005). A shift of visual spatial attention is selectively associated with human EEG alpha activity. *European Journal of Neuroscience*, 22(11), 2917–2926. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.04482.x>
- Scolari, M., Seidl-Rathkopf, K. N., & Kastner, S. (2015). Functions of the human frontoparietal attention network: Evidence from neuroimaging. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 1, 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2014.08.003>
- Sellers, K. K., Yu, C., Zhou, Z. C., Stitt, I., Li, Y., Radtke-Schuller, S., Alagapan, S., & Fröhlich, F. (2016). Oscillatory dynamics in the frontoparietal attention network during sustained attention in the ferret. *Cell Reports*, 16(11), 2864–2874. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2016.08.055>
- Shomstein, S., & Yantis, S. (2004). Control of attention shifts between vision and audition in human cortex. *The Journal of Neuroscience*, 24(47), 10702–10706. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2939-04.2004>
- Tallon-Baudry, C., & Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Cognitive Sciences*, 3(4), 151–162. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(99\)01299-1](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(99)01299-1)
- Townsend, J. T., & Ashby, G. F. (1978). Methods of modeling capacity in simple processing systems. In J. N. Castellan & F. Restle (Eds.), *Cognitive Theory* (Vol. 3, pp. 199–239). Lawrence Erlbaum Associates.
- Uhlhaas, P. J., Roux, F., Rodriguez, E., Rotarska-Jagiela, A., & Singer, W. (2010). Neural synchrony and the development of cortical networks. *Trends in Cognitive Sciences*, 14(2), 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.12.002>
- van Diepen, R. M., Foxe, J. J., & Mazaheri, A. (2019). The functional role of alpha-band activity in attentional processing: The current zeitgeist and future outlook. *Current Opinion in Psychology*, 29, 229–238. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2019.03.015>
- 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 Driel, J., Sligte, I. G., Linders, J., Elport, D., & Cohen, M. X. (2015). Frequency band-specific electrical brain stimulation modulates cognitive control processes. *PLOS ONE*, 10(9), e0138984. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138984>

- van Noordt, S. J. R., Desjardins, J. A., Gogo, C. E. T., Tekok-Kilic, A., & Segalowitz, S. J. (2017). Cognitive control in the eye of the beholder: Electro cortical theta and alpha modulation during response preparation in a cued saccade task. *NeuroImage*, *145*, 82–95. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.09.054>
- Vandierendonck, A. (2017). A comparison of methods to combine speed and accuracy measures of performance: A rejoinder on the binning procedure. *Behavior Research Methods*, *49*(2), 653–673. <https://doi.org/10.3758/s13428-016-0721-5>
- Wang, W., Viswanathan, S., Lee, T., & Grafton, S. T. (2016). Coupling between theta oscillations and cognitive control network during cross-modal visual and auditory attention: Supramodal vs modality-specific mechanisms. *PLOS ONE*, *11*(7), e0158465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158465>
- Weisz, N., Hartmann, T., Müller, N., Lorenz, I., & Obleser, J. (2011). Alpha rhythms in audition: Cognitive and clinical perspectives. *Frontiers in Psychology*, *2*, 73. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00073>
- Womelsdorf, T., Johnston, K., Vinck, M., & Everling, S. (2010). Theta-activity in anterior cingulate cortex predicts task rules and their adjustments following errors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(11), 5248–5253. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906194107>
- Zanto, T. P., Rubens, M. T., Thangavel, A., & Gazzaley, A. (2011). Causal role of the prefrontal cortex in top-down modulation of visual processing and working memory. *Nature Neuroscience*, *14*(5), 656–661. <https://doi.org/10.1038/nn.2773>
- Zavala, B., Jang, A., Trotta, M., Lungu, C. I., Brown, P., & Zaghloul, K. A. (2018). Cognitive control involves theta power within trials and beta power across trials in the prefrontal-subthalamic network. *Brain*, *141*(12), 3361–3376. <https://doi.org/10.1093/brain/awy266>
- Zumer, J. M., Scheeringa, R., Schoffelen, J.-M., Norris, D. G., & Jensen, O. (2014). Occipital alpha activity during stimulus processing gates the information flow to object-selective cortex. *PLoS Biology*, *12*(10), e1001965.

CHAPITRE 3

Article 2 :

No aftereffect of transcranial alternating current stimulation (tACS) on theta activity during an inter-sensory selective attention task

Audrey Murray^{1,2,3}, Isabelle Soulières^{1,3}, Dave Saint-Amour^{1,2}

¹ Département de psychologie, Université du Québec à Montréal, Montréal, Canada

² Centre de recherche du Centre Hospitalier Universitaire Sainte-Justine, Montréal, Canada

³ Centre intégré universitaire de santé et de services sociaux du Nord-de-l'île-de-Montréal, Montréal, Canada

Article publié dans la revue *International Journal of Psychophysiology* le 22 février 2025.

3.1 Abstract

Background: Selective attention is essential to filter the constant flow of sensory information reaching the brain. The contribution of theta neuronal oscillations to attentional function has been the subject of several electrophysiological studies, yet no causal relationship has been established between theta rhythms and selective attention mechanisms.

Objective and hypotheses: We aimed to clarify the causal role of theta oscillations in inter-sensory selective attention processes by combining transcranial alternating current stimulation (tACS) and electrophysiology (EEG) techniques. We hypothesized that modulation of theta activity by tACS enhances selective attention, with greater behavioral efficiency and theta power over fronto-central regions after theta-tACS compared to control conditions.

Methods: In a double-blinded within-subject study conducted in young adults ($n=20$), three stimulation conditions were applied prior to a cued inter-sensory (auditory and visual) selective attention task. The frequency of theta stimulation was individualized to match the endogenous theta peak of each participant. In addition to a sham condition, stimulation at an off-target frequency (20 Hz) was also applied. We analyzed behavioral efficiency and variability measures and performed spectral and time-frequency power analyses.

Results: No statistically significant differences in task performance or theta EEG activity were found between theta-tACS and control-tACS conditions ($ps > 0.05$).

Conclusions: The results of our study suggest that theta-tACS did not modulate performance or offline oscillations in the context of inter-sensory attention. These findings challenge the design of tACS protocols for future studies aiming to understand the contribution of theta oscillations in attentional processes.

Keywords

Transcranial alternating current stimulation (tACS), electroencephalography (EEG), theta oscillations, selective attention, cueing paradigm

3.2 Introduction

The role of neuronal oscillations in cognition is well established (Buzsáki & Draguhn, 2004; Siegel et al., 2012). The rhythmic activity of neurons is characterized by several frequency bands, each having a distinctive contribution to different cognitive mechanisms (Başar et al., 2001). Oscillations in the theta band (4-8 Hz) are of particular interest, as a large body of research has demonstrated their crucial role in brain function processes such as working memory (Hsieh & Ranganath, 2014; Sauseng et al., 2010) and cognitive control (Cavanagh & Frank, 2014). Several studies argue that theta rhythms activity over fronto-central brain regions represents a neuronal signature of components of control mechanisms, including attention (Gratton et al., 2018). In addition, alteration of theta signals is frequently observed in neurodevelopmental and psychiatric conditions for which attentional deficits are also identified (McLoughlin et al., 2022).

Studies have demonstrated a link between theta oscillatory activity and attentional processes (Clayton et al., 2015; Karakaş, 2020). Increased theta power has been observed during the preparatory period leading to targets or responses in different cueing paradigms enabling the deployment of selective attention (Hong, 2020; Wang et al., 2016). Moreover, cue-modulation of theta signals was associated with greater behavioral performance in a visuospatial task (Cooper et al., 2019). Employing an inter-sensory cueing task, in which a symbolic cue indicated the sensory modality (i.e. auditory or visual) of the following target to discriminate, we recently found that greater theta power over the fronto-central region was associated with task efficiency (Murray et al., under revision), supporting the notion that theta oscillations represent a putative correlate of preparatory attentional control. These results are in line with several findings supporting the contribution of theta rhythms to attentional processes (Helfrich et al., 2019).

To date, most studies investigating the role of theta oscillations in attentional mechanisms have identified associations for which directionality cannot be established. Neurophysiological studies using electrophysiology (EEG) are relevant to characterize oscillatory dynamics, but they do not allow to identify the causal role of neural rhythms in cognitive processes. The advent of neurostimulation techniques, specifically transcranial alternating current stimulation (tACS), is of particular interest as it can help test causality relationships (Riddle & Frohlich, 2021; Vosskuhl et al., 2018). Employing an oscillating electrical current through the scalp, tACS is thought to

modulate the rhythmic activity of neurons at a precise frequency and over a specific cortical region (Helfrich et al., 2014). When the modulation of electrophysiological activity is coupled with changes in behavioral responses, it is possible to infer a causal relationship (Herrmann et al., 2013, 2016; Thut et al., 2012). Theta-tACS has been found to modulate both oscillatory and behavioral responses in attentional-control paradigms (Brauer et al., 2018; Lehr et al., 2019; Rostami et al., 2020; van Driel et al., 2015; van Schouwenburg et al., 2019). These findings are pertinent to better understand the role of theta oscillations in attentional mechanisms.

The current study aimed to investigate the causal contribution of fronto-central theta oscillations in attentional processes by using a combination of tACS and EEG techniques in a cued inter-sensory selective attention task. Based on the assumption that tACS can modulate theta neuronal activity, we hypothesized that theta-tACS enhances selective attention. We expected greater theta power over the fronto-central regions and increased task efficiency following the application of theta-tACS compared to control stimulation.

3.3 Methods

3.3.1 Participants

Twenty young adult participants (12 women, age: $M = 26.05$, $SD = 3.33$) took part in the experiment. Exclusion criteria were unadjusted visual and auditive impairments, history of neurologic and psychiatric disorders, substance dependence during the last 6 months, history of head injury resulting in loss of consciousness, history of fainting or epilepsy, having a cardiac pacemaker, presence of intracranial metal, and other counterindications to neurostimulation (Antal et al., 2017). Written informed consent was obtained from all participants according to the Declaration of Helsinki and participants received a financial compensation (\$60 for three sessions) for their participation in the study. This study was approved by the institutional research ethics committee of *Université du Québec à Montréal*.

A sensitivity analysis using G*Power (Faul et al., 2007) demonstrated that for our repeated measures design—featuring a single group with three measurements and assuming a moderate intercorrelation ($r = 0.5$)—a sample of 20 participants is sufficient to reliably detect effect sizes of approximately $f \approx 0.295$ with 80% power. Moreover, an a priori power analysis, guided by previous

research (Giller et al., 2020) which reported a partial eta squared (η^2_p) of 0.103 (equivalent to an effect size of about $f \approx 0.339$), indicated that 16 participants would be necessary to detect such an effect with 80% power. Importantly, these analyses confirm that our sample size is well-suited for identifying moderate-to-large effects, with the significant findings typically exceeding the minimum detectable effect size.

3.3.2 Study design

All participants took part in three experimental sessions, each separated by at least 48 hours, where they received individualized theta-tACS stimulation, off-target stimulation (20 Hz), and sham stimulation (Fig. 3.1). The latter two conditions (off-target and sham) served as control conditions (control-tACS) and were combined in further analyses (see Results section). The order of sessions was counterbalanced across participants and both the experimenter and participants were blinded to stimulation conditions. Each session lasted approximately 90 minutes. At the beginning of the first session, perceptual thresholds were obtained using a quick psychophysical staircase procedure. Participants were comfortably seated in a darkened booth attenuating sound and electrical interference. An eyes open resting-state EEG was recorded for 2 minutes during which participants watched a neutral video to maintain arousal (Vanderwal et al., 2015). Individualized theta peak frequencies were identified after this 2-min resting-state recording. Participants performed practice trials of the experimental task before receiving tACS and were asked to respond as quickly and accurately as possible. Participants then either received theta-tACS, off-target-tACS or sham stimulation for 20 minutes. During the stimulation, participants watched an episode of the British Broadcasting Corporation's "Planet Earth" and were told to relax. Finally, after the delivery of stimulation, participants performed the experimental task while EEG was recorded. The task comprised 400 trials presented in a random order and divided into 5 blocks of approximately 6.5 minutes. Participants were encouraged to take small breaks between blocks to prevent fatigue.

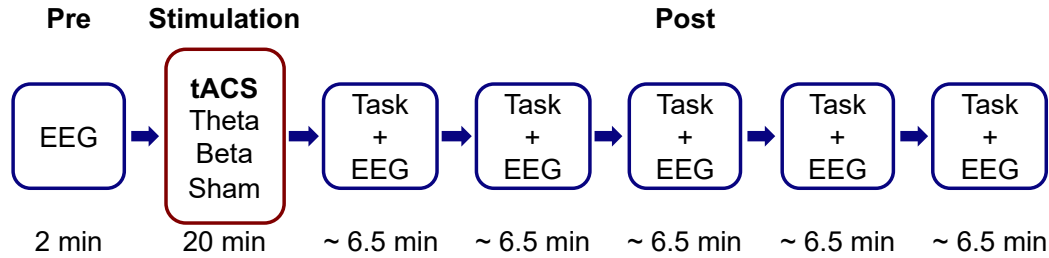


Figure 3.1 General procedure. tACS was preceded by a resting-state EEG and followed by EEG recordings while the cueing task was performed.

3.3.3 Discrimination task

Participants had to discriminate the pitch frequency of two auditory tones or the orientation of two visual gratings. Auditory and visual target stimuli were psychophysically titrated for each participant using the staircase procedure (see details below). Auditory stimuli (50% of the trials) consisted of two consecutive sinusoidal tones (60 dB sound pressure; 200 ms with 10 ms rise and fall times) delivered through two speakers surrounding the monitor, with a 50 ms interval between the tones. One of the tones had a frequency of 2000 Hz while the other was psychophysically titrated based on each participant's threshold. The visual stimuli consisted of two Gabor patches (9 cm in diameter; 0.25 cycles per visual angle degree) presented simultaneously for 100 ms and centered 9.3 cm to the left and right of the fixation cross. One of the patches had horizontal grids' orientation while the other was individually adjusted.

3.3.4 Staircase procedure

A staircase procedure (3-down/1-up rule) was performed to calibrate perceptual thresholds for both auditory and visual modalities, targeting an accuracy level of 79.4%. After 3 consecutive correct answers, stimuli intensity was lowered and after one incorrect answer, it was raised (Wetherill & Levitt, 1965). Staircase stimuli were generated and presented using the Psykinematix software (KyberVision Japan LLC, Sendai, Japan).

3.3.5 Cueing paradigm

We employed a cueing paradigm (adapted from Foxe et al., 2014) to recruit top-down selective attention (Fig. 3.2). In each trial, a visual symbolic cue was followed by a preparatory period (cue-

target interval; CTI) leading to a target (i.e., the discrimination task). Cues informed the participants on the subsequent targets' sensory modality (auditory or visual). Informative cues (70% of trials) allowed the experimental manipulation of top-down selective attention since they contained information regarding the upcoming target modality, and therefore helped participants to prepare. Non-informative cues (30%) did not inform participants regarding the upcoming target modality.

Cues were presented centrally on the monitor for 200 ms. They consisted of a musical note symbol for the auditory modality, an eye symbol for the visual modality, and a question mark for the non-informative cues. The CTI (cue offset–target onset) was fixed at 1300 ms and the inter-stimulus interval (ISI; target offset–cue onset) was randomized between 2000 ms and 3000 ms. A fixation cross was presented centrally on the monitor throughout the experiment. The task was presented using E-Prime software (Psychology Software Tools, Sharpsburg, USA). Responses were provided using a computer mouse after target onset. Participants were asked to indicate as fast and accurately as possible whether the two stimuli were identical (left click) or different (right click).

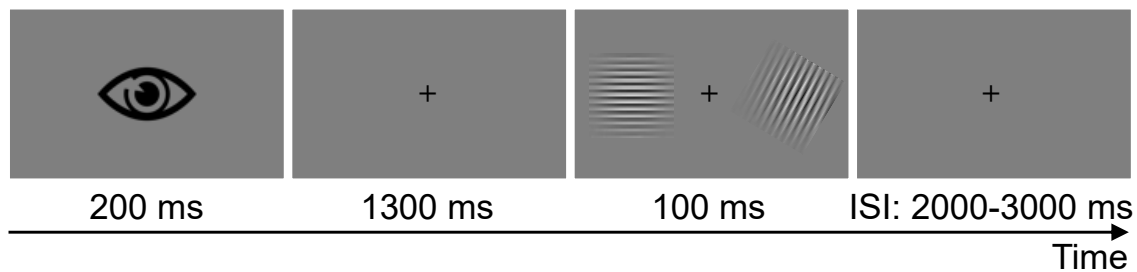


Figure 3.2 Cueing paradigm. Example of an informative visual trial. A symbolic cue indicated the modality of the upcoming target, followed by a preparatory period. Next, target was presented.

3.3.6 tACS

tACS was delivered with a battery-operated neuroConn DC-Stimulator Plus (neuroConn GmbH, Ilmenau, Germany) through two ring-shaped rubber electrodes (1328.40 mm²). Electrodes were placed under the EEG cap and positioned at FC3 and FC4 (Fig. 3.3) to target fronto-central regions based on previous work (Cohen & Donner, 2013; Hong, 2020; Keller et al., 2017; Mansouri et al., 2019; Pahor & Jaušovec, 2018; Wischnewski et al., 2016). The maximum intensity was set at 1 mA (peak-to-peak) and applied for 20 minutes to facilitate results comparison with theta-tACS studies using similar protocols (Brauer et al., 2018; Meiron & Lavidor, 2014; Wischnewski et al.,

2016) and to prevent discomfort from higher stimulation intensity (Paulus, 2010). Conductive paste was used to help maintain the impedance below 10 k Ω throughout the stimulation. Stimulation intensity (electrical current density = .08 mA/cm²) was progressively ramped up for the first 30 seconds of stimulation and ramped down for the last 30 seconds of stimulation. For sham stimulation, the current was automatically turned off after ramp-up. The SimNIBS 4 software pipeline was used for electrical field simulation, based on a finite-element method (FEM) that allows for precise calculations of electric fields in complex geometrical shapes such as a human head (Fig. 3.3) (Thielscher et al., 2015).

For theta-tACS, the stimulation frequency was individualized to each participant's peak endogenous theta frequency, based on the 2-min resting-state EEG data, as a method to potentially reduce inter-individual variability in tACS responsiveness (Kasten et al., 2019). To identify theta peak frequencies, we used a similar approach to Aktürk and al. (2022). The highest peak in power within the predefined theta band of 4 to 8 Hz from the 2-min EEG resting-state data of each participant was identified, following processing steps described in section 2.5. For off-target-tACS, frequency was set at 20 Hz for all participants, which corresponds approximatively to the median frequency bin of the beta band (12-30 Hz).

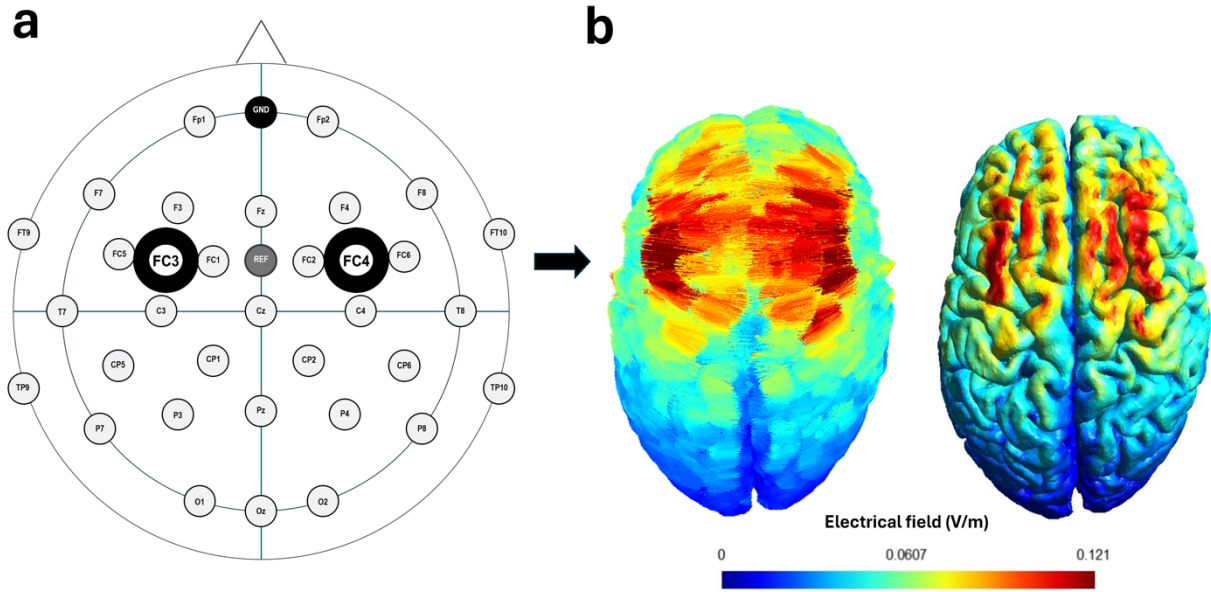


Figure 3.3 (A) tACS montage. Stimulation electrodes were placed under the EEG cap and positioned at FC3 and FC4. (B) Distribution of the electrical field in V/m for vector (left) and strength (right) modeling.

3.3.7 Behavioral data analysis

Accuracy and reaction time (RT) were recorded, and trials with extremely fast (< 250 ms) or slow (> 3000 ms) RT were excluded. Then, proportion of error (PE) was calculated and combined with RT to obtain the inverse efficiency score (IES) using the following equation: $IES = RT / 1 - PE$ (Townsend & Ashby, 1978).

3.3.8 EEG data recording and analysis

EEG signals of 32 active electrodes were recorded during the resting-state and throughout the experimental task at an analogue-to-digital sampling rate of 1000 Hz using BrainAmp system (Brain Products GmbH, Gilching, Germany). The signal impedance was kept under 20 kOhm. Online electrical reference was FCz. Offline EEG data was processed using BrainVision Analyzer 2.2 (Brain Products GmbH, Gilching, Germany).

3.3.8.1 Resting-state EEG

For the individualized theta peak frequencies identification, resting-state EEG raw data were first down sampled to 512 Hz. Then, high-pass (0.5 Hz) and low-pass (50 Hz) filters were applied

(fourth-order Butterworth Infinite Impulse Response (IIR), zero-phase shift), with the cutoff frequency defined as the half-power point (3 dB attenuation), meaning that at this frequency the signal amplitude is reduced to approximately 70% of its original value (a 50% power reduction). Resting-state EEG data were segmented in 1 second epochs and re-referenced to average. Before averaging, Fast Fourier Transforms (FFT) were computed on each epoch with 0.5 Hz frequency resolution.

3.3.8.2 Task-related EEG

Regarding spectral analyses, task-related EEG raw data were visually inspected to identify and remove muscle tension artifacts. High-pass (0.5 Hz), low-pass (50 Hz), and notch (60 Hz) filters (second-order Butterworth IIR, zero-phase shift) were applied, with cutoff frequencies set at the half-power point (3 dB attenuation). Ocular artifacts were corrected using a semi-automatic Independent Component Analysis (ICA) procedure. Independent components were initially identified automatically based on predefined criteria: for blink detection, the Fp1 channel was used with the Value Trigger Algorithm (automatic polarity, 97% blink trigger value, and 70% blink correlation trigger); for vertical eye movements, Fp1 was again used by evaluating the squared correlations and removing components contributing more than 10% of the total squared correlation; and for horizontal activity, F7 (referenced to F8) was employed under the same squared correlation criterion. ICA was applied to the entire dataset, with subsequent visual inspection confirming that the automatically flagged components corresponded to genuine ocular artifacts. Bad channels were replaced using spherical spline interpolation and the data were re-referenced to common average. The entire task-related EEG data—covering the full-time window of the task and not solely the cue-related period—were segmented into 2-second epochs. FFT were computed on each epoch with 0.5 Hz frequency resolution using a Hanning window function (10%) and then averaged. Ratio values were computed by dividing post-stimulation power values, derived from task-related EEG, by pre-stimulation power values, obtained from resting-state EEG.

To conduct time-frequency (TF) analyses, continuous raw data were segmented from -500 ms to 1700 ms time-locked to cue onset. TF was computed using a set of complex Morlet wavelets characterized by a constant ratio of 5 ranging from 3 to 35 Hz in 60 logarithmic steps. To compare the signal across all frequencies, a uniform scale normalization was applied to the wavelet function

resulting in all frequency layers having the same energy value of 1. TF values were baseline corrected with a time window from -300 ms to -100 ms pre-cue and were normalized using decibel (dB) transform. Average event-related potential (ERP) values were subtracted on each trial prior to TF computation and averaging to provide non-phase-locked oscillatory values. We focused our analysis on non-phase-locked (induced) theta activity because prior studies have shown that these oscillations are crucial for revealing top-down attentional processes and post-stimulus dynamics (David et al., 2006; Deiber et al., 2007; Donner & Siegel, 2011; Karakaş, 2020; McKewen et al., 2020). Depending on individual theta peak frequencies, layers centered at 4Hz (3 Hz to 5Hz), 5 Hz (4 Hz to 6 Hz), 6 Hz (5 Hz to 7Hz) and 7 Hz (6 Hz to 8 Hz) were extracted from the wavelets sets for further statistical analyses. Task-related EEG data was extracted in 200 ms intervals post-cue onset (0-200 ms, 200-400 ms, 400-600 ms, 600-800 ms, 800-1000 ms, 1000-1200 ms and 1200-1400 ms) to examine the time-course of fronto-central theta during preparatory attentional states (CTI). Time intervals' duration was set at 200 ms to match cue ones. The cluster of electrodes (Fz, FCz, FC1, FC2, Cz) was selected based on previous work (Cohen & Donner, 2013; Hong, 2020; Keller et al., 2017). Only correct trials were analyzed. TF values under non-informative cues were subtracted from informative cues to obtain a single measure for the dependent variable, therefore reducing subsequent multiple comparisons.

3.3.9 Statistical analyses

For all analyses, Bonferroni corrections were applied for multiple comparisons, and degrees of freedom were corrected using the Huynh-Feldt procedure when the assumption of sphericity was violated. When applicable, the epsilon (ϵ) values are reported alongside the ANOVA results. Confidence intervals were set at 95%.

Planned behavioral analysis. A repeated-measures ANOVA (rm-ANOVA) with factors Cue (informative, non-informative) and Stimulation (theta-tACS, off-target-tACS, sham-tACS) was used to compare IES across cueing and stimulation conditions. As no differences were found between theta-tACS and off-target- or sham-tACS (see Results section), the latter two conditions were combined into a single control condition (control-tACS) for subsequent analyses. *Secondary behavioral analyses.* To further compare IES between stimulations, we examined reaction time (RT) variability by creating a ratio value (RT SD / RT mean) for each participant. These ratio

values were then analyzed using a rm-ANOVA with factors Cue (informative, non-informative) and Stimulation (theta-tACS, control-tACS).

Planned task-related EEG analyses. Theta post-/pre-stimulation power ratios were compared across stimulation conditions (theta-tACS, control-tACS) using two separate paired-sample t-tests, one for all post-stimulation time intervals combined and one for the first 6.5 minutes post-stimulation. Then, TF data were analyzed using a rm-ANOVA with factors CTI (0-200, 200-400, 400-600, 600-800, 800-1000, 1000-1200, 1200-1400 ms) and Stimulation (theta-tACS, control-tACS). Again, separate analyses were performed for all post-stimulation intervals combined and for the first 6.5 minutes post-stimulation. *Secondary task-related EEG analyses.* As with behavioral measures, we examined theta power variability by computing a ratio (SD power / mean power) and comparing this across conditions using separate rm-ANOVAs with factors Stimulation (theta-tACS, control-tACS) and Time (pre-stimulation, post-stimulation).

3.4 Results

3.4.1 Behavioral data

The rm-ANOVA (Fig. 3.4) revealed a significant main effect of Cue ($F(1, 19) = 23.736, p < .001, \eta^2_p = 0.555, 95\% \text{ CI } [0.005, 0.147]$). Participants were more efficient when given informative compared to non-informative cues. No main effect of Stimulation was found ($F(2, 38) = 0.763, p = .473, \eta^2_p = 0.039, 95\% \text{ CI } [0.001, 0.008]$), and more importantly, the Cue $\times$ Stimulation interaction was not statistically significant ($F(2, 38) = 0.268, p = .766, \eta^2_p = 0.014, 95\% \text{ CI } [0, 0.003]$). These results suggest that theta-tACS did not influence behavioral performance. As there was no difference between the stimulation conditions, we combined off-target and sham stimulation into a control condition (control-tACS) and included this variable into further statistical analyses.

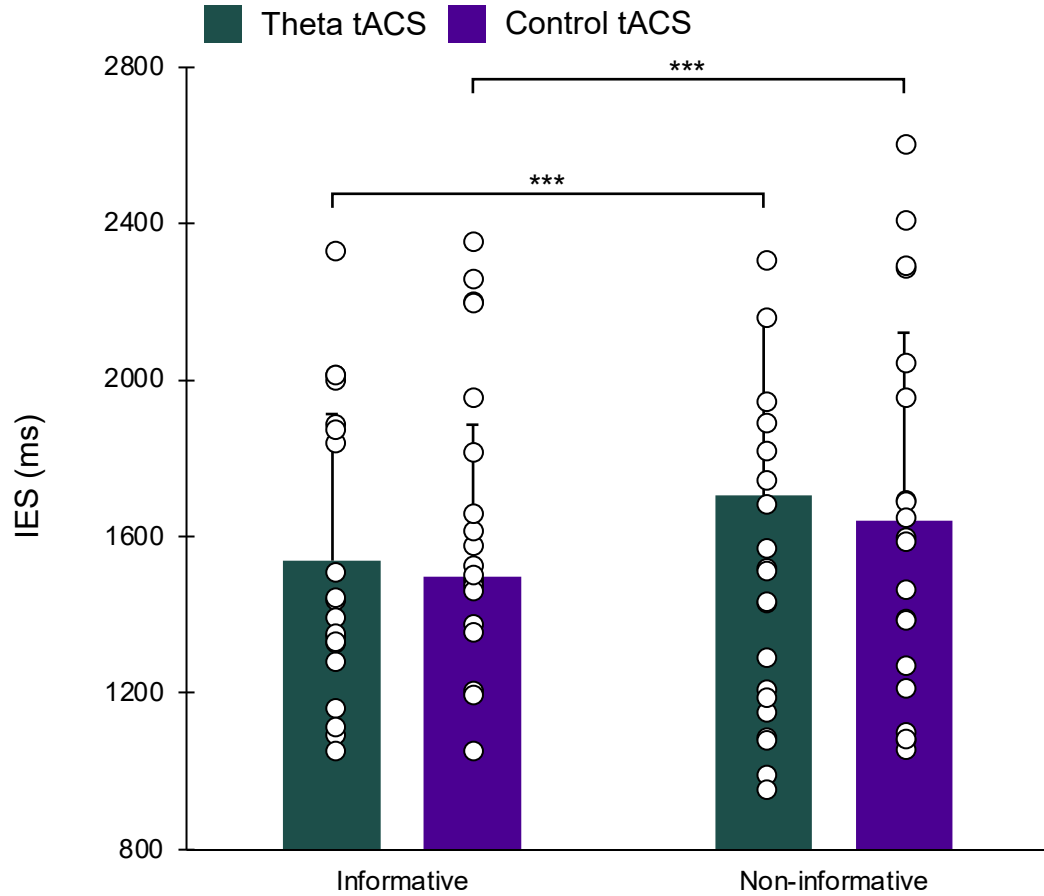


Figure 3.4 Comparison of the inverse efficiency score (IES) between cueing (informative, non-informative) and stimulation conditions (theta-tACS, control-tACS). Error bars represent SD. Participants performed faster and more accurately when presented informative versus non-informative cues ($p < .001$), irrespective of the stimulation received.

3.4.2 EEG data

Three participants were removed from the analyses because they failed the task, i.e., their performance did not improve with the informative cues, irrespective of the stimulation condition. We first looked at theta post-/pre-stimulation power ratios (Fig. 3.5). No significant difference was found between theta-tACS and control-tACS regarding all post-stimulation time intervals ($t(16) = 0.117, p = .909, 95\% \text{ CI } [-0.448, 0.503]$) or the first 6.5 minutes post-stimulation ($t(16) = -0.265, p = .795, 95\% \text{ CI } [-0.539, 0.413]$). We then focused on theta oscillatory dynamics taking place during the CTI (Fig. 3.6). For all post-stimulation time intervals combined, the rm-ANOVA revealed no main effect of Stimulation ($F(1, 16) = 0.123, p = .731, \eta^2_p = 0.008, 95\% \text{ CI } [0, 0.003]$), no main effect of CTI ($F(3.68, 58.82) = 0.952, p = .435, \eta^2_p = 0.056, 95\% \text{ CI } [0.001, 0.011]$), e

= .61), and no Stimulation $\times$ CTI interaction ($F(3.10, 49.65) = 0.411, p = .752, \eta^2_p = 0.025, 95\%$ CI $[0, 0.005], e = .52$). The same results were found when investigating the first post-stimulation time interval. Together, these results suggest that theta-tACS did not significantly change task-related EEG activity.

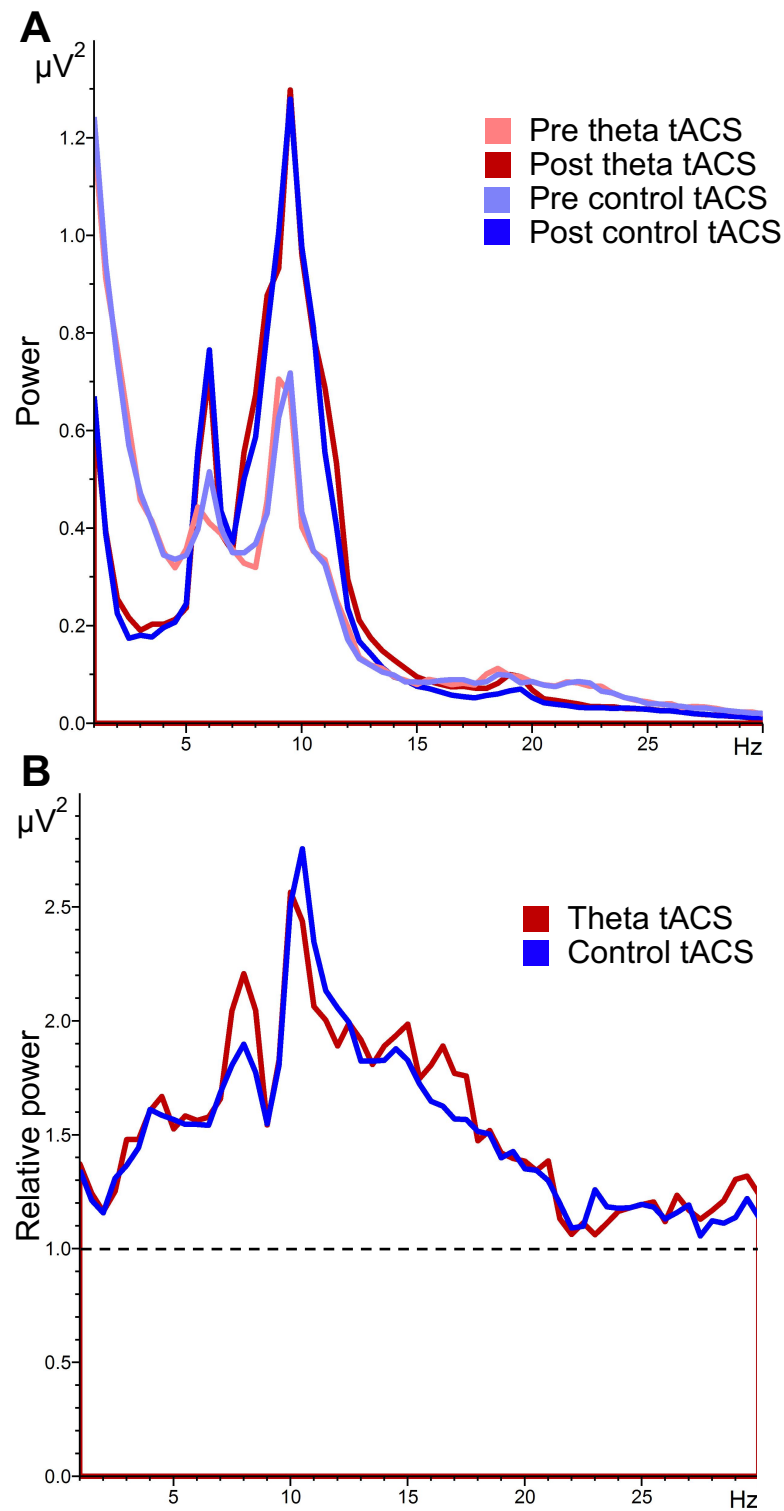


Figure 3.5 Task-related EEG power spectra between 1 Hz and 30 Hz over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz). (A) Raw task-related EEG data before and after theta- and control-tACS. (B) Post- / pre-stimulation power ratios for theta- and control-tACS.

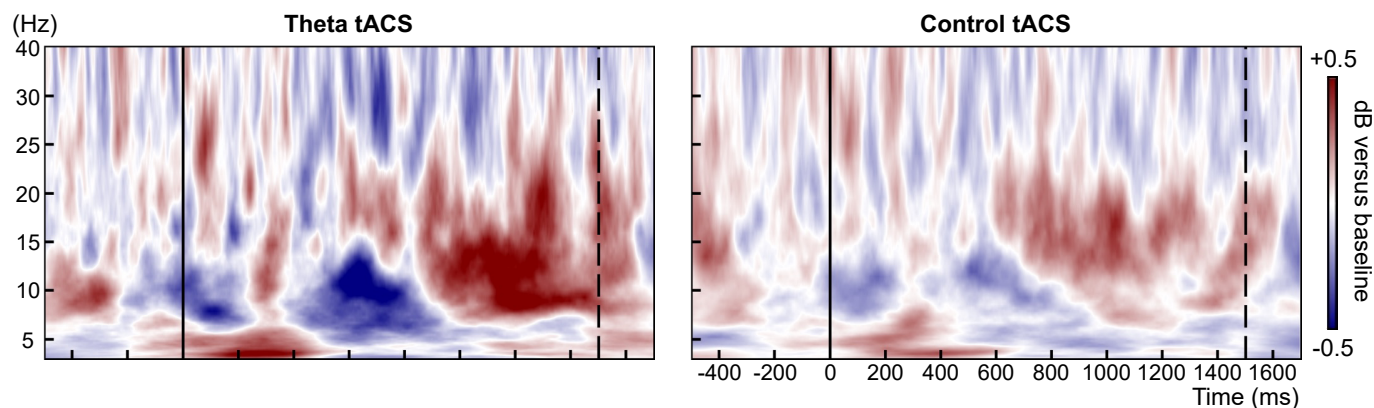


Figure 3.6 Time-frequency representations of non-phase-locked power over the fronto-central cluster of electrodes (Fz/FC1/FC2/FCZ/Cz) for informative minus non-informative cues. Theta-tACS is represented on the left and control-tACS is shown on the right. For both graphs, solid lines represent cue onset and dotted lines indicate stimulus onset.

3.4.3 Secondary analyses

We further investigated behavioral and task-related EEG data to confirm the null results from the initial planned analyses. Regarding task performance, RT variability was examined as this behavioral measure is thought to reflect more subtle changes in attentional control (Esterman et al., 2013) and increased variability has been associated with impaired cognitive functioning (Haynes et al., 2017). Again, we found no main effect of Cue ($F(1, 19) = 3.510, p = .076, \eta^2_p = 0.156, 95\% \text{ CI } [0.001, 0.046]$) or Stimulation ($F(1, 19) = .036, p = .851, \eta^2_p = 0.002, 95\% \text{ CI } [0, 0.001]$) and no Stimulation $\times$ Cue interaction ($F(1, 19) = 1.542, p = 0.229, \eta^2_p = 0.075, 95\% \text{ CI } [0.001, 0.023]$). For task-related EEG data, we also investigated a variability measure. Analysis of the whole post-stimulation period revealed no main effect of Stimulation ($F(1, 16) = 0.627, p = .440, \eta^2_p = 0.038, 95\% \text{ CI } [0, 0.014]$). However, a significant main effect of Time (pre-stimulation, post-stimulation) was found ($F(1, 16) = 7.211, p = .016, \eta^2_p = 0.311, 95\% \text{ CI } [0.003, 0.106]$), so that variability was greater post-stimulation compared to pre-stimulation. The Stimulation $\times$ Cue interaction was not significant ($F(1, 16) = 0.700, p = .415, \eta^2_p = 0.042, 95\% \text{ CI } [0, 0.016]$). Regarding the first 6.5 minutes post-stimulation interval, no significant results were found.

3.5 Discussion

In this double-blinded within-subject study, we combined EEG and tACS techniques to investigate the causal role of theta oscillations in inter-sensory selective attention using a cueing paradigm.

The frequency of theta stimulation was individualized to match the peak endogenous frequency of each participant. To ensure the specificity of potential effects of theta-tACS, two control stimulations were administered, namely a sham stimulation condition, but also an off-target frequency condition (20 Hz).

We expected greater task efficiency and theta power over the fronto-central regions following theta-tACS, compared to control-tACS. Our findings did not support this hypothesis. Although participants were more efficient when given information to prepare for the upcoming task, indicating engagement of selective attention, theta-tACS had no effect on their behavioral performance. No significant difference was found between theta-tACS and control-tACS on task efficiency. These results challenge the findings of several studies reporting theta-tACS modulation of performance in cognitive control tasks (e.g. Brignani et al., 2013; Cui et al., 2018; Fusco et al., 2018; Giller et al., 2020; Lehr et al., 2019; Martínez-Pérez et al., 2022; Rostami et al., 2020; Van Driel et al., 2015; van Schouwenburg et al., 2019; Wei et al., 2021) and its effect on various cognitive functions (Klink et al., 2020; Lee et al., 2023). However, other studies reported null or contradictory behavioral results (e.g. Brauer et al., 2018; Deng et al., 2019; Mansouri et al., 2019; Santarnecchi et al., 2013; van Schouwenburg et al., 2019). Our EEG results point in the same direction as the behavioral findings, which is no after-effect of theta-tACS on neuronal oscillations activity. Post- and pre-stimulation power ratios as well as theta oscillatory power during the preparatory period of the task did not statistically differ between stimulation conditions, suggesting that theta-tACS did not change task-related EEG activity. These results are surprising considering evidence of theta rhythms modulation following the application of theta-tACS over frontal sources (e.g. Aktürk et al., 2022; Alekseichuk et al., 2017; Chander et al., 2016; Cui et al., 2018; Dantas et al., 2023, 2023; Jaušovec & Jaušovec, 2014; Pahor & Jaušovec, 2018; Reinhart, 2017; Rostami et al., 2020; Vosskuhl et al., 2015; Wei et al., 2021; Wischnewski et al., 2016; Wischnewski & Compen, 2022; Zhang et al., 2022), although some studies reported inconclusive or mixed findings (e.g. Dantas et al., 2021; Fabbrini et al., 2022; Kleinert et al., 2017; Mansouri et al., 2019; Pahor & Jaušovec, 2014; Wischnewski et al., 2021; Wischnewski & Schutter, 2017). To verify potential after-effects of theta-tACS on behavior and neuronal oscillations that were not found with planned analyses, we conducted secondary analyses that revealed no difference between theta-tACS and control-tACS regarding behavioral and task-related EEG variability. Taken together, the results

from our study showed no evidence that theta-tACS can influence the performance or neuronal activity in the context of inter-sensory attention. Ideally, including pre-tACS baseline measurements for both behavioral performance and event-related EEG would have allowed us to better normalize brain activity and account for day-to-day variability. However, our intra-subject design minimized variability, and our counterbalanced session order mitigated potential learning and fluctuation effects, while acquiring such additional baselines would have significantly lengthened each experimental session, posing practical challenges. On the other hand, selective attention may also be mediated by alternative mechanisms, such as alpha-band inhibition, which is known to suppress task-irrelevant information (van Diepen et al., 2019). This mechanism may operate independently of theta oscillations and might explain why our manipulation of fronto-central theta activity did not yield measurable changes in performance.

Experimental designs and stimulation parameters selection prove to be important methodological aspects as they exert an influence on the potential effects of tACS. Regarding stimulation parameters, electrode montage, stimulation site as well as duration and intensity of stimulation are all factors that need to be considered to achieve an effect of tACS on behavioral and EEG measurements (Antal & Herrmann, 2016). In the current study, parameters were chosen based on similar studies that have reported significant effects of fronto-central theta-tACS on task performance or neural activity (Cui et al., 2018; Lehr et al., 2019; Meiron & Lavidor, 2014; Rostami et al., 2020; Sela et al., 2012; van Driel et al., 2015; van Schouwenburg et al., 2019; Wei et al., 2021; Wischniewski et al., 2016), although there is still a great diversity in tACS protocols. Recently, a meta-analysis that reported significant effects of theta-tACS on cognitive functioning, including measures of attention and cognitive control, revealed that parameters of most studies were similar to those of the current study (Grover et al., 2023). The electrode configuration was generally conventional, i.e. composed of two bipolar electrodes, as opposed to a high-definition set-up. In addition, stimulation frequently lasted from 20 to 25 minutes, at a current intensity of .75 to 1 mA. Specifically, the question of the minimum electric current required to carry physiological changes is still under debate. While some may consider a voltage of 1 mA too weak to produce any significant effect on neuronal rhythms (Wischniewski et al., 2023), several studies have demonstrated significant effects following theta-tACS delivered at < 2 mA (e.g. Aktürk et al., 2022; Alekseichuk et al., 2017; Brignani et al., 2013; Cui et al., 2018; Dantas et al., 2021, 2023; Fusco et

al., 2018; Guo et al., 2021; Jaušovec et al., 2014; Jaušovec & Jaušovec, 2014; Lehr et al., 2019; Martínez-Pérez et al., 2022; Neubauer et al., 2017; Pahor & Jaušovec, 2014; Polanía et al., 2012; Reinhart, 2017; Rostami et al., 2020; Sela et al., 2012; Van Driel et al., 2015; van Schouwenburg et al., 2019; Vosskuhl et al., 2015; Wei et al., 2021; Wischnewski et al., 2016, 2021; Wischnewski & Compen, 2022; Wolinski et al., 2018; Zhang et al., 2022). Altogether, this suggests that the parameters in the present study had the potential to influence neuronal activity.

Following practical guidelines for experimental design (Antal & Herrmann, 2016; Wischnewski et al., 2023), we implemented a within-subject double-blinded study to limit inter-individual variability. Moreover, to ensure that potential tACS effects were due to the specific parameters of theta-tACS, we included active and passive control conditions. Another important design aspect to consider is the timing of tACS, whether applied during (online) or before (offline) task performance, as it is thought to modulate neuronal oscillations differently (Veniero et al., 2015) and have a distinct impact on behavioral measures and cognitive functioning (Herrmann et al., 2013). Online stimulation enables real-time entrainment and coupling of the neuronal oscillations underlying the cognitive mechanisms solicited by the cognitive task (Fröhlich, 2014; Liu et al., 2018; Thut et al., 2011), possibly through membrane potential variations (Elyamany et al., 2021). Offline tACS effects are thought to take place through synaptic plasticity and persist post-stimulation (Wischnewski et al., 2019; Zaehle et al., 2010). Although some research suggests that online stimulation paradigms would be more appropriate to produce physiological effects (Alagapan et al., 2016; Veniero et al., 2015), studies reported significant findings using offline paradigms (Lee et al., 2023), specifically delivering offline theta-tACS (Aktürk et al., 2022; Jaušovec et al., 2014; Jaušovec & Jaušovec, 2014; Neubauer et al., 2017; Pahor & Jaušovec, 2014, 2018; Rostami et al., 2020; Wischnewski et al., 2021; Wolinski et al., 2018). Moreover, there is evidence suggesting that offline tACS improves behavioral performance more significantly than online paradigms (Grover et al., 2023) and some studies reported no behavioral effect of online theta-tACS (e.g. Ergo et al., 2020; Fabbrini et al., 2022; Feurra et al., 2016; Santarnecchi et al., 2016; Zavec et al., 2020). All in all, it is possible that modulation of neuronal activity occurred during theta-tACS in our study, but that the effects were not robust enough to be measurable post-stimulation.

Selecting a personalized frequency of stimulation, meaning applying tACS at a frequency corresponding to each participant's endogenous peak frequency, is beneficial to reduce inter-

individual variability and optimize the potential effects of tACS (Herrmann et al., 2013; Riddle & Frohlich, 2021). The rationale behind this approach is that the closer the stimulation is to the individual endogenous frequency, the more likely it is to be modulated by tACS, even with the application of a low voltage (Antal & Herrmann, 2016). Furthermore, it was suggested that compared to stimulation at a fixed frequency for all participants, stimulation at a personalized frequency demonstrated more robust effects (Chuderski & Chinta, 2024). Recent advances suggested that real-time alignment of the phase of stimulation with the phase of endogenous oscillations (referred as “closed-loop” stimulation) may increase stimulation efficiency (Nasr et al., 2022). On the contrary, a priori selection of individualized stimulation frequencies (“open-loop”), based on a sample of EEG data collected during the resting-state period, can be a drawback as the effects of tACS are known to be both state- and frequency-dependent (Alagapan et al., 2016; Herrmann et al., 2013). The activity of neuronal oscillations varies between resting-state and task periods, which is not considered during prior peak-frequency selection. For example, it has been suggested that tACS effects vary depending on what participants do during the stimulation period, such as performing a different task related to the study (Feurra et al., 2013), or simply having their eyes open versus closed (Neuling et al., 2013). However, studies comparing closed and open-loop protocols found inconsistent results (e.g. Stecher et al., 2021). Moreover, concurrent tACS delivery and EEG recording remains difficult to implement due to technical constraints, for example to record clean EEG data (Bland & Sale, 2019; Kasten & Herrmann, 2019; Liu et al., 2018).

An alternative explanation for the non-significant results found in this study is that our tACS protocol enabled modulation of neuronal oscillations, but behavioral and electrophysiological analyses failed to capture this effect. First and foremost, neuronal activity, like behavior, was measured after tACS delivery, limiting the measurement to potential after-effects of stimulation versus tACS-induced changes taking place in real time. Second, the results of some studies suggest that, beyond modulating the power of neuronal oscillations at a site of interest, the effects of tACS may be observable at the level of connectivity between different brain regions involved in the cognitive process under study, or between different frequency bands. For example, using a working memory task, Biel et al. (2022) demonstrated that theta-tACS modulated the phase of theta oscillations between frontal and parietal regions, which in turn reduced connectivity between these regions and impaired participants' behavioral performance. Similar results have been found in other

studies using tACS to modulate the phase of theta oscillations (Alekseichuk et al., 2017; Chander et al., 2016; Cui et al., 2018). Other studies looking at cross-frequency coupling have revealed interesting insights (Alekseichuk et al., 2016; Amador de Lara et al., 2018). For example, tACS simultaneously coupling theta and gamma rhythms over the cingulate and frontal cortex impaired behavioral performance in a cognitive control paradigm (Turi et al., 2020). The authors suggested that tACS modulated the phase of oscillations, thereby interfering with theta-gamma coupling. Therefore, phase and connectivity analyses might have revealed potential theta-tACS after-effects beyond power measures.

3.6 Conclusions

We aimed to clarify the causal role of theta oscillations in inter-sensory selective attention processes by combining tACS and EEG techniques in a double-blinded within-subject study. Contrary to our expectations, theta-tACS did not modulate task efficiency or neuronal oscillations over fronto-central brain regions. We suggest that future research should consider online and closed-loop stimulation paradigms to achieve an effect on behavioral and EEG measures and should explore phase and connectivity measures to better capture potential tACS effects.

Funding

This work was supported by the Canadian Institutes of Health Research awards numbers 9879244 and 9879243, and the Fonds de Recherche du Québec – Santé award number 260254 awarded to Audrey Murray.

CRedit authorship contribution statement

Audrey Murray: Conceptualization; data curation; formal analysis; funding acquisition; investigation; methodology; project administration; visualization; writing – original draft; writing – review and editing. Isabelle Soulières: Conceptualization; funding acquisition; supervision; writing – review and editing. Dave-Saint-Amour: Conceptualization; methodology; funding acquisition; resources; supervision; writing – review and editing.

Declaration of competing interests

None.

Acknowledgements

We are grateful to Anthony Hosein Poitras Loewen for technical support, and Yasmine Zerroug and Mathilde Champagne-Hamel for assistance with data collection.

3.7 References

- Aktürk, T., de Graaf, T. A., Güntekin, B., Hanoğlu, L., & Sack, A. T. (2022). Enhancing memory capacity by experimentally slowing theta frequency oscillations using combined EEG-tACS. *Scientific Reports*, 12(1), 14199. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18665-z>
- Alagapan, S., Schmidt, S. L., Lefebvre, J., Hadar, E., Shin, H. W., & Fröhlich, F. (2016). Modulation of cortical oscillations by low-frequency direct cortical stimulation is state-dependent. *PLOS Biology*, 14(3), e1002424. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002424>
- Alekseichuk, I., Pabel, S. C., Antal, A., & Paulus, W. (2017). Intrahemispheric theta rhythm desynchronization impairs working memory. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 35(2), 147–158. <https://doi.org/10.3233/RNN-160714>
- Alekseichuk, I., Turi, Z., Amador de Lara, G., Antal, A., & Paulus, W. (2016). Spatial working memory in humans depends on theta and high gamma synchronization in the prefrontal cortex. *Current Biology*, 26(12), 1513–1521. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.035>
- Amador de Lara, G., Alekseichuk, I., Turi, Z., Lehr, A., Antal, A., & Paulus, W. (2018). Perturbation of theta-gamma coupling at the temporal lobe hinders verbal declarative memory. *Brain Stimulation*, 11(3), 509–517. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2017.12.007>
- Antal, A., Alekseichuk, I., Bikson, M., Brockmüller, J., Brunoni, A. R., Chen, R., Cohen, L. G., Douthwaite, G., Ellrich, J., Flöel, A., Fregni, F., George, M. S., Hamilton, R., Haueisen, J., Herrmann, C. S., Hummel, F. C., Lefaucheur, J. P., Liebetanz, D., Loo, C. K., ... Paulus, W. (2017). Low intensity transcranial electric stimulation: Safety, ethical, legal regulatory and application guidelines. *Clinical Neurophysiology: Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, 128(9), 1774–1809. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2017.06.001>
- Antal, A., & Herrmann, C. S. (2016). Transcranial alternating current and random noise stimulation: Possible mechanisms. *Neural Plasticity*, 2016(1), 1–12. <https://doi.org/10.1155/2016/3616807>
- Başar, E., Başar-Eroglu, C., Karakaş, S., & Schürmann, M. (2001). Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes. *International Journal of Psychophysiology*, 39(2–3), 241–248. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(00\)00145-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(00)00145-8)
- Biel, A. L., Sterner, E., Röhl, L., & Sauseng, P. (2022). Modulating verbal working memory with fronto-parietal transcranial electric stimulation at theta frequency: Does it work? *European Journal of Neuroscience*, 55(2), 405–425. <https://doi.org/10.1111/ejn.15563>

- Bland, N. S., & Sale, M. V. (2019). Current challenges: The ups and downs of tACS. *Experimental Brain Research*, 237(12), 3071–3088. <https://doi.org/10.1007/s00221-019-05666-0>
- Brauer, H., Kadish, N. E., Pedersen, A., Siniatchkin, M., & Moliadze, V. (2018). No modulatory effects when stimulating the right inferior frontal gyrus with continuous 6 Hz tACS and tRNS on response inhibition: A behavioral study. *Neural Plasticity*, 2018(1), 3156796. <https://doi.org/10.1155/2018/3156796>
- Brignani, D., Ruzzoli, M., Mauri, P., & Miniussi, C. (2013). Is transcranial alternating current stimulation effective in modulating brain oscillations? *PLoS ONE*, 8(2), e56589.
- Buzsáki, G., & Draguhn, A. (2004). Neuronal oscillations in cortical networks. *Science*, 304(5679), 1926–1929. <https://doi.org/10.1126/science.1099745>
- Cavanagh, J. F., & Frank, M. J. (2014). Frontal theta as a mechanism for cognitive control. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(8), 414–421. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.04.012>
- Chander, B. S., Witkowski, M., Braun, C., Robinson, S. E., Born, J., Cohen, L. G., Birbaumer, N., & Soekadar, S. R. (2016). tACS phase locking of frontal midline theta oscillations disrupts working memory performance. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 10. <https://doi.org/10.3389/fncel.2016.00120>
- Chuderski, A., & Chinta, S. R. (2024). Transcranial alternating current stimulation barely enhances working memory in healthy adults: A meta-analysis. *Brain Research*, 1839, 149022. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2024.149022>
- Clayton, M. S., Yeung, N., & Cohen Kadosh, R. (2015). The roles of cortical oscillations in sustained attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 19(4), 188–195. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.02.004>
- Cohen, M. X., & Donner, T. H. (2013). Midfrontal conflict-related theta-band power reflects neural oscillations that predict behavior. *Journal of Neurophysiology*, 110(12), 2752–2763. <https://doi.org/10.1152/jn.00479.2013>
- Cooper, P. S., Karayanidis, F., McKewen, M., McLellan-Hall, S., Wong, A. S. W., Skippen, P., & Cavanagh, J. F. (2019). Frontal theta predicts specific cognitive control-induced behavioural changes beyond general reaction time slowing. *NeuroImage*, 189, 130–140. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.01.022>
- Cui, H., Wei, J., Ke, Y., An, X., Sun, C., Xu, M., Qi, H., Ming, D., & Zhou, P. (2018). Research of the regulation effect of transcranial alternating current stimulation on vigilant attention. *2018 40th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC)*, 3481–3484. <https://doi.org/10.1109/EMBC.2018.8512894>
- Dantas, A. M., Sack, A. T., Brugger, E., Jiao, P., & Schuhmann, T. (2021). Reduced risk-taking behavior during frontal oscillatory theta band neurostimulation. *Brain Research*, 1759, 147365. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2021.147365>

- Dantas, A. M., Sack, A. T., Bruggen, E., Jiao, P., & Schuhmann, T. (2023). Modulating risk-taking behavior with theta-band tACS. *NeuroImage*, 283, 120422. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2023.120422>
- David, O., Kilner, J. M., & Friston, K. J. (2006). Mechanisms of evoked and induced responses in MEG/EEG. *NeuroImage*, 31(4), 1580–1591. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.034>
- Deiber, M.-P., Missonnier, P., Bertrand, O., Gold, G., Fazio-Costa, L., Ibañez, V., & Giannakopoulos, P. (2007). Distinction between perceptual and attentional processing in working memory tasks: A study of phase-locked and induced oscillatory brain dynamics. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(1), 158–172. <https://doi.org/10.1162/jocn.2007.19.1.158>
- Deng, Y., Reinhart, R. M., Choi, I., & Shinn-Cunningham, B. G. (2019). Causal links between parietal alpha activity and spatial auditory attention. *eLife*, 8, e51184. <https://doi.org/10.7554/eLife.51184>
- Donner, T. H., & Siegel, M. (2011). A framework for local cortical oscillation patterns. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(5), 191–199. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.03.007>
- Elyamany, O., Leicht, G., Herrmann, C. S., & Mulert, C. (2021). Transcranial alternating current stimulation (tACS): From basic mechanisms towards first applications in psychiatry. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, 271(1), 135–156. <https://doi.org/10.1007/s00406-020-01209-9>
- Ergo, K., Loof, E. D., Debra, G., Pastötter, B., & Verguts, T. (2020). Failure to modulate reward prediction errors in declarative learning with theta (6 Hz) frequency transcranial alternating current stimulation. *PLOS ONE*, 15(12), e0237829. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237829>
- Esterman, M., Noonan, S. K., Rosenberg, M., & DeGutis, J. (2013). In the zone or zoning out? Tracking behavioral and neural fluctuations during sustained attention. *Cerebral Cortex*, 23(11), 2712–2723. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhs261>
- Fabbrini, A., Guerra, A., Giangrosso, M., Manzo, N., Leodori, G., Pasqualetti, P., Conte, A., Di Lazzaro, V., & Berardelli, A. (2022). Transcranial alternating current stimulation modulates cortical processing of somatosensory information in a frequency- and time-specific manner. *NeuroImage*, 254, 119119. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2022.119119>
- 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>
- Feurra, M., Galli, G., Pavone, E. F., Rossi, A., & Rossi, S. (2016). Frequency-specific insight into short-term memory capacity. *Journal of Neurophysiology*, 116(1), 153–158. <https://doi.org/10.1152/jn.01080.2015>

- Feurra, M., Pasqualetti, P., Bianco, G., Santarnecchi, E., Rossi, A., & Rossi, S. (2013). State-dependent effects of transcranial oscillatory currents on the motor system: What you think matters. *Journal of Neuroscience*, 33(44), 17483–17489. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1414-13.2013>
- Foxe, J. J., Murphy, J. W., & De Sanctis, P. (2014). Throwing out the rules: Anticipatory alpha-band oscillatory attention mechanisms during task-set reconfigurations. *European Journal of Neuroscience*, 39(11), 1960–1972. <https://doi.org/10.1111/ejn.12577>
- Fröhlich, F. (2014). Endogenous and exogenous electric fields as modifiers of brain activity: Rational design of noninvasive brain stimulation with transcranial alternating current stimulation. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, 16(1), 93–102. <https://doi.org/10.31887/DCNS.2014.16.1/ffroehlich>
- Fusco, G., Scandola, M., Feurra, M., Pavone, E. F., Rossi, S., & Aglioti, S. M. (2018). Midfrontal theta transcranial alternating current stimulation modulates behavioural adjustment after error execution. *European Journal of Neuroscience*, 48(10), 3159–3170. <https://doi.org/10.1111/ejn.14174>
- Giller, F., Bensmann, W., Mückschel, M., Stock, A.-K., & Beste, C. (2020). Evidence for a causal role of superior frontal cortex theta oscillations during the processing of joint subliminal and conscious conflicts. *Cortex*, 132, 15–28. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2020.08.003>
- Grover, S., Fayzullina, R., Bullard, B. M., Levina, V., & Reinhart, R. M. G. (2023). A meta-analysis suggests that tACS improves cognition in healthy, aging, and psychiatric populations. *Science Translational Medicine*, 15(697), eabo2044. <https://doi.org/10.1126/scitranslmed.abo2044>
- Guo, X., Li, Z., Zhang, L., & Liu, Q. (2021). Modulation of visual working memory performance via different theta frequency stimulations. *Brain Sciences*, 11(10), Article 10. <https://doi.org/10.3390/brainsci11101358>
- Haynes, B. I., Bauermeister, S., & Bunce, D. (2017). A systematic review of longitudinal associations between reaction time intraindividual variability and age-related cognitive decline or impairment, dementia, and mortality. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 23(5), 431–445. <https://doi.org/10.1017/S1355617717000236>
- Helfrich, R. F., Breska, A., & Knight, R. T. (2019). Neural entrainment and network resonance in support of top-down guided attention. *Current Opinion in Psychology*, 29, 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2018.12.016>
- Helfrich, R. F., Knepper, H., Nolte, G., Strüber, D., Rach, S., Herrmann, C. S., Schneider, T. R., & Engel, A. K. (2014). Selective modulation of interhemispheric functional connectivity by HD-tACS shapes perception. *PLoS Biology*, 12(12), e1002031. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002031>

- Herrmann, C. S., Rach, S., Neuling, T., & Strüber, D. (2013). Transcranial alternating current stimulation: A review of the underlying mechanisms and modulation of cognitive processes. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00279>
- Herrmann, C. S., Strüber, D., Helfrich, R. F., & Engel, A. K. (2016). EEG oscillations: From correlation to causality. *International Journal of Psychophysiology*, 103, 12–21. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2015.02.003>
- Hong, X., Sun, J., Wang, J., Li, C., & Tong, S. (2020). Attention-related modulation of frontal midline theta oscillations in cingulate cortex during a spatial cueing Go/NoGo task. *International Journal of Psychophysiology*, 148, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2019.11.011>
- Hsieh, L.-T., & Ranganath, C. (2014). Frontal midline theta oscillations during working memory maintenance and episodic encoding and retrieval. *NeuroImage*, 85, 721–729. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.08.003>
- Jaušovec, N., & Jaušovec, K. (2014). Increasing working memory capacity with theta transcranial alternating current stimulation (tACS). *Biological Psychology*, 96, 42–47. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.11.006>
- Jaušovec, N., Jaušovec, K., & Pahor, A. (2014). The influence of theta transcranial alternating current stimulation (tACS) on working memory storage and processing functions. *Acta Psychologica*, 146, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2013.11.011>
- Karakaş, S. (2020). A review of theta oscillation and its functional correlates. *International Journal of Psychophysiology*, 157, 82–99. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2020.04.008>
- Kasten, F. H., Duecker, K., Maack, M. C., Meiser, A., & Herrmann, C. S. (2019). Integrating electric field modeling and neuroimaging to explain inter-individual variability of tACS effects. *Nature Communications*, 10(1), 5427. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13417-6>
- Kasten, F. H., & Herrmann, C. S. (2019). Recovering brain dynamics during concurrent tACS-M/EEG: An overview of analysis approaches and their methodological and interpretational pitfalls. *Brain Topography*, 32(6), 1013–1019. <https://doi.org/10.1007/s10548-019-00727-7>
- Keller, A. S., Payne, L., & Sekuler, R. (2017). Characterizing the roles of alpha and theta oscillations in multisensory attention. *Neuropsychologia*, 99, 48–63. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.02.021>
- Kleinert, M.-L., Szymanski, C., & Müller, V. (2017). Frequency-unspecific effects of θ -tACS related to a visuospatial working memory task. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00367>

- Klink, K., Paßmann, S., Kasten, F. H., & Peter, J. (2020). The modulation of cognitive performance with transcranial alternating current stimulation: A systematic review of frequency-specific effects. *Brain Sciences*, 10(12), 932. <https://doi.org/10.3390/brainsci10120932>
- Lee, T. L., Lee, H., & Kang, N. (2023). A meta-analysis showing improved cognitive performance in healthy young adults with transcranial alternating current stimulation. *Npj Science of Learning*, 8(1), 1–20. <https://doi.org/10.1038/s41539-022-00152-9>
- Lehr, A., Henneberg, N., Nigam, T., Paulus, W., & Antal, A. (2019). Modulation of conflict processing by theta-range tACS over the dorsolateral prefrontal cortex. *Neural Plasticity*, 2019(1), 6747049. <https://doi.org/10.1155/2019/6747049>
- Liu, A., Vöröslakos, M., Kronberg, G., Henin, S., Krause, M. R., Huang, Y., Opitz, A., Mehta, A., Pack, C. C., Krekelberg, B., Berényi, A., Parra, L. C., Melloni, L., Devinsky, O., & Buzsáki, G. (2018). Immediate neurophysiological effects of transcranial electrical stimulation. *Nature Communications*, 9(1), 5092. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07233-7>
- Mansouri, F., Shanbour, A., Mazza, F., Fettes, P., Zariffa, J., & Downar, J. (2019). Effect of theta transcranial alternating current stimulation and phase-locked transcranial pulsed current stimulation on learning and cognitive control. *Frontiers in Neuroscience*, 13. <https://doi.org/10.3389/fnins.2019.01181>
- Martínez-Pérez, V., Tortajada, M., Palmero, L. B., Campoy, G., & Fuentes, L. J. (2022). Effects of transcranial alternating current stimulation over right-DLPFC on vigilance tasks depend on the arousal level. *Scientific Reports*, 12(1), 547. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-04607-8>
- McKewen, M., Cooper, P. S., Wong, A. S. W., Michie, P. T., Sauseng, P., & Karayanidis, F. (2020). Task-switching costs have distinct phase-locked and nonphase-locked EEG power effects. *Psychophysiology*, 57(5), e13533. <https://doi.org/10.1111/psyp.13533>
- McLoughlin, G., Gyurkovics, M., Palmer, J., & Makeig, S. (2022). Midfrontal theta activity in psychiatric illness: An index of cognitive vulnerabilities across disorders. *Biological Psychiatry*, 91(2), 173–182. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2021.08.020>
- Meiron, O., & Lavidor, M. (2014). Prefrontal oscillatory stimulation modulates access to cognitive control references in retrospective metacognitive commentary. *Clinical Neurophysiology*, 125(1), 77–82. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2013.06.013>
- Nasr, K., Haslacher, D., Dayan, E., Censor, N., Cohen, L. G., & Soekadar, S. R. (2022). Breaking the boundaries of interacting with the human brain using adaptive closed-loop stimulation. *Progress in Neurobiology*, 216, 102311. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2022.102311>
- Neubauer, A. C., Wammerl, M., Benedek, M., Jauk, E., & Jaušovec, N. (2017). The influence of transcranial alternating current stimulation (tACS) on fluid intelligence: An fMRI study.

Personality and Individual Differences, 118, 50–55.
<https://doi.org/10.1016/j.paid.2017.04.016>

Neuling, T., Rach, S., & Herrmann, C. S. (2013). Orchestrating neuronal networks: Sustained after-effects of transcranial alternating current stimulation depend upon brain states. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00161>

Pahor, A., & Jaušovec, N. (2014). The effects of theta transcranial alternating current stimulation (tACS) on fluid intelligence. *International Journal of Psychophysiology*, 93(3), 322–331. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2014.06.015>

Pahor, A., & Jaušovec, N. (2018). The effects of theta and gamma tACS on working memory and electrophysiology. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00651>

Paulus, W. (2010). On the difficulties of separating retinal from cortical origins of phosphenes when using transcranial alternating current stimulation (tACS). *Clinical Neurophysiology*, 121(7), 987–991. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2010.01.029>

Polanía, R., Nitsche, M. A., Korman, C., Batsikadze, G., & Paulus, W. (2012). The importance of timing in segregated theta phase-coupling for cognitive performance. *Current Biology*, 22(14), 1314–1318. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.05.021>

Reinhart, R. M. G. (2017). Disruption and rescue of interareal theta phase coupling and adaptive behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(43), 11542–11547. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710257114>

Riddle, J., & Frohlich, F. (2021). Targeting neural oscillations with transcranial alternating current stimulation. *Brain Research*, 1765, 147491. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2021.147491>

Rostami, R., Kazemi, R., Mozaffarinejad, F., Nasiri, Z., Rostami, M., L.Hadipour, A., & Sadeghihassanabadi, F. (2020). 6 Hz transcranial alternating current stimulation of mPFC improves sustained attention and modulates alpha phase synchronization and power in dorsal attention network. *Cognitive Neuroscience*, 12(1), 1–13. <https://doi.org/10.1080/17588928.2020.1817881>

Santarnecchi, E., Muller, T., Rossi, S., Sarkar, A., Polizzotto, N. R., Rossi, A., & Cohen Kadosh, R. (2016). Individual differences and specificity of prefrontal gamma frequency-tACS on fluid intelligence capabilities. *Cortex*, 75, 33–43. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.11.003>

Santarnecchi, E., Polizzotto, N. R., Godone, M., Giovannelli, F., Feurra, M., Matzen, L., Rossi, A., & Rossi, S. (2013). Frequency-dependent enhancement of fluid intelligence induced by transcranial oscillatory potentials. *Current Biology*, 23(15), 1449–1453. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.06.022>

- Sauseng, P., Griesmayr, B., Freunberger, R., & Klimesch, W. (2010). Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(7), 1015–1022. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.12.006>
- Sela, T., Kilim, A., & Lavidor, M. (2012). Transcranial alternating current stimulation increases risk-taking behavior in the balloon analog risk task. *Frontiers in Neuroscience*, 6. <https://doi.org/10.3389/fnins.2012.00022>
- Siegel, M., Donner, T. H., & Engel, A. K. (2012). Spectral fingerprints of large-scale neuronal interactions. *Nature Reviews Neuroscience*, 13(2), 121–134. <https://doi.org/10.1038/nrn3137>
- Stecher, H. I., Notbohm, A., Kasten, F. H., & Herrmann, C. S. (2021). A comparison of closed loop vs. fixed frequency tACS on modulating brain oscillations and visual detection. *Frontiers in Human Neuroscience*, 15, 661432. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2021.661432>
- Thielscher, A., Antunes, A., & Saturnino, G. B. (2015). Field modeling for transcranial magnetic stimulation: A useful tool to understand the physiological effects of TMS? *2015 37th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC)*, 222–225. <https://doi.org/10.1109/EMBC.2015.7318340>
- Thut, G., Miniussi, C., & Gross, J. (2012). The functional importance of rhythmic activity in the brain. *Current Biology*, 22(16), R658–R663. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.06.061>
- Thut, G., Schyns, P. G., & Gross, J. (2011). Entrainment of perceptually relevant brain oscillations by non-invasive rhythmic stimulation of the human brain. *Frontiers in Psychology*, 2. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00170>
- Townsend, J. T., & Ashby, G. F. (1978). Methods of modeling capacity in simple processing systems. In J. N. Castellan & F. Restle (Eds.), *Cognitive Theory* (Vol. 3, pp. 199–239). Lawrence Erlbaum Associates.
- Turi, Z., Mittner, M., Lehr, A., Bürger, H., Antal, A., & Paulus, W. (2020). θ - γ cross-frequency transcranial alternating current stimulation over the trough impairs cognitive control. *eNeuro*, 7(5). <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0126-20.2020>
- van Diepen, R. M., Foxe, J. J., & Mazaheri, A. (2019). The functional role of alpha-band activity in attentional processing: The current zeitgeist and future outlook. *Current Opinion in Psychology*, 29, 229–238. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2019.03.015>
- van Driel, J., Sligte, I. G., Linders, J., Elport, D., & Cohen, M. X. (2015). Frequency band-specific electrical brain stimulation modulates cognitive control processes. *PLOS ONE*, 10(9), e0138984. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138984>
- van Schouwenburg, M. R., Sligte, I. G., Giffin, M. R., Günther, F., Koster, D., Spronkers, F. S., Vos, A., & Slagter, H. A. (2021). Effects of midfrontal brain stimulation on sustained

- attention. *Journal of Cognitive Enhancement*, 5(1), 62–72.
<https://doi.org/10.1007/s41465-020-00179-z>
- Vanderwal, T., Kelly, C., Eilbott, J., Mayes, L. C., & Castellanos, F. X. (2015). *Inscapes*: A movie paradigm to improve compliance in functional magnetic resonance imaging. *NeuroImage*, 122, 222–232. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.07.069>
- Veniero, D., Vossen, A., Gross, J., & Thut, G. (2015). Lasting EEG/MEG aftereffects of rhythmic transcranial brain stimulation: Level of control over oscillatory network activity. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fncel.2015.00477>
- Vosskuhl, J., Huster, R. J., & Herrmann, C. S. (2015). Increase in short-term memory capacity induced by down-regulating individual theta frequency via transcranial alternating current stimulation. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00257>
- Vosskuhl, J., Strüber, D., & Herrmann, C. S. (2018). Non-invasive brain stimulation: A paradigm shift in understanding brain oscillations. *Frontiers in Human Neuroscience*, 12. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00211>
- Wang, W., Viswanathan, S., Lee, T., & Grafton, S. T. (2016). Coupling between theta oscillations and cognitive control network during cross-modal visual and auditory attention: Supramodal vs modality-specific mechanisms. *PLOS ONE*, 11(7), e0158465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158465>
- Wei, J., Zhang, Z., Yao, Z., Ming, D., & Zhou, P. (2021). Modulation of sustained attention by theta-tACS over the lateral and medial frontal cortices. *Neural Plasticity*, 2021(1), 5573471. <https://doi.org/10.1155/2021/5573471>
- Wetherill, G. B., & Levitt, H. (1965). Sequential estimation of points on a psychometric function. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology*, 18(1), 1–10. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8317.1965.tb00689.x>
- Wischnewski, M., Alekseichuk, I., & Opitz, A. (2023). Neurocognitive, physiological, and biophysical effects of transcranial alternating current stimulation. *Trends in Cognitive Sciences*, 27(2), 189–205. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2022.11.013>
- Wischnewski, M., Alekseichuk, I., & Schutter, D. J. L. G. (2021). Behavioral and electrocortical effects of transcranial alternating current stimulation during advice-guided decision-making. *Neuroimage: Reports*, 1(4), 100052. <https://doi.org/10.1016/j.ynirp.2021.100052>
- Wischnewski, M., & Compen, B. (2022). Effects of theta transcranial alternating current stimulation (tACS) on exploration and exploitation during uncertain decision-making. *Behavioural Brain Research*, 426, 113840. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2022.113840>
- Wischnewski, M., Engelhardt, M., Salehinejad, M. A., Schutter, D. J. L. G., Kuo, M.-F., & Nitsche, M. A. (2019). NMDA receptor-mediated motor cortex plasticity after 20 Hz

transcranial alternating current stimulation. *Cerebral Cortex*, 29(7), 2924–2931.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhy160>

- Wischnewski, M., & Schutter, D. J. L. G. (2017). After-effects of transcranial alternating current stimulation on evoked delta and theta power. *Clinical Neurophysiology*, 128(11), 2227–2232. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2017.08.029>
- Wischnewski, M., Zerr, P., & Schutter, D. J. L. G. (2016). Effects of theta transcranial alternating current stimulation over the frontal cortex on reversal learning. *Brain Stimulation*, 9(5), 705–711. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2016.04.011>
- Wolinski, N., Cooper, N. R., Sauseng, P., & Romei, V. (2018). The speed of parietal theta frequency drives visuospatial working memory capacity. *PLOS Biology*, 16(3), e2005348. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005348>
- Zaehle, T., Rach, S., & Herrmann, C. S. (2010). Transcranial alternating current stimulation enhances individual alpha activity in human EEG. *PLoS ONE*, 5(11), e13766. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013766>
- Zavec, Z., Horváth, K., Solymosi, P., Janacsek, K., & Nemeth, D. (2020). Frontal-midline theta frequency and probabilistic learning: A transcranial alternating current stimulation study. *Behavioural Brain Research*, 393, 112733. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2020.112733>
- Zhang, D.-W., Moraidis, A., & Klingberg, T. (2022). Individually tuned theta HD-tACS improves spatial performance. *Brain Stimulation*, 15(6), 1439–1447. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2022.10.009>

CHAPITRE 4

Discussion

Cette thèse avait pour principal objectif d'identifier l'implication des ondes cérébrales thêta, oscillant entre 4 et 8 cycles par seconde, dans les mécanismes de l'attention sélective intermodale, soit la façon dont les ressources attentionnelles peuvent être délibérément dirigées vers une cible. Deux études expérimentales, employant une tâche d'indilage intermodal (cibles auditives et visuelles), ont été réalisées par de jeunes adultes neurotypiques. La première étude d'électroencéphalographie (EEG) avait pour but d'identifier le patron des oscillations neuronales de l'attention sélective intermodale. La seconde étude visait à déterminer la contribution des signaux thêta fronto-centraux dans les processus attentionnels à l'aide d'un devis expérimental causal, c'est-à-dire en combinant les techniques d'EEG et de stimulation électrique transcrânienne à courant alternatif (tACS). L'hypothèse générale du projet de recherche était que l'activité des ondes thêta dans les aires fronto-centrales représente un marqueur oscillatoire de l'attention sélective, et ce, indépendamment de la modalité sensorielle présentée.

Ce chapitre propose une synthèse des résultats des deux études composant la thèse suivie d'une analyse plus approfondie de ces résultats. Enfin, les limites de la thèse ainsi que les perspectives seront discutées.

4.1 Synthèse des résultats

4.1.1 Première étude : le rôle des oscillations thêta de la région fronto-centrale dans l'attention sélective intermodale

Bien que l'attention sélective ait fait l'objet de nombreuses études, la dynamique neuronale qui sous-tend les mécanismes attentionnels n'est pas encore clairement établie. La première étude visait à explorer l'activité des ondes thêta dans les régions fronto-centrales durant le déploiement délibéré des ressources attentionnelles vers un stimulus, à savoir durant la période préparatoire. Cette période se déroule entre la présentation d'un indice, lequel fournit des informations pertinentes pour accomplir une tâche, et l'apparition d'une cible. Cette piste d'investigation découle du rôle potentiel des rythmes thêta fronto-centraux dans les fonctions attentionnelles.

L'activité neuronale thêta évoquée et induite a été distinguée lors des analyses afin de documenter leur contribution relative aux processus attentionnels. En effet, les oscillations thêta induites seraient impliquées de manière distincte aux oscillations thêta évoquées dans les processus cognitifs endogènes, ce qui s'avère pertinent pour la compréhension de la dynamique oscillatoire de l'attention sélective. Enfin, comme la vaste majorité des travaux étudiant les mécanismes neuronaux de l'attention emploient des paradigmes dans le domaine visuel, il n'est pas tout à fait clair si le rôle des signaux thêta dans l'attention sélective se limite à cette modalité sensorielle ou pourrait également s'étendre à d'autres modalités comme l'audition. Des analyses secondaires ont exploré la contribution de la modalité des cibles dans l'activité oscillatoire thêta.

Les résultats comportementaux ont révélé qu'un sous-groupe de participants utilisant les indices pour réaliser la tâche de discrimination était plus efficace en termes d'exactitude de leurs réponses et de réduction de leur temps de réaction lorsqu'ils recevaient des informations leur permettant de porter attention à l'une des modalités sensorielles à venir (indices informatifs), et donc de se préparer à la tâche. En comparaison, lorsque les indices n'offraient aucune information pertinente (indices non informatifs), leur performance était inférieure. D'une part, ces résultats supportent la validité de la tâche dans la mise en place des processus de l'attention sélective. D'autre part, ils confirment que l'attention sélective offre des gains comportementaux, lesquels sont possiblement secondaires à une amélioration du traitement de l'information sensorielle.

De manière inattendue, une partie des participants n'a présenté aucune différence de performance entre les types d'indices ou alors un patron comportemental inverse, c'est-à-dire une moins bonne performance lorsque des indices informatifs leur étaient fournis. Bien que les indices puissent être bénéfiques pour renforcer l'efficacité comportementale, ils ne seraient pas toujours essentiels à la réalisation d'une tâche. La tâche expérimentale étant très difficile puisque les stimuli étaient présentés au seuil de discrimination sensorielle de chaque participant, il est possible que ces derniers aient fait fi des indices attentionnels et aient employé une stratégie davantage basée sur la perception pour effectuer la discrimination des cibles.

De façon générale, une activation des ondes thêta (évoquées et induites) a été observée après l'apparition des indices, laquelle a diminué au fil de la période préparatoire. Pour les oscillations thêta évoquées, cette activation n'était toutefois pas modulée en fonction des indices et aucune

relation significative entre la puissance des oscillations thêta évoquées et la performance n'a été retrouvée. Ces résultats indiquent que l'activité oscillatoire thêta évoquée ne représente pas un corrélat de l'attention sélective intermodale. Quant aux ondes thêta induites, la puissance des oscillations variait en fonction du type d'indice offert chez les participants utilisant efficacement les indices; une activité plus importante était observée lorsqu'un indice informatif versus non informatif était présenté. Les analyses corrélationnelles ont permis de mettre en lumière que la performance comportementale était significativement associée à l'activité des ondes thêta induites. Autrement dit, plus l'activité neuronale était élevée, meilleure était l'efficacité à la tâche. Au contraire, une moins bonne performance comportementale était associée à une plus faible puissance des oscillations thêta induites.

Concernant l'influence potentielle de la modalité sensorielle anticipée des cibles sur l'activité oscillatoire thêta induite, les résultats ont révélé que tant pour les oscillations thêta évoquées qu'induites, les participants présentaient davantage d'activité neuronale lorsqu'ils anticipaient des cibles auditives. Or, les résultats comportementaux ont montré que la discrimination des cibles auditives était plus difficile que celle des cibles visuelles. Une interprétation possible de ces résultats est que l'implication des oscillations thêta induites dépend du degré de difficulté de la tâche plutôt que de la modalité sensorielle présentée. Ainsi, il est possible que la connaissance anticipée du niveau de difficulté de la tâche entraîne une plus grande activité oscillatoire thêta induite. Néanmoins, la modulation des signaux thêta en fonction des indices informatifs, peu importe la modalité sensorielle à venir, supporte l'hypothèse d'un contrôle attentionnel supramodal.

Les représentations oscillatoires temps-fréquence ont également révélé des variations quant aux ondes alpha (8-14 Hz). Globalement, une diminution générale de la puissance de l'activité alpha a été observée après la présentation de l'indice. En ce qui a trait à l'activité alpha évoquée, aucun autre résultat significatif n'a été identifié, qu'il s'agisse de la modulation de l'activité neuronale en fonction des indices ou de la modalité sensorielle des cibles. Ainsi, tout comme pour les oscillations thêta évoquées, l'activité alpha évoquée ne semble pas contribuer aux mécanismes de l'attention sélective. Concernant les oscillations alpha induites, après une courte période de déclin à la suite de la présentation de l'indice, l'activité neuronale a augmenté jusqu'à environ l'apparition de la cible. La modulation des oscillations alpha induites semblait potentiellement pertinente sur le plan comportemental comme une tendance indiquait qu'une activité alpha plus faible était associée à

une plus grande efficacité dans la tâche. Enfin, l'interaction temporelle des dynamiques oscillatoires thêta et alpha induites dans la région fronto-centrale s'avère particulièrement intéressante. À la suite de l'apparition des indices, l'augmentation de l'activité thêta était suivie de près par une diminution des signaux alpha. Ces observations suggèrent une contribution distincte des rythmes thêta et alpha.

4.1.2 Seconde étude : pas d'effet hors ligne de la stimulation transcrânienne à courant alternatif (tACS) sur l'activité thêta au cours d'une tâche d'attention sélective intermodale

La plupart des études portant sur le rôle des oscillations thêta dans les mécanismes attentionnels ont identifié des relations dont la directionnalité ne peut être établie. Les études neurophysiologiques utilisant l'EEG sont utiles pour caractériser les dynamiques oscillatoires survenant au cours des processus cognitifs, comme c'est le cas pour la première étude de cette thèse, mais ne permettent pas d'identifier le rôle causal des rythmes corticaux dans les processus cognitifs. L'avènement des techniques de neurostimulation, en particulier la tACS, rend possible l'exploration des relations de causalité puisqu'elle permet de manipuler expérimentalement les oscillations neuronales. L'objectif de la seconde étude était d'explorer la contribution causale des oscillations thêta fronto-centrales dans les processus de l'attention sélective en combinant les techniques d'EEG et de tACS. La fréquence de la stimulation thêta (tACS-thêta) a été personnalisée à la fréquence de crête de chaque participant. De plus, afin d'assurer la spécificité des effets potentiels de la tACS-thêta dans la région fronto-centrale, deux stimulations de contrôle (tACS-contrôle) ont été administrées à chaque participant. En plus d'une condition de stimulation placebo (*sham*), pour laquelle aucune stimulation n'a eu lieu, une stimulation à une fréquence sans intérêt particulier (20 Hz) a également été appliquée.

Les résultats de cette étude n'ont toutefois pas confirmé les hypothèses initiales. Sur le plan comportemental, les participants étaient plus efficaces en présence d'indices informatifs versus non informatifs, ce qui confirme que le déploiement de l'attention sélective offre des gains comportementaux et perceptifs. En contrepartie, la tACS-thêta n'a pas influencé la performance comportementale; aucune différence significative n'a été trouvée quant à l'efficacité des participants à la tâche entre les conditions de tACS-thêta et de tACS-contrôle. Quant aux analyses des mesures EEG, aucun effet significatif n'a été identifié entre les conditions de stimulation. Le ratio de la puissance de l'activité oscillatoire pré- / post-stimulation ainsi que la puissance des

oscillations thêta pendant la période préparatoire ne différaient pas significativement entre les conditions de stimulation, ce qui suggère que la tACS-thêta n'a pas modulée l'activité EEG.

Afin d'explorer de potentiels effets de la tACS-thêta sur la performance comportementale et l'activité oscillatoire, effets qui n'auraient pas été mis en lumière par les analyses planifiées, des analyses secondaires ont été réalisées. Spécifiquement, la mesure de la variabilité du temps de réaction et de la puissance de l'activité neuronale a été analysée puisque la variabilité semble refléter des changements plus subtils dans les processus attentionnels. Toutefois, les résultats n'ont révélé aucune différence significative entre les conditions de stimulation, soit tACS-thêta et tACS-contrôle, sur la variabilité des réponses comportementales et oscillatoires. Dans l'ensemble, les résultats de la seconde étude indiquent que la tACS-thêta n'a pas influencé la performance ou l'activité neuronale dans le contexte de l'attention sélective intermodale. La relation de causalité entre les rythmes thêta fronto-centraux et les processus de la sélectivité attentionnelle n'a pu être établie.

4.2 Discussion générale

4.2.1 Les oscillations thêta induites comme corrélât de l'attention sélective

Bien que le rôle causal des oscillations thêta dans les mécanismes de l'attention sélective intermodale n'ait pu être démontré (étude 2), il n'en demeure pas moins que les résultats obtenus aux études expérimentales composant la présente thèse offrent un éclairage sur la dynamique oscillatoire qui sous-tend les mécanismes attentionnels endogènes. Certains constats émergent des expérimentations réalisées dans cet ouvrage, lesquels sont détaillés ci-bas.

4.2.1.1 Effet d'indication

Un premier constat issu des deux études réside dans l'efficacité comportementale et perceptive associée à l'attention sélective. Chacune des études a révélé que comparativement aux conditions pour lesquelles aucune préparation n'était possible, les participants étaient plus efficaces pour discriminer les cibles lorsqu'ils bénéficiaient d'informations préalables sur les stimuli à traiter. Ces résultats peuvent s'interpréter à la lumière de l'effet d'indication (Posner, 1980). L'offre d'indices contenant des informations potentiellement pertinentes sur les cibles subséquentes permet une préparation cognitive grâce au déploiement de l'attention sélective. Les ressources cognitives

peuvent être allouées délibérément vers une modalité sensorielle précise et les caractéristiques pertinentes des stimuli. Comme les systèmes cognitifs sont orientés vers une réponse particulière, le temps de traitement nécessaire pour identifier et discriminer les cibles est réduit, ce qui se traduit par un RT plus rapide. Au contraire, lorsqu'aucune information préalable n'est offerte, chaque stimulus doit être traité sans préparation, ce qui prend plus de temps et génère plus d'erreurs. Il a été suggéré que les gains comportementaux découlent d'une amélioration du traitement perceptif des informations sensorielles (Carrasco, 2011; Carrasco & Barbot, 2019), par exemple en augmentant la sensibilité neuronale aux caractéristiques pertinentes du stimulus (Buschman & Kastner, 2015). Cet avantage perceptif est possible grâce à l'attention sélective, qui rend la discrimination plus efficace et les réponses plus précises.

4.2.1.2 Rythmes thêta fronto-centraux

Il est possible de constater une activation des ondes thêta dans la région fronto-centrale lors de la préparation cognitive. Ceci est cohérent avec les études précédentes qui font état d'une plus grande activité thêta pendant la période préparatoire (Cooper et al., 2017, 2019; Cunillera et al., 2012; McKewen et al., 2020; van Noordt et al., 2017), soit durant le déploiement de l'attention sélective. De plus, pour la première étude, la puissance des oscillations était plus faible dans les conditions pour lesquelles aucune préparation n'était possible et, à l'inverse, l'activation était plus élevée lorsque l'attention sélective était déployée. Un patron d'activation neuronale similaire a été retrouvé pour la seconde étude.

Cette modulation attentionnelle des ondes thêta fronto-centrales semble être la signature d'une activité neuronale préparatoire (Cavanagh & Frank, 2014). D'abord, les résultats des études expérimentales soutiennent l'idée que la région fronto-centrale représente un haut lieu des processus cognitifs endogènes liés au contrôle cognitif puisque l'activation neuronale y était maximale (Badre, 2021). Il a été suggéré que les structures de la région fronto-centrale, laquelle est au cœur des réseaux qui modulent les comportements en fonction des objectifs et des contextes spécifiques comme le réseau fronto-pariétal, sont fortement interconnectées avec d'autres aires cérébrales. Le contrôle attentionnel initié par la région fronto-centrale influencerait ces régions corticales à distance via des projections directes et des cascades de rétroaction (Buschman & Kastner, 2015).

Ensuite, la littérature scientifique suggère que les rythmes thêta fronto-centraux représenteraient un mécanisme du contrôle attentionnel, ce qui est partiellement corroboré par les résultats des études de cette thèse. Des travaux réalisés précédemment ont établi un lien entre les rythmes thêta fronto-centraux et des processus cognitifs endogènes, notamment les fonctions attentionnelles (Clayton et al., 2015; Cooper et al., 2019; Keller et al., 2017). L'activité des rythmes thêta dans la région fronto-centrale agirait comme un filtre attentionnel permettant de moduler l'activité des aires frontales, motrices et sensorielles (Buschman & Kastner, 2015; Cavanagh & Frank, 2014). Cette communication à distance serait facilitée par la synchronisation de la phase des oscillations thêta fronto-centrales avec d'autres régions cérébrales (Womelsdorf et al., 2010). Cette synchronie permettrait le partage des informations pertinentes aux aires cérébrales chargées du traitement des informations sensorielles et motrices, et ce, dans le but d'optimiser le comportement. La relation cerveau-comportement identifiée à l'étude 1 renforce la proposition que l'activité neuronale thêta fronto-centrale serait le reflet des processus de l'attention sélective. Une meilleure efficacité était associée à une plus grande puissance des rythmes thêta fronto-centraux et vice-versa. Il n'a toutefois pas été possible d'identifier une directionnalité dans cette relation (étude 2). Ainsi, il est possible que l'activité des oscillations thêta fronto-centrales influence le comportement et, à l'inverse, qu'une meilleure performance ait un impact sur les ondes cérébrales.

4.2.1.3 Supramodalité

Cette vision du rôle central des oscillations thêta de la région fronto-centrale repose également sur l'idée que ce système de contrôle cognitif est supramodal (DeYoe et al., 2024; Klemen & Chambers, 2012; Macaluso, 2010; Martín-Loeches et al., 1997; Ward, 1994), c'est-à-dire qu'un mécanisme commun, soit le filtre attentionnel, est sollicité de manière indifférenciée, peu importe la modalité sensorielle. Les résultats de la première étude soutiennent cette proposition puisque la dynamique oscillatoire était la même selon l'anticipation de cibles auditives ou visuelles, soit une modulation de la puissance neuronale en fonction des informations préalables. Notons toutefois que l'anticipation de cibles auditives a davantage activé les ondes thêta que les cibles visuelles, ce qui est à mettre en lien avec le degré de difficulté ou de complexité de la tâche à accomplir. En effet, les analyses comportementales ont révélé que la discrimination auditive était plus ardue, et donc moins bien réussie, que la discrimination visuelle. La théorie de la charge perceptive permet d'expliquer cette différence de puissance de l'activation neuronale (Lavie, 1995; Lavie & Tsai,

1994). Selon cette conception, la quantité de ressources attentionnelles allouées à un stimulus dépend de la complexité du traitement à réaliser. Dans le cas présent, comme les cibles auditives étaient plus difficiles à discriminer que les cibles visuelles, on peut supposer que les structures du système auditif devaient traiter plus d'informations pour distinguer correctement les cibles auditives, ce qui augmentait par le fait même la charge perceptive. Un plus grand effort cognitif était alors requis pour réaliser le traitement des informations auditives. Or, des études ont démontré qu'une plus grande activité thêta fronto-centrale était observée lorsque l'allocation des ressources cognitives était plus importante (Correa et al., 2008; van Driel et al., 2015), ce qui permet d'expliquer les résultats obtenus quant à une plus grande activation des ondes thêta fronto-centrales en préparation de cibles auditives.

4.2.1.4 Activité induite

Les études composant cet ouvrage ont mis en lumière que les ondes induites étaient impliquées de manière différenciée des ondes évoquées dans le déploiement des ressources attentionnelles. Des recherches portant sur les fonctions de contrôle cognitif ont par ailleurs démontré que les oscillations thêta induites jouent un rôle particulier dans les processus endogènes (David et al., 2006; Karakaş, 2020) et reflèteraient la mise en place de mécanismes cognitifs soutenus (Donner & Siegel, 2011). Contrairement aux oscillations évoquées, qui modifient l'activité neuronale en réponse aux stimuli, les oscillations induites apparaissent plus tardivement après l'apparition du stimulus. L'activité induite contribue peu aux potentiels évoqués (ERP), ce qui la rend moins visible dans les analyses traditionnelles. L'analyse différenciée des oscillations induites permet de rendre compte de leur contribution distincte aux processus cognitifs à l'étude. Par exemple, dans des paradigmes de contrôle cognitif, pour lesquels la fenêtre temporelle d'intérêt correspond à la période préparatoire, il a été démontré que les oscillations thêta induites sont associées à une meilleure efficacité comportementale (Cohen & Donner, 2013; Cooper et al., 2019; McKewen et al., 2020). Ces oscillations thêta induites sont essentielles pour comprendre la dynamique oscillatoire qui se produit dans la période préparatoire et leur implication différenciée par rapport aux oscillations thêta évoquées met en évidence leur rôle spécifique dans le contrôle attentionnel.

4.2.1.5 Dynamique oscillatoire thêta – alpha

Bien que l'activité oscillatoire de fréquence alpha ne fût pas l'objet principal d'investigation dans le cadre de la présente thèse, les représentations EEG temps-fréquence ont mis en évidence leur dynamique distincte durant la période préparatoire. En effet, il a été possible d'observer une diminution de la puissance des ondes alpha après la présentation des indices, ce qui est cohérent avec les résultats d'autres travaux montrant une baisse des signaux alpha en réponse à la présentation d'un stimulus (Jensen & Mazaheri, 2010; Keitel et al., 2019; Zumer et al., 2014). De nombreuses études ont mis en évidence des contributions distinctes des rythmes thêta et alpha dans les processus cognitifs liés au contrôle attentionnel (Cona et al., 2020; Harris et al., 2017; Keller et al., 2017; Riddle et al., 2020; Sauseng et al., 2002, 2005, 2006; van Noordt et al., 2017). La puissance des oscillations alpha a été robustement associée à la suppression du traitement des stimuli non pertinents (Foxe & Snyder, 2011; Haegens et al., 2012; Worden et al., 2000). Typiquement, cette activité est accrue dans les cortex sensoriels qui traitent les distracteurs. Récemment, Paluch et al. (2021) ont observé une diminution soutenue de l'activité des oscillations alpha dans les régions frontales lors de la période préparatoire. Cette réduction des oscillations alpha, associée à une sensibilité accrue et à un seuil de perception abaissé, renforce l'idée que l'activité alpha dans le cortex frontal est liée à la préparation cognitive et à l'optimisation de la performance (Iemi & Busch, 2018).

De manière intéressante, les analyses secondaires (étude 1) ont démontré que l'activité des rythmes thêta précédait celle des ondes alpha. À l'aide d'un paradigme d'indigage visuospatial, Michel et ses collaborateurs (2022) ont relevé que ces deux rythmes se manifestent de manière différenciée. Alors que les oscillations thêta sont davantage activées lors de tâches exigeant un contrôle cognitif élevé, les rythmes alpha sont pour leur part associés à une meilleure précision spatiale. Les résultats de cette étude suggèrent que les oscillations thêta et alpha contribuent de manière distincte, mais complémentaire à la régulation des ressources attentionnelles. L'implication des ondes thêta serait campée dans les mécanismes attentionnels, lesquels gouverneraient en retour l'activité oscillatoire alpha liée aux aspects perceptifs (Cona et al., 2020; Michel et al., 2022).

4.2.2 De l'hétérogénéité des effets de la tACS

L'absence de différence significative entre les conditions de stimulation sur la performance à la tâche de discrimination sensorielle (étude 2) va à l'encontre des résultats de plusieurs études qui indiquent une modulation comportementale par la tACS-thêta dans différents paradigmes de contrôle cognitif (Brignani et al., 2013; Cui et al., 2018; Fusco et al., 2018; Giller et al., 2020; Klírová et al., 2021; Lehr et al., 2019; Martínez-Pérez et al., 2022; Rostami et al., 2020; van Driel et al., 2015; van Schouwenburg et al., 2021; Wei et al., 2021) ou encore dans des tâches mesurant diverses fonctions cognitives (Klink et al., 2020; Lee et al., 2023). Cependant, mentionnons que d'autres études ont rapporté des résultats non significatifs ou contradictoires (Brauer et al., 2018; Deng et al., 2019; Mansouri et al., 2019; Santarnecchi et al., 2013; van Schouwenburg et al., 2021), suggérant une hétérogénéité des effets de la tACS sur les performances cognitives.

Les résultats non significatifs quant à la modulation de l'activité des ondes thêta sont également surprenants compte tenu du corpus d'études qui fait état d'une modulation des rythmes thêta à l'aide de la tACS appliquée sur les aires frontales (Aktürk et al., 2022; Alekseichuk et al., 2017; Chander et al., 2016; Cui et al., 2018; Dantas et al., 2023, 2023; D'Atri et al., 2017; Jaušovec & Jaušovec, 2014; Pahor & Jaušovec, 2018; Reinhart, 2017; Rostami et al., 2020; Vosskuhl et al., 2015; Wei et al., 2021; Wischnewski et al., 2016; Wischnewski & Compen, 2022; Zhang et al., 2022). À nouveau, relevons que certaines études rapportent des effets non concluants ou mitigés (Dantas et al., 2021; Fabbrini et al., 2022; Kleinert et al., 2017; Mansouri et al., 2019; Pahor & Jaušovec, 2014; Wischnewski et al., 2021; Wischnewski & Schutter, 2017), soulignant la variabilité des effets de la tACS sur l'activité neuronale mesurée par l'EEG.

À la lumière des résultats de la seconde expérimentation et des résultats mitigés issus de la littérature scientifique, force est de constater que les effets rapportés de la tACS-thêta sur le comportement ou l'activité neuronale sont complexes et hétérogènes. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer l'absence d'effets significatifs de la tACS-thêta, lesquelles sont présentées dans les prochaines sections.

4.2.2.1 Une réelle modulation de l'activité neuronale par la tACS?

La tACS, bien que prometteuse pour établir des liens de causalité quant au rôle des oscillations neuronales dans les mécanismes cognitifs, présente des défis de standardisation des protocoles de stimulation, ce qui complique le contrôle des variables susceptibles d'influencer ses effets. Il n'existerait d'ailleurs pas de protocole de tACS ayant fait l'objet d'une standardisation assurant la validité et la reproductivité des études (Tavakoli & Yun, 2017). De plus, les mécanismes neurophysiologiques sous-jacents à la tACS ne font pas consensus, malgré les avancées dans ce domaine. Ces constats remettent en question l'efficacité de la tACS pour moduler les oscillations neuronales endogènes, réflexion partagée par d'autres chercheurs (Asamoah et al., 2019; Lafon et al., 2017; Liu et al., 2018; Vöröslakos et al., 2018).

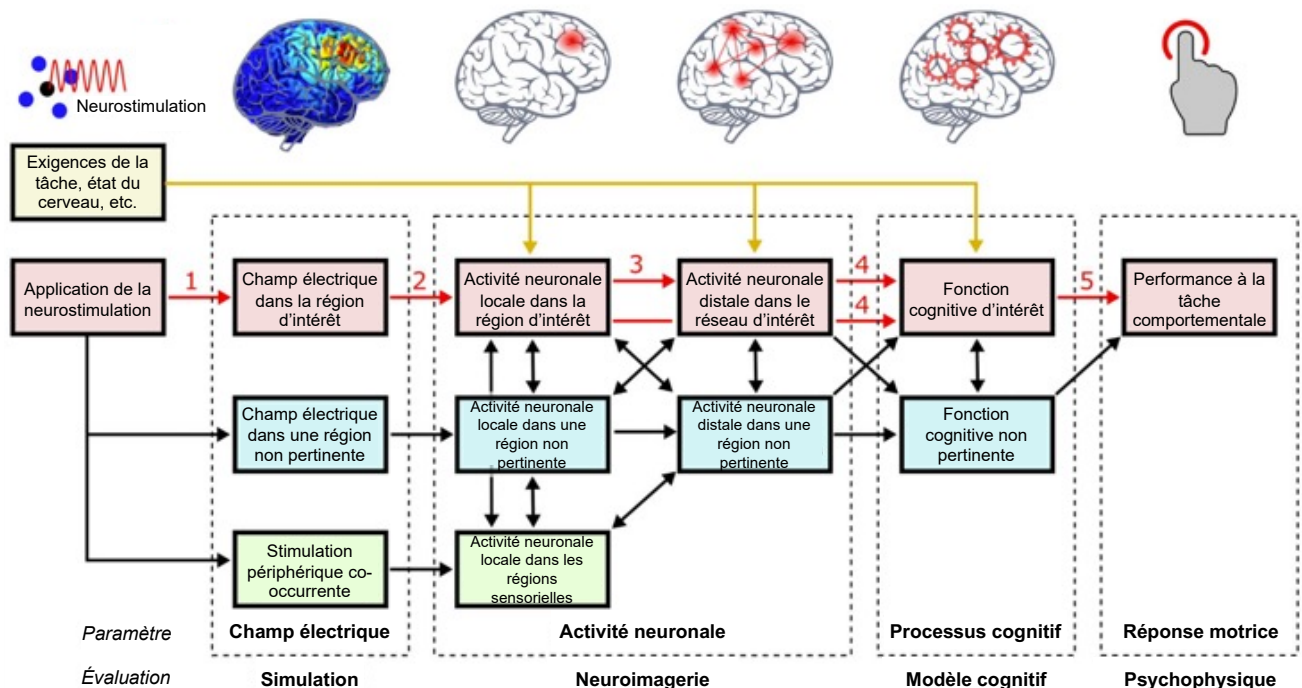
Une première hypothèse explicative des résultats non concluants est donc que la tACS ne module tout simplement pas l'activité neuronale. Certaines études soutiennent que les effets de la tACS sont attribuables à l'activation de nerfs crâniens, ou encore à la stimulation des nerfs périphériques de la peau (Asamoah et al., 2019) ou de la rétine (Schutter, 2016). Dans une étude étonnante, Vöröslakos et ses collègues (2018) ont réalisé des expériences sur des cerveaux de cadavres humains pour évaluer l'efficacité de la tACS. Leurs résultats suggèrent que l'intensité du courant électrique généralement utilisée dans les études, soit entre 1 et 2 mA, est possiblement insuffisante pour atteindre le cortex puisqu'une grande partie du courant ne parvient pas à franchir les barrières naturelles du cerveau.

Malgré ces critiques, plusieurs études récentes sur les primates confirment que la tACS module l'activité neuronale (Johnson et al., 2020; Krause et al., 2022; Vieira et al., 2020). Par exemple, Johnson et ses collaborateurs (2020) ont créé une condition de contrôle pour laquelle les deux électrodes de stimulation étaient placées sur les épaules. Ils ont comparé cette condition à une condition de tACS pour laquelle les électrodes étaient placées sur les tempes. Aucun résultat significatif n'a été observé pour la stimulation de contrôle, alors que la stimulation appliquée sur le crâne améliorait notamment la synchronisation des décharges neuronales en phase avec la stimulation. Ces résultats suggèrent, d'une part, que les effets de la tACS appliquée sur le crâne sont liés à la stimulation cérébrale et non à une stimulation périphérique. D'autre part, cela renforce l'hypothèse selon laquelle la tACS peut moduler les oscillations neuronales.

4.2.2.2 Les défis de l'inférence causale

Une seconde hypothèse expliquant l'absence de résultats significatifs est la variabilité des effets, qui dépendent des nombreux paramètres de stimulation ainsi que du design expérimental sélectionné, auxquels s'ajoutent des différences intra (Veniero et al., 2017) et interindividuelles (Chiang et al., 2011; Kasten et al., 2019) dans la réponse à la stimulation. Ces facteurs constituent un défi dans l'inférence de relations causales entre les oscillations neuronales et le comportement à l'aide des techniques de stimulation cérébrale non invasive. Bergmann et Hartwigsen (2021) ont élaboré un modèle de chaîne de causalité dans les études de neurostimulation. Sans aborder en détail l'ensemble des facteurs identifiés dans ce modèle, un coup d'œil rapide à la figure 4.1 permet de constater le défi de taille que représente le contrôle des variables confondantes, lesquelles peuvent influencer chaque relation de cette chaîne de causalité. Ces relations sont représentées par les flèches; les rouges indiquent la relation causale d'intérêt, les jaunes présentent l'influence des exigences de la tâche et de l'état du cerveau, par exemple, et les noires représentent d'autres relations supplémentaires (Bergmann & Hartwigsen, 2021). Par ailleurs, relevons que plusieurs de ces relations ne sont pas linéaires (Antal et al., 2016), ce qui rend le contrôle des effets attendus encore plus complexe.

Figure 4.1 Modèle de la chaîne de causalité des études en neurostimulation (adapté de Bergmann & Hartwigsen, 2021)



4.2.2.2.1 Paramètres et protocoles de stimulation

Le choix des paramètres de stimulation, incluant le type et la taille des électrodes, le site de stimulation, ainsi que la fréquence, l'intensité et la durée de la tACS, est crucial pour obtenir des effets de la tACS sur les mesures comportementales et d'EEG (Antal & Herrmann, 2016; Antal & Paulus, 2013; Woods et al., 2016). Les différentes combinaisons de paramètres possibles ajoutent donc une part de variabilité dans les effets attendus de la tACS. Comme il n'existe pas de protocole de stimulation standardisé (Tavakoli & Yun, 2017), il est crucial de sélectionner les paramètres de stimulation en fonction de la littérature scientifique. C'est d'ailleurs le cas pour la seconde étude de cette thèse : électrodes en caoutchouc pour une conductivité optimisée (Woods et al., 2016), taille moyenne des électrodes pour respecter un compromis entre densité de courant et sécurité (Antal et al., 2017; Dmochowski et al., 2011), et positionnement bipolaire ciblant la région fronto-centrale impliquée dans les oscillations thêta et le contrôle cognitif (Cavanagh & Frank, 2014). L'intensité du courant de 1 mA, jugée suffisante pour induire des effets, et une fréquence de stimulation personnalisée à la fréquence endogène de crête ont également été utilisées pour minimiser la variabilité interindividuelle (Chuderski & Chinta, 2024; Herrmann et al., 2013; Riddle & Frohlich, 2021). Ces choix méthodologiques visaient à moduler les oscillations thêta pour obtenir un effet sur les performances comportementales et les oscillations cérébrales. Ainsi, il est légitime de croire que le protocole de stimulation utilisé dans la seconde expérimentation a permis une modulation des oscillations neuronales, considérant que les paramètres ont été sélectionnés en fonction d'études précédentes ayant rapporté des effets significatifs de la tACS-thêta administrée aux aires frontales sur le comportement et les oscillations cérébrales (Cui et al., 2018; Lehr et al., 2019; Meiron & Lavidor, 2014; Rostami et al., 2020; Sela et al., 2012; van Driel et al., 2015; van Schouwenburg et al., 2021; Wei et al., 2021; Wischniewski et al., 2016).

Le moment durant lequel la tACS est administrée constitue aussi un facteur important. La stimulation en ligne, appliquée pendant la tâche, et la stimulation hors ligne, administrée avant ou après, modulent différemment les oscillations neuronales (Veniero et al., 2015), ce qui peut en retour affecter la performance comportementale et le fonctionnement cognitif (Antal et al., 2016; Herrmann et al., 2013). Bien que certains auteurs suggèrent que les paradigmes de stimulation en ligne seraient plus appropriés pour produire des effets physiologiques (Alagapan et al., 2016; Veniero et al., 2015), plusieurs études ont fait état de résultats significatifs en utilisant des

paradigmes hors ligne (Lee et al., 2023), notamment avec la tACS-thêta (Aktürk et al., 2022; Jaušovec et al., 2014; Jaušovec & Jaušovec, 2014; Neubauer et al., 2017; Pahor & Jaušovec, 2014, 2018; Rostami et al., 2020; Wischniewski et al., 2021; Wolinski et al., 2018). En outre, certaines données suggèrent que le tACS hors ligne améliore les performances comportementales de manière significativement par rapport aux paradigmes en ligne (Grover et al., 2023), alors que des résultats non concluants ont été rapportés quant au paradigme de tACS-thêta administré en ligne (Ergo et al., 2020; Fabbrini et al., 2022; Feurra et al., 2016; Santarnecchi et al., 2016; Zavec et al., 2020). Ces résultats mixtes soulignent à nouveau l'hétérogénéité des effets de la tACS selon les modalités de stimulation. Le choix du paradigme en ligne ou hors ligne ne garantirait donc pas une modulation fiable des oscillations neuronales.

4.2.2.2 Variabilité intra et interindividuelle

Une autre source de bruit dans les effets potentiels de la neurostimulation réside dans les différences intra et interindividuelles. D'un point de vue morphologique, l'emplacement des structures cérébrales peut varier légèrement entre les individus, ce qui affecte la distribution du courant (Kasten et al., 2019). De plus, la densité du courant électrique est influencée par la structure du cerveau, soit les circonvolutions et les scissures cérébrales, puisque ces structures présentent des variations interindividuelles (Antal et al., 2017). Les tissus cérébraux et les structures osseuses, vasculaires et dermiques peuvent varier en épaisseur et en composition, ce qui influence la façon dont le courant électrique pénètre le cerveau (Li et al., 2015; Opitz et al., 2015; Wagner et al., 2014). L'âge, le sexe biologique, les concentrations de base des neurotransmetteurs et la génétique peuvent également influencer sur les effets de la tACS (Ridding & Ziemann, 2010). Par exemple, des études ont mis de l'avant que la présence d'une variation dans certains gènes, par exemple ceux codant pour la croissance et la plasticité des neurones comme le facteur neurotrophique dérivé du cerveau (*brain-derived neurotrophic factor*), modifiait la réponse à la tACS (Jeong et al., 2021; Riddle et al., 2020). Ces facteurs introduisent donc de la variabilité dans les réponses potentielles à la stimulation et sont difficilement contrôlables (Antal et al., 2017).

Les oscillations neuronales endogènes diffèrent selon l'état du cerveau, par exemple si l'individu est éveillé ou à l'état de repos. Les effets de la tACS sont aussi influencés par cet état cérébral initial (Alagapan et al., 2016; Feurra et al., 2013; Kasten & Herrmann, 2022; Neuling et al., 2013;

Silvanto et al., 2008). Par exemple, Neuling et ses collègues (2013) ont observé que la tACS de fréquence alpha augmentait la puissance des oscillations uniquement lorsque leur puissance initiale était faible (yeux ouverts), alors qu'aucun effet n'était rapporté lorsque cette puissance était déjà élevée (yeux fermés). Ces observations suggèrent ainsi une interaction entre les effets de la tACS et la puissance des oscillations cérébrales endogènes ou préexistantes (Fiene et al., 2020; Krause et al., 2022; Ruhnau et al., 2016). Dans un même ordre d'idées, il serait plus ardu de moduler les oscillations de basse fréquence puisque leur activité endogène est généralement considérée comme puissante en comparaison à celle d'une source externe comme la tACS. Cette limitation découle de la difficulté de la tACS à surmonter la force des oscillations naturellement présentes, qui tendent à "résister" à l'influence de la stimulation externe, réduisant ainsi l'efficacité de l'entraînement de ces fréquences (Schmidt et al., 2014). La majorité des études ayant relevé de la variabilité quant aux rythmes endogènes ont porté sur les oscillations de fréquence alpha (Neuling et al., 2013; Ruhnau et al., 2016; Wang et al., 2022). Néanmoins, il est raisonnable de croire que ces conclusions s'appliquent à d'autres bandes de fréquence comme les rythmes thêta.

Il a aussi été suggéré que les effets de la tACS varient en fonction de la tâche réalisée durant la période de stimulation, comme l'exécution d'une tâche différente liée à l'étude (Feurra et al., 2013). La tACS dépend également de la stationnarité de l'activité neuronale puisqu'elle permet d'identifier la phase et la fréquence d'une oscillation d'intérêt (Mansouri et al., 2017). Or, les oscillations neuronales ne sont pas stationnaires (Bastiaansen et al., 2012). Autrement dit, les ondes cérébrales varient en fonction de l'activité cérébrale, mais également dans le temps. Cette caractéristique a des implications pour la tACS. Une stimulation appliquée à un moment où les oscillations endogènes sont fortes peut produire un effet différent que lorsqu'elles sont faibles ou en phase différente.

La sélection d'une fréquence de stimulation personnalisée, c'est-à-dire l'application de la tACS à une fréquence correspondant à la fréquence maximale endogène de chaque participant, serait bénéfique pour réduire la variabilité interindividuelle et optimiser les effets potentiels de la tACS (Herrmann et al., 2013; Riddle & Frohlich, 2021). Plus la fréquence de stimulation est proche de la fréquence endogène individuelle, plus cette dernière est susceptible d'être modulée par la tACS, même avec l'application d'un faible courant (Antal & Herrmann, 2016). En outre, il a été suggéré

que, par rapport à la stimulation à une même fréquence pour tous les individus, la stimulation à une fréquence personnalisée démontre des effets plus robustes (Chuderski & Chinta, 2024).

Comme les oscillations neuronales dépendent de l'état du cerveau et que leur fréquence maximale endogène peut varier au cours d'une même tâche, cela limite possiblement l'efficacité de la technique d'arrimage personnalisé (Woods et al., 2016). En réponse à cet obstacle méthodologique, l'alignement en temps réel de la phase de stimulation avec la phase des oscillations endogènes, la stimulation dite en « boucle fermée » (*closed-loop*), pourrait accroître l'efficacité de la tACS (Frohlich & Townsend, 2021; Haslacher et al., 2021; Nasr et al., 2022). Contrairement à la sélection a priori de fréquences de stimulation individualisées, c'est-à-dire un système en « boucle ouverte » (*open-loop*), la tACS en boucle fermée permet d'ajuster en temps réel la fréquence de stimulation à la fréquence endogène. Toutefois, la littérature scientifique fait état de résultats contradictoires quant à l'efficacité de cette méthode (Stecher et al., 2021).

4.2.2.3 Mesure des effets de la tACS

Une troisième hypothèse explicative réside dans l'incapacité des analyses comportementales et électrophysiologiques à capturer les effets de la tACS. Dans la seconde étude, la mesure de l'activité neuronale après l'administration de la tACS a limité l'analyse aux effets potentiels post-tACS, sans permettre la capture des changements induits en temps réel.

Les résultats de certaines recherches suggèrent que, au-delà de la modulation de la puissance des oscillations neuronales sur un site d'intérêt, les effets de la tACS peuvent être observés au niveau de la connectivité entre les différentes régions du cerveau impliquées dans le processus cognitif à l'étude, ou entre les différentes bandes de fréquences. Par exemple, en utilisant une tâche de mémoire de travail, Biel et al. (2022) ont démontré que la tACS-thêta modulait la phase des oscillations thêta entre les régions frontales et pariétales, ce qui à son tour réduisait la connectivité entre ces régions et diminuait la performance comportementale des participants. Des résultats similaires ont été obtenus dans d'autres études utilisant la tACS pour moduler la phase des oscillations thêta (Alekseichuk et al., 2017; Chander et al., 2016; Cui et al., 2018). D'autres chercheurs ont observé que la tACS modulait la phase des oscillations, interférant ainsi avec le couplage entre les fréquences, ce qui influence également les résultats comportementaux

(Aleksiechuk et al., 2016; Amador de Lara et al., 2018; Turi et al., 2020). Par conséquent, les analyses de phase et de connectivité auraient pu révéler des effets potentiels de la thêta-tACS au-delà des mesures de puissance.

En somme, la capacité de la tACS à moduler efficacement l'activité neuronale reste mitigée en raison des nombreux facteurs méthodologiques et individuels, lesquels créent de la variabilité dans les effets potentiels de la neurostimulation et ne sont pas toujours bien contrôlés. Relevons également que les analyses comportementales et EEG utilisées pour évaluer les effets de la tACS pourraient ne pas capturer l'ensemble des phénomènes, notamment ceux liés à la connectivité entre les régions corticales et au couplage entre les bandes de fréquences.

4.3 Pertinence de la thèse

Les résultats de cette thèse soulignent l'importance théorique et pratique d'étudier spécifiquement les oscillations neuronales afin de mieux comprendre les mécanismes qui sous-tendent les fonctions cognitives. Plus précisément, la clarification du rôle des oscillations de fréquence thêta dans l'attention sélective intermodale permet d'enrichir la littérature scientifique existante et d'apporter un regard nouveau sur la manière dont le cerveau filtre, sélectionne et traite les informations pertinentes tout en écartant les distracteurs. L'identification de l'activité thêta induite comme marqueur neuronal spécifique de l'attention sélective contribue à affiner les modèles théoriques portant sur les réseaux neuronaux impliqués dans ces processus.

Le fait d'avoir mis en évidence l'implication d'une fréquence oscillatoire précise, localisée dans une région spécifique du cortex, ouvre des pistes prometteuses pour le développement d'interventions non invasives visant à améliorer les capacités attentionnelles. Cela est particulièrement pertinent pour certaines populations cliniques présentant des altérations attentionnelles, comme les personnes vivant avec un trouble du spectre de l'autisme (TSA), un trouble du déficit de l'attention / hyperactivité (TDA/H), la schizophrénie ou encore l'épilepsie; autant de conditions dans lesquelles des atypies oscillatoires sont souvent rapportées. Toutefois, des études supplémentaires seront nécessaires pour établir de manière plus robuste le rôle causal des ondes thêta induites dans l'attention sélective intermodale.

Enfin, cette thèse constitue une contribution méthodologique importante en combinant des approches complémentaires, soit l'électroencéphalographie (EEG) et la stimulation transcrânienne à courant alternatif (tACS), afin de dépasser les limites des analyses purement corrélationnelles. Bien que les résultats liés à la tACS n'aient pas confirmé les hypothèses initiales, les constats issus de cette démarche offrent un cadre méthodologique utile pour affiner les protocoles futurs. Ce travail ouvre ainsi la voie à de nouvelles explorations des relations causales entre les oscillations neuronales et les fonctions cognitives complexes telles que l'attention sélective intermodale.

4.4 Limites de la thèse et perspectives

L'une des principales limites de cette thèse réside dans la taille des échantillons, qui restreint la généralisation des conclusions tirées. De futures recherches devraient inclure un plus grand nombre de participants pour évaluer la robustesse des effets observés et assurer une meilleure reproductibilité. En ce qui concerne la première étude, la sélection des groupes a posteriori peut être considérée comme l'une de ses principales failles méthodologiques. En effet, bien que la classification ait permis de considérer la variabilité interindividuelle dans les analyses EEG, cette procédure augmente le risque de déceler des résultats significatifs par pur hasard. De plus, cela restreint les conclusions à l'échantillon sélectionné et limite la généralisation des résultats. La conception hors ligne de la deuxième étude pourrait également être considérée comme une faiblesse importante. Ce protocole de stimulation ne permet pas de mesurer les effets en temps réel de la tACS et contraint l'analyse aux effets post-stimulation. Par ailleurs, les dynamiques neuronales, lesquelles sont généralement transitoires (plutôt que stationnaires), peuvent s'estomper rapidement après l'application de la tACS. En retour, ce phénomène est plus difficilement mesurable. Enfin, la variabilité intra et interindividuelle est une limite commune aux deux études. Dans la première étude, l'hétérogénéité dans le patron de réponse des participants à la tâche comportementale a certes été considérée dans les analyses et interprétations subséquentes, mais il n'est pas possible d'identifier précisément l'origine de cette variabilité. De même, la complexité de la réponse à la tACS, influencée par plusieurs facteurs, est une autre source de limitation. Cette variabilité complique l'interprétation des résultats obtenus et, à nouveau, diminue la généralisation des résultats puisque les effets observés dans un échantillon peuvent ne pas l'être dans un autre contexte.

Une piste future intéressante serait d'explorer si la puissance des oscillations est modulée dans les régions corticales associées à la modalité sensorielle pertinente pendant la période préparatoire, par exemple dans les zones occipitales lorsqu'un indice visuel est présenté et dans les régions temporales lorsqu'il s'agit d'un indice auditif. Cela permettrait d'étudier l'influence du contrôle attentionnel sous-tendu par les ondes thêta région fronto-centrales sur des régions corticales distantes et permettrait d'approfondir la compréhension des dynamiques oscillatoires de l'attention sélective intermodale.

En ce qui a trait à la tACS, la variabilité pourrait être prise en considération en standardisant davantage les protocoles de stimulation. Il apparaît également important d'identifier des facteurs intra et interindividuels dans la réponse à la stimulation, susceptibles d'influencer les effets de la tACS, pour être en mesure de personnaliser les paramètres et protocoles de stimulation. Les techniques de paramétrage individualisées, comme l'utilisation de la neuroimagerie pour cibler avec précision une région corticale d'intérêt et les protocoles en boucle fermée permettant d'ajuster en continu la fréquence de stimulation, sont une piste prometteuse. Cela permettrait d'améliorer la précision et la personnalisation de la tACS, ce qui pourrait possiblement avoir une influence sur les effets potentiels de la neurostimulation. De plus, considérant la possibilité d'étudier les dynamiques oscillatoires en temps réel offerte par la tACS administrée en ligne, de futures recherches pourraient investiguer ce type d'approche. Enfin, il apparaît crucial de statuer sur le paramètre d'intensité de courant pour conclure à une efficacité réelle de la stimulation sur les oscillations cérébrales.

CONCLUSION

Bien que le rôle causal des oscillations thêta dans les mécanismes de l'attention sélective intermodale n'a pu être démontré par les études expérimentales composant la présente thèse, il n'en demeure pas moins que les résultats obtenus offrent un éclairage sur la dynamique oscillatoire qui sous-tend ces mécanismes. Les résultats de la première étude ont mis en lumière une augmentation de la puissance thêta dans la région fronto-centrale en lien avec une meilleure performance comportementale lorsque l'attention sélective est dirigée vers une modalité sensorielle spécifique. Dans la deuxième étude, la tACS n'a pas révélé d'effets significatifs sur la modulation des ondes thêta fronto-centrales. Cette conclusion met en lumière les défis liés à la modulation des oscillations neuronales et à l'identification de relations causales entre les rythmes corticaux et les mécanismes sous-jacents aux processus cognitifs, notamment en raison de l'hétérogénéité des effets de la tACS. Somme toute, les oscillations thêta fronto-centrales semblent être un marqueur neuronal important de l'attention sélective. Cependant, pour établir un lien plus robuste, il est essentiel de poursuivre les recherches avec des tailles d'échantillon plus grandes et des protocoles de stimulation standardisés et individualisés. La neurostimulation reste un outil prometteur pour explorer les bases neuronales de l'attention, mais nécessite des ajustements méthodologiques pour accroître la fiabilité et la généralisation des résultats.

ANNEXE A

Photographie de l'Oriole de Baltimore (*icterus galbula*)



16 mai 2024 à Arthabaska, Québec, Canada

ANNEXE B

Précisions quant aux paramètres et protocoles de stimulation

Intensité et densité de courant

L'intensité et la densité de courant sont des paramètres importants pour évaluer les effets de la tACS (Antal & Paulus, 2013). L'intensité du courant électrique représente la quantité de particules chargées qui circule dans un temps donné. Elle se mesure généralement en ampères (A). La densité correspond quant à elle à la quantité de courant par rapport à la surface de conduction, laquelle est mesurée en ampères par mètre carré (A/m^2) (Benson et al., 2015).

Il est important de noter que la relation entre l'intensité du courant électrique et l'effet de la tACS n'est pas tout à fait linéaire (Antal et al., 2016). Autrement dit, un courant plus intense peut générer des effets plus marqués, mais jusqu'à un certain point ou seuil. Par exemple, il a été démontré qu'une stimulation de 1 mA augmentait l'excitabilité corticale, alors qu'une intensité plus faible (0,4 mA) produisait un effet d'inhibition (Moliadze et al., 2012). Plusieurs facteurs contribuent à cette linéarité partielle, notamment la réponse des tissus neuronaux à l'intensité de la stimulation, la synchronisation des oscillations et la variabilité individuelle. Des études réalisées avec la tDCS ont par ailleurs mis en lumière que seule une faible quantité de courant (entre 10 et 15 %) parvient à traverser les barrières naturelles du cerveau (Holdefer et al., 2006; Vöröslakos et al., 2018). La conductibilité électrique est également dépendante de la fréquence de la stimulation (Akhtari et al., 2003).

Soulignons enfin que la stimulation à une intensité de 1 mA est parfois considérée comme étant trop faible pour produire un effet significatif sur l'activité neuronale (Wischnewski et al., 2023). Néanmoins, plusieurs études ont rapporté des effets significatifs de l'application d'un courant inférieur à 2 mA, notamment avec l'utilisation de la tACS à une fréquence thêta (Aktürk et al., 2022; Alekseichuk et al., 2017; Brignani et al., 2013; Cui et al., 2018; Dantas et al., 2021, 2023; Fusco et al., 2018; Guo et al., 2021; Jaušovec et al., 2014; Jaušovec & Jaušovec, 2014; Lehr et al., 2019; Martínez-Pérez et al., 2022; Neubauer et al., 2017; Pahor & Jaušovec, 2014; Polanía et al., 2012; Reinhart, 2017; Rostami et al., 2020; Sela et al., 2012; van Driel et al., 2015; van Schouwenburg et al., 2021; Vosskuhl et al., 2015; Wei et al., 2021; Wischnewski et al., 2016,

2021; Wischnewski & Compen, 2022; Wolinski et al., 2018; Zhang et al., 2022). De plus, une plus forte intensité serait plutôt requise lorsque la fréquence de stimulation n'est pas alignée avec celle de l'oscillation endogène (Herrmann & Strüber, 2017; Miniussi et al., 2013).

Électrodes et montage

Sur le plan de l'équipement, le type d'électrodes de stimulation influence la répartition du courant électrique, ce qui peut en retour avoir un impact sur l'efficacité de la stimulation. Par exemple, les électrodes en caoutchouc permettent l'application d'une pâte conductive directement entre le cuir chevelu et l'électrode. Cela permet une meilleure conductibilité et une plus grande précision dans l'application du courant électrique en comparaison aux électrodes placées dans des éponges et imbibées d'eau saline (Helfrich et al., 2014; Miranda et al., 2006; Woods et al., 2016). La taille des électrodes a également un effet sur la distribution du courant sur la surface du cuir chevelu, ce qui se traduit par des différences dans la distribution du courant dans l'ensemble du cerveau (Kronberg & Bikson, 2012; Minhas et al., 2011). Plus la taille de l'électrode est grande, plus la surface sur laquelle le courant est distribué est importante et moins le site stimulé est précis. Cela réfère au principe de densité du courant électrique. Par exemple, une étude employant la tDCS a établi que l'utilisation d'électrodes de petite taille permettait une meilleure précision et une plus grande intensité de stimulation que les électrodes plus larges, et ce, en employant un courant électrique de même intensité (Dmochowski et al., 2011).

Le placement des électrodes sur le crâne détermine quelles régions cérébrales sont stimulées, ce qui peut également induire des effets variables. L'orientation des électrodes, et par conséquent du champ électrique, est un facteur important à paramétrer. La transmission tangentielle du courant électrique, c'est-à-dire parallèle à la surface corticale, serait plus efficace que la transmission perpendiculaire pour moduler l'activité neuronale (Antal et al., 2017; Opitz et al., 2015). Une explication de cette efficacité différentielle est que les neurones pyramidaux, qui sont positionnés de manière perpendiculaire à la surface cérébrale, possèdent une plus grande sensibilité au champ électrique dirigé le long de l'axe provenant du corps cellulaire vers les dendrites, c'est-à-dire au courant transmis de manière tangentielle (Wischnewski et al., 2023).

Par ailleurs, l'intensité du courant n'est pas nécessairement maximale directement sous les électrodes de stimulation. Le courant est généralement plus intense à la périphérie des électrodes, sous les connecteurs et entre les électrodes (Antal & Herrmann, 2016; Herrmann et al., 2013; Miranda et al., 2006; Opitz et al., 2015). Relevons également que la stimulation appliquée à un lieu précis peut affecter les neurones à proximité, mais également l'ensemble du réseau neuronal connecté. Les effets de la tACS ne sont donc pas limités au site de stimulation visé (Antal et al., 2016).

Il a été récemment proposé que les montages d'électrodes dits de haute définition (tACS-HD) optimiseraient la précision du courant électrique (Bland & Sale, 2019; Saturnino et al., 2017; Wu et al., 2021). Ce type de montage emploie plusieurs petites électrodes de même polarité qui entourent une électrode de polarité opposée, ce qui se distingue de l'approche conventionnelle bipolaire. Cela permettrait de cibler plus précisément une région spécifique du cerveau puisque le courant est moins diffus (Reinhart, 2017; Wu et al., 2021).

Fréquence et durée de stimulation

Le choix de la fréquence de stimulation a certainement une incidence sur l'effet de la tACS puisque le principe même de ce type de stimulation est de transmettre un courant à une fréquence spécifique. Il est évidemment crucial de cibler une onde qui a été précédemment identifiée comme étant impliquée dans le processus cognitif à l'étude (Antal & Herrmann, 2016; Woods et al., 2016). Soulignons également que les bandes de fréquence peuvent avoir un effet différent sur les réseaux neuronaux et la synchronisation cérébrale (Antal & Paulus, 2013). Cependant, la tACS appliquée à une fréquence d'intérêt peut aussi influencer d'autres oscillations (Antal et al., 2016), notamment par l'entremise du phénomène de couplage de fréquences croisées (*cross-frequency phase coupling*) (Jensen & Colgin, 2007).

Il a été suggéré que l'entraînement des oscillations est facilité par la correspondance entre la fréquence de l'oscillateur externe et celle de l'oscillation endogène (Antal et al., 2016; Thut et al., 2011). Alors que cela a été plus clairement démontré dans des études animales (Ali et al., 2013; Fröhlich & McCormick, 2010; Gouwens et al., 2010; Ozen et al., 2010; Reato et al., 2010), certaines limitations sont présentes chez l'humain. Notamment, la tACS influence les harmoniques

et les sous-harmoniques des oscillations, soit respectivement les multiples et fractions d'une fréquence ciblée (Ali et al., 2013; Herrmann et al., 2016), et ces effets peuvent également atteindre d'autres oscillations cérébrales via le couplage de fréquences croisées (Antal & Herrmann, 2016; Helfrich et al., 2014; Thut et al., 2011). De plus, la tACS serait en compétition avec les oscillations endogènes (Krause et al., 2022). Néanmoins, il demeure pertinent d'ajuster la fréquence de stimulation à la fréquence de crête endogène individuelle considérant le faible effet potentiel de la tACS (Bergmann & Hartwigsen, 2021; Vosskuhl et al., 2018).

La durée de la stimulation module également l'efficacité de la stimulation (Strüber et al., 2015). Typiquement, la durée de la stimulation varie entre 10 et 20 minutes. Ces effets pourraient perdurer jusqu'à 30 minutes après l'administration de la tACS (Neuling et al., 2013), et une étude a révélé des effets post-tACS plus d'une heure après une stimulation d'une durée de 20 minutes (Kasten et al., 2016).

Considérations expérimentales pour les devis en neurostimulation

La planification de conditions de contrôle en neurostimulation est essentielle pour être en mesure d'interpréter adéquatement les résultats obtenus (Antal et al., 2016; Bergmann & Hartwigsen, 2021). Elles permettent de vérifier que les effets observés sont induits par la tACS et non attribuables à d'autres facteurs comme un effet placebo ou des sensations physiques liées stimulation, et qu'ils sont spécifiques à la fréquence ciblée. Il est recommandé d'administrer une stimulation placebo (*sham*) et/ou une stimulation à une fréquence qui n'est pas d'intérêt (Frohlich & Riddle, 2021). La condition placebo signifie qu'aucun courant n'est administré pendant la durée de stimulation prévue, à l'exception des périodes d'activation et de désactivation de quelques secondes. Ces périodes ont pour objectif de simuler la tACS afin que les participants n'aient pas conscience de la condition placebo (Davis et al., 2013). Néanmoins, la fiabilité de cette condition est remise en question puisqu'il est difficile de mimer les effets secondaires de la tACS (Woods et al., 2016), comme l'apparition de phosphènes causés par l'activation secondaire du nerf optique (Kar & Krekelberg, 2012) ou de la (Schutter & Hortensius, 2010). De plus, la réponse à ce type de condition contrôle varie entre les individus (Splittgerber et al., 2020). L'ajout d'une condition de stimulation à une fréquence hors intérêt permet ainsi d'assurer un meilleur contrôle (Bergmann & Hartwigsen, 2021), bien qu'il n'existe pas d'indications claires quant au choix de cette fréquence

contrôle (Herrmann et al., 2013). Le contrebalancement des séances de stimulation permet de limiter les effets potentiels de l'ordre des séances, comme la fatigue et l'apprentissage. Un devis expérimental à double insu, pour lequel ni l'expérimentateur ni le participant ne connaissent la nature de la stimulation, diminue le biais d'attentes et minimise l'effet placebo (Antal et al., 2016).

RÉFÉRENCES

- Akhtari, M., Bryant, H. C., Emin, D., Merrifield, W., Mamelak, A. N., Flynn, E. R., Shih, J. J., Mandelkern, M., Matlachov, A., Ranken, D. M., Best, E. D., DiMauro, M. A., Lee, R. R., & Sutherling, W. W. (2003). A model for frequency dependence of conductivities of the live human skull. *Brain Topography*, 16(1), 39–55.
<https://doi.org/10.1023/A:1025658432696>
- Aktürk, T., de Graaf, T. A., Güntekin, B., Hanoğlu, L., & Sack, A. T. (2022). Enhancing memory capacity by experimentally slowing theta frequency oscillations using combined EEG-tACS. *Scientific Reports*, 12(1), 14199. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18665-z>
- Alagapan, S., Schmidt, S. L., Lefebvre, J., Hadar, E., Shin, H. W., & Fröhlich, F. (2016). Modulation of cortical oscillations by low-frequency direct cortical stimulation is state-dependent. *PLOS Biology*, 14(3), e1002424. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002424>
- Alekseichuk, I., Pabel, S. C., Antal, A., & Paulus, W. (2017). Intrahemispheric theta rhythm desynchronization impairs working memory. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 35(2), 147–158. <https://doi.org/10.3233/RNN-160714>
- Alekseichuk, I., Turi, Z., Amador de Lara, G., Antal, A., & Paulus, W. (2016). Spatial working memory in humans depends on theta and high gamma synchronization in the prefrontal cortex. *Current Biology*, 26(12), 1513–1521. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.035>
- Ali, M. M., Sellers, K. K., & Frohlich, F. (2013). Transcranial alternating current stimulation modulates large-scale cortical network activity by network resonance. *Journal of Neuroscience*, 33(27), 11262–11275. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5867-12.2013>
- Allport, D. A. (1987). Selection for action: Some behavioral and neurophysiological considerations of attention and action. In H. Heuer & H. F. Sanders (Eds.), *Perspectives on Perception and Action* (pp. 395–419). Lawrence Erlbaum.
- Amador de Lara, G., Alekseichuk, I., Turi, Z., Lehr, A., Antal, A., & Paulus, W. (2018). Perturbation of theta-gamma coupling at the temporal lobe hinders verbal declarative memory. *Brain Stimulation*, 11(3), 509–517. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2017.12.007>
- Antal, A., Alekseichuk, I., Bikson, M., Brockmüller, J., Brunoni, A. R., Chen, R., Cohen, L. G., Dowthwaite, G., Ellrich, J., Flöel, A., Fregni, F., George, M. S., Hamilton, R., Haueisen, J., Herrmann, C. S., Hummel, F. C., Lefaucheur, J. P., Liebetanz, D., Loo, C. K., ... Paulus, W. (2017). Low intensity transcranial electric stimulation: Safety, ethical, legal regulatory and application guidelines. *Clinical Neurophysiology: Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, 128(9), 1774–1809.
<https://doi.org/10.1016/j.clinph.2017.06.001>
- Antal, A., Alekseichuk, I., & Paulus, W. (2016). The new modalities of transcranial electric stimulation: tACS, tRNS, and other approaches. In A. Brunoni, M. Nitsche, & C. Loo (Eds.), *Transcranial Direct Current Stimulation in Neuropsychiatric Disorders: Clinical*

Principles and Management (pp. 21–28). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-33967-2_2

- Antal, A., Boros, K., Poreisz, C., Chaieb, L., Terney, D., & Paulus, W. (2008). Comparatively weak after-effects of transcranial alternating current stimulation (tACS) on cortical excitability in humans. *Brain Stimulation*, 1(2), 97–105.
<https://doi.org/10.1016/j.brs.2007.10.001>
- Antal, A., & Herrmann, C. S. (2016). Transcranial alternating current and random noise stimulation: Possible mechanisms. *Neural Plasticity*, 2016(1), 1–12.
<https://doi.org/10.1155/2016/3616807>
- Antal, A., & Paulus, W. (2012). Investigating neuroplastic changes in the human brain induced by transcranial direct (tDCS) and alternating current (tACS) stimulation methods. *Clinical EEG and Neuroscience*, 43(3), 175–175. <https://doi.org/10.1177/1550059412448030>
- Antal, A., & Paulus, W. (2013). Transcranial alternating current stimulation (tACS). *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00317>
- Anton-Erxleben, K., Henrich, C., & Treue, S. (2007). Attention changes perceived size of moving visual patterns. *Journal of Vision*, 7(11), 5. <https://doi.org/10.1167/7.11.5>
- 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, 117006. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117006>
- Arita, J. T., Carlisle, N. B., & Woodman, G. F. (2012). Templates for rejection: Configuring attention to ignore task-irrelevant features. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 38(3), 580–584. <https://doi.org/10.1037/a0027885>
- Asamoah, B., Khatoun, A., & Mc Laughlin, M. (2019). tACS motor system effects can be caused by transcutaneous stimulation of peripheral nerves. *Nature Communications*, 10(1), 266. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08183-w>
- Awh, E., Matsukura, M., & Serences, J. T. (2003). Top-down control over biased competition during covert spatial orienting. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 29(1), 52–63. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.29.1.52>
- Azaoui, B. (2019). Multimodalité, transmodalité et intermodalité : Considérations épistémologiques et didactiques. *Revue de recherches en littérature médiatique multimodale*, 10, 1065526ar. <https://doi.org/10.7202/1065526ar>
- Bacigalupo, F., & Luck, S. J. (2019). Lateralized suppression of alpha-band EEG activity as a mechanism of target processing. *The Journal of Neuroscience*, 39(5), 900–917. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0183-18.2018>

- Badre, D. (2021). Brain networks for cognitive control: Four unresolved questions. In P. W. Kalivas & M. P. Paulus (Eds.), *Intrusive Thinking* (pp. 203–228). The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/13875.003.0018>
- Baier, D., Goller, F., & Ansorge, U. (2020). Awareness and stimulus-driven spatial attention as independent processes. *Frontiers in Human Neuroscience*, 14, 352. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2020.00352>
- Başar, E. (2013). Brain oscillations in neuropsychiatric disease. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, 15(3), 291–300.
- Başar, E., Başar-Eroglu, C., Karakaş, S., & Schürmann, M. (2001). Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes. *International Journal of Psychophysiology*, 39(2–3), 241–248. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(00\)00145-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(00)00145-8)
- Bastiaansen, M., Mazaheri, A., & Jensen, O. (2012). Beyond ERPs: Oscillatory neuronal dynamics. In *The Oxford handbook of event-related potential components* (pp. 31–49). Oxford University Press.
- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Nieoullon, A. (2016). *Neurosciences: À la découverte du cerveau* (4e éd.). John Libbey Eurotext.
- Benson, H., Lachance, M., Séguin, M., Villeneuve, B., & Marcheterre, B. (2015). *Physique 2: Électricité et magnétisme* (5e éd.). Pearson ERPI.
- Berger, H. (1929). Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, 87(1), 527–570. <https://doi.org/10.1007/BF01797193>
- Bergmann, T. O., & Hartwigsen, G. (2021). Inferring causality from noninvasive brain stimulation in cognitive neuroscience. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 33(2), 195–225. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01591
- Bidet-Caulet, A., Fischer, C., Besle, J., Aguera, P.-E., Giard, M.-H., & Bertrand, O. (2007). Effects of selective attention on the electrophysiological representation of concurrent sounds in the human auditory cortex. *The Journal of Neuroscience*, 27(35), 9252–9261. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1402-07.2007>
- Bidet-Caulet, A., Mikyska, C., & Knight, R. T. (2010). Load effects in auditory selective attention: Evidence for distinct facilitation and inhibition mechanisms. *NeuroImage*, 50(1), 277–284. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.12.039>
- Biel, A. L., Sterner, E., Röhl, L., & Sauseng, P. (2022). Modulating verbal working memory with fronto-parietal transcranial electric stimulation at theta frequency: Does it work? *European Journal of Neuroscience*, 55(2), 405–425. <https://doi.org/10.1111/ejn.15563>
- Bland, N. S., & Sale, M. V. (2019). Current challenges: The ups and downs of tACS. *Experimental Brain Research*, 237(12), 3071–3088. <https://doi.org/10.1007/s00221-019-05666-0>

- Bowling, J. T., Friston, K. J., & Hopfinger, J. B. (2020). Top-down versus bottom-up attention differentially modulate frontal–parietal connectivity. *Human Brain Mapping, 41*(4), 928–942. <https://doi.org/10.1002/hbm.24850>
- Brass, M., & von Cramon, Y. D. (2002). The role of the frontal cortex in task preparation. *Cerebral Cortex, 12*(9), 908–914. <https://doi.org/10.1093/cercor/12.9.908>
- Brauer, H., Kadish, N. E., Pedersen, A., Siniatchkin, M., & Moliadze, V. (2018). No modulatory effects when stimulating the right inferior frontal gyrus with continuous 6 Hz tACS and tRNS on response inhibition: A behavioral study. *Neural Plasticity, 2018*(1), 3156796. <https://doi.org/10.1155/2018/3156796>
- Brienza, M., & Mecarelli, O. (2019). Neurophysiological basis of EEG. In O. Mecarelli (Ed.), *Clinical Electroencephalography* (pp. 9–21). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-04573-9_2
- Brignani, D., Ruzzoli, M., Mauri, P., & Miniussi, C. (2013). Is transcranial alternating current stimulation effective in modulating brain oscillations? *PLoS ONE, 8*(2), e56589.
- Broadbent, D. E. (1958). *Perception and communication* (pp. v, 340). Pergamon Press. <https://doi.org/10.1037/10037-000>
- Broadbent, D. E. (1965). Information processing in the nervous system. *Science, 150*(3695), 457–462. <https://doi.org/10.1126/science.150.3695.457>
- Bruya, B., & Tang, Y.-Y. (2018). Is attention really effort? Revisiting Daniel Kahneman’s influential 1973 book *Attention and Effort*. *Frontiers in Psychology, 9*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01133>
- Buschman, T. J., & Kastner, S. (2015). From behavior to neural dynamics: An integrated theory of attention. *Neuron, 88*(1), 127–144. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.017>
- Buzsáki, G., Anastassiou, C. A., & Koch, C. (2012). The origin of extracellular fields and currents—EEG, ECoG, LFP and spikes. *Nature Reviews Neuroscience, 13*(6), 407–420. <https://doi.org/10.1038/nrn3241>
- Buzsáki, G., & Draguhn, A. (2004). Neuronal oscillations in cortical networks. *Science, 304*(5679), 1926–1929. <https://doi.org/10.1126/science.1099745>
- Calderone, D. J., Lakatos, P., Butler, P. D., & Castellanos, F. X. (2014). Entrainment of neural oscillations as a modifiable substrate of attention. *Trends in Cognitive Sciences, 18*(6), 300–309. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.02.005>
- Callejas, A., Lupiáñez, J., & Tudela, P. (2004). The three attentional networks: On their independence and interactions. *Brain and Cognition, 54*(3), 225–227. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2004.02.012>

- 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. (2018). How visual spatial attention alters perception. *Cognitive Processing*, 19(1), 77–88. <https://doi.org/10.1007/s10339-018-0883-4>
- Carrasco, M., & Barbot, A. (2019). Spatial attention alters visual appearance. *Current Opinion in Psychology*, 29, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2018.10.010>
- Carrasco, M., Ling, S., & Read, S. (2004). Attention alters appearance. *Nature Neuroscience*, 7(3), 308–313. <https://doi.org/10.1038/nn1194>
- Carter, C. S., & Krug, M. K. (2012). Dynamic cognitive control and frontal—Cingulate interactions. In M. I. Posner (Ed.), *Cognitive neuroscience of attention* (2e éd., pp. 89–98). The Guilford Press.
- Cavanagh, J. F., & Frank, M. J. (2014). Frontal theta as a mechanism for cognitive control. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(8), 414–421. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.04.012>
- Chan, C. Y., Hounsgaard, J., & Nicholson, C. (1988). Effects of electric fields on transmembrane potential and excitability of turtle cerebellar Purkinje cells in vitro. *The Journal of Physiology*, 402(1), 751–771. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1988.sp017232>
- Chander, B. S., Witkowski, M., Braun, C., Robinson, S. E., Born, J., Cohen, L. G., Birbaumer, N., & Soekadar, S. R. (2016). tACS phase locking of frontal midline theta oscillations disrupts working memory performance. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 10. <https://doi.org/10.3389/fncel.2016.00120>
- Chao, H.-F. (2010). Top-down attentional control for distractor locations: The benefit of precuing distractor locations on target localization and discrimination. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 36(2), 303–316. <https://doi.org/10.1037/a0015790>
- 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>
- Cherry, E. C. (1953). Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 25(5), 975–979. <https://doi.org/10.1121/1.1907229>
- Chiang, A. K. I., Rennie, C. J., Robinson, P. A., van Albada, S. J., & Kerr, C. C. (2011). Age trends and sex differences of alpha rhythms including split alpha peaks. *Clinical Neurophysiology*, 122(8), 1505–1517. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2011.01.040>
- Chica, A. B., Bartolomeo, P., & Lupiáñez, J. (2013). Two cognitive and neural systems for endogenous and exogenous spatial attention. *Behavioural Brain Research*, 237, 107–123. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2012.09.027>

- Chua, K.-W., & Gauthier, I. (2016). Category-specific learned attentional bias to object parts. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 78(1), 44–51. <https://doi.org/10.3758/s13414-015-1040-0>
- Chuderski, A., & Chinta, S. R. (2024). Transcranial alternating current stimulation barely enhances working memory in healthy adults: A meta-analysis. *Brain Research*, 1839, 149022. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2024.149022>
- Chun, M. M., & Turk-Browne, N. B. (2007). Interactions between attention and memory. *Current Opinion in Neurobiology*, 17(2), 177–184. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2007.03.005>
- Citri, A., & Malenka, R. C. (2008). Synaptic plasticity: Multiple forms, functions, and mechanisms. *Neuropsychopharmacology*, 33(1), 18–41. <https://doi.org/10.1038/sj.npp.1301559>
- Clayton, M. S., Yeung, N., & Cohen Kadosh, R. (2015). The roles of cortical oscillations in sustained attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 19(4), 188–195. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.02.004>
- Clayton, M. S., Yeung, N., & Cohen Kadosh, R. (2019). Electrical stimulation of alpha oscillations stabilizes performance on visual attention tasks. *Journal of Experimental Psychology: General*, 148(2), 203–220. <https://doi.org/10.1037/xge0000502>
- Cohen, M. X. (2014a). A neural microcircuit for cognitive conflict detection and signaling. *Trends in Neurosciences*, 37(9), 480–490. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2014.06.004>
- Cohen, M. X. (2014b). *Analyzing neural time series data: Theory and practice*. The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/9609.001.0001>
- Cohen, M. X. (2019). A better way to define and describe Morlet wavelets for time-frequency analysis. *NeuroImage*, 199, 81–86. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.05.048>
- Cohen, M. X., & Donner, T. H. (2013). Midfrontal conflict-related theta-band power reflects neural oscillations that predict behavior. *Journal of Neurophysiology*, 110(12), 2752–2763. <https://doi.org/10.1152/jn.00479.2013>
- Cole, S. R., & Voytek, B. (2017). Brain oscillations and the importance of waveform shape. *Trends in Cognitive Sciences*, 21(2), 137–149. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.12.008>
- Cona, G., Chiossi, F., Di Tomasso, S., Pellegrino, G., Piccione, F., Bisiacchi, P., & Arcara, G. (2020). Theta and alpha oscillations as signatures of internal and external attention to delayed intentions: A magnetoencephalography (MEG) study. *NeuroImage*, 205, 116295. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.116295>
- Cooper, P. S., Karayanidis, F., McKewen, M., McLellan-Hall, S., Wong, A. S. W., Skippen, P., & Cavanagh, J. F. (2019). Frontal theta predicts specific cognitive control-induced

- behavioural changes beyond general reaction time slowing. *NeuroImage*, 189, 130–140. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.01.022>
- Cooper, P. S., Wong, A. S. W., McKewen, M., Michie, P. T., & Karayanidis, F. (2017). Frontoparietal theta oscillations during proactive control are associated with goal-updating and reduced behavioral variability. *Biological Psychology*, 129, 253–264. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2017.09.008>
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 201–215. <https://doi.org/10.1038/nrn755>
- Correa, A., Rao, A., & Nobre, A. (2008). Fractionating executive control: Anticipating and reacting to conflict modulates event-related potentials linked to cognitive control differently. *International Journal of Psychology*, 43(3–4).
- Cui, H., Wei, J., Ke, Y., An, X., Sun, C., Xu, M., Qi, H., Ming, D., & Zhou, P. (2018). Research of the regulation effect of transcranial alternating current stimulation on vigilant attention. *2018 40th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC)*, 3481–3484. <https://doi.org/10.1109/EMBC.2018.8512894>
- Cunillera, T., Fuentemilla, L., Periañez, J., Marco-Pallarès, J., Krämer, U. M., Càmarà, E., Münte, T. F., & Rodríguez-Fornells, A. (2012). Brain oscillatory activity associated with task switching and feedback processing. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 12(1), 16–33. <https://doi.org/10.3758/s13415-011-0075-5>
- Dan, Y., & Poo, M. (2004). Spike timing-dependent plasticity of neural circuits. *Neuron*, 44(1), 23–30. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2004.09.007>
- Dantas, A. M., Sack, A. T., Bruggen, E., Jiao, P., & Schuhmann, T. (2021). Reduced risk-taking behavior during frontal oscillatory theta band neurostimulation. *Brain Research*, 1759, 147365. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2021.147365>
- Dantas, A. M., Sack, A. T., Bruggen, E., Jiao, P., & Schuhmann, T. (2023). Modulating risk-taking behavior with theta-band tACS. *NeuroImage*, 283, 120422. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2023.120422>
- D’Atri, A., Romano, C., Gorgoni, M., Scarpelli, S., Alfonsi, V., Ferrara, M., Ferlazzo, F., Rossini, P. M., & De Gennaro, L. (2017). Bilateral 5 Hz transcranial alternating current stimulation on fronto-temporal areas modulates resting-state EEG. *Scientific Reports*, 7(1), 15672. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16003-2>
- David, O., Kilner, J. M., & Friston, K. J. (2006). Mechanisms of evoked and induced responses in MEG/EEG. *NeuroImage*, 31(4), 1580–1591. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.034>
- Davis, N. J., Gold, E., Pascual-Leone, A., & Bracewell, R. M. (2013). Challenges of proper placebo control for non-invasive brain stimulation in clinical and experimental

- applications. *European Journal of Neuroscience*, 38(7), 2973–2977.
<https://doi.org/10.1111/ejn.12307>
- Deans, J. K., Powell, A. D., & Jefferys, J. G. R. (2007). Sensitivity of coherent oscillations in rat hippocampus to AC electric fields. *The Journal of Physiology*, 583(2), 555–565.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.2007.137711>
- Deiber, M.-P., Missonnier, P., Bertrand, O., Gold, G., Fazio-Costa, L., Ibañez, V., & Giannakopoulos, P. (2007). Distinction between perceptual and attentional processing in working memory tasks: A study of phase-locked and induced oscillatory brain dynamics. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(1), 158–172.
<https://doi.org/10.1162/jocn.2007.19.1.158>
- Deng, Y., Choi, I., & Shinn-Cunningham, B. (2019). Topographic specificity of alpha power during auditory spatial attention. *NeuroImage*, 207, 116360.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.116360>
- Deng, Y., Reinhart, R. M., Choi, I., & Shinn-Cunningham, B. G. (2019). Causal links between parietal alpha activity and spatial auditory attention. *eLife*, 8, e51184.
<https://doi.org/10.7554/eLife.51184>
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*, 18(1), 193–222.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ne.18.030195.001205>
- D’Esposito, M., Detre, J. A., Alsop, D. C., Shin, R. K., Atlas, S., & Grossman, M. (1995). The neural basis of the central executive system of working memory. *Nature*, 378(6554), 279–281. <https://doi.org/10.1038/378279a0>
- D’Esposito, M., & Postle, B. R. (2015). The cognitive neuroscience of working memory. *Annual Review of Psychology*, 66(Volume 66, 2015), 115–142. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010814-015031>
- Deutsch, J. A., & Deutsch, D. (1963). Attention: Some theoretical considerations. *Psychological Review*, 70(1), 80–90. <https://doi.org/10.1037/h0039515>
- DeYoe, E. A., Huddleston, W., & Greenberg, A. S. (2024). Are neuronal mechanisms of attention universal across human sensory and motor brain maps? *Psychonomic Bulletin & Review*. <https://doi.org/10.3758/s13423-024-02495-3>
- Dmochowski, J. P., Datta, A., Bikson, M., Su, Y., & Parra, L. C. (2011). Optimized multi-electrode stimulation increases focality and intensity at target. *Journal of Neural Engineering*, 8(4), 046011. <https://doi.org/10.1088/1741-2560/8/4/046011>
- Doelling, K. B., & Assaneo, M. F. (2021). Neural oscillations are a start toward understanding brain activity rather than the end. *PLOS Biology*, 19(5), e3001234.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001234>

- Donner, T. H., & Siegel, M. (2011). A framework for local cortical oscillation patterns. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(5), 191–199. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.03.007>
- Duncan, J. (1980). The locus of interference in the perception of simultaneous stimuli. *Psychological Review*, 87(3), 272–300. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.87.3.272>
- Duncan, J. (1984). Selective attention and the organization of visual information. *Journal of Experimental Psychology: General*, 113(4), 501–517. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.113.4.501>
- Düzel, E., Penny, W. D., & Burgess, N. (2010). Brain oscillations and memory. *Current Opinion in Neurobiology*, 20(2), 143–149. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.01.004>
- Eichenbaum, H. (2017). Memory: Organization and control. *Annual Review of Psychology*, 68(1), 19–45. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010416-044131>
- Elyamany, O., Leicht, G., Herrmann, C. S., & Mulert, C. (2021). Transcranial alternating current stimulation (tACS): From basic mechanisms towards first applications in psychiatry. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, 271(1), 135–156. <https://doi.org/10.1007/s00406-020-01209-9>
- Enns, J. T., & Trick, L. M. (2006). Four Modes of Selection. In E. Bialystok & F. I. M. Craik (Eds.), *Lifespan cognition: Mechanisms of change*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195169539.003.0004>
- Ergo, K., Loof, E. D., Debra, G., Pastötter, B., & Verguts, T. (2020). Failure to modulate reward prediction errors in declarative learning with theta (6 Hz) frequency transcranial alternating current stimulation. *PLOS ONE*, 15(12), e0237829. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237829>
- Esterman, M., Noonan, S. K., Rosenberg, M., & DeGutis, J. (2013). In the zone or zoning out? Tracking behavioral and neural fluctuations during sustained attention. *Cerebral Cortex*, 23(11), 2712–2723. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhs261>
- Fabbrini, A., Guerra, A., Giangrosso, M., Manzo, N., Leodori, G., Pasqualetti, P., Conte, A., Di Lazzaro, V., & Berardelli, A. (2022). Transcranial alternating current stimulation modulates cortical processing of somatosensory information in a frequency- and time-specific manner. *NeuroImage*, 254, 119119. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2022.119119>
- Fan, J., Gu, X., Guise, K. G., Liu, X., Fossella, J., Wang, H., & Posner, M. I. (2009). Testing the behavioral interaction and integration of attentional networks. *Brain and Cognition*, 70(2), 209–220. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2009.02.002>
- 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>

- Feurra, M., Bianco, G., Santarnecchi, E., Del Testa, M., Rossi, A., & Rossi, S. (2011). Frequency-dependent tuning of the human motor system induced by transcranial oscillatory potentials. *The Journal of Neuroscience*, 31(34), 12165–12170. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0978-11.2011>
- Feurra, M., Galli, G., Pavone, E. F., Rossi, A., & Rossi, S. (2016). Frequency-specific insight into short-term memory capacity. *Journal of Neurophysiology*, 116(1), 153–158. <https://doi.org/10.1152/jn.01080.2015>
- Feurra, M., Pasqualetti, P., Bianco, G., Santarnecchi, E., Rossi, A., & Rossi, S. (2013). State-dependent effects of transcranial oscillatory currents on the motor system: What you think matters. *Journal of Neuroscience*, 33(44), 17483–17489. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1414-13.2013>
- Fiebelkorn, I. C., Snyder, A. C., Mercier, M. R., Butler, J. S., Molholm, S., & Foxe, J. J. (2013). Cortical cross-frequency coupling predicts perceptual outcomes. *NeuroImage*, 69, 126–137. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.11.021>
- Fiene, M., Schwab, B. C., Misselhorn, J., Herrmann, C. S., Schneider, T. R., & Engel, A. K. (2020). Phase-specific manipulation of rhythmic brain activity by transcranial alternating current stimulation. *Brain Stimulation*, 13(5), 1254–1262. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2020.06.008>
- 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>
- Foxe, J. J., Murphy, J. W., & De Sanctis, P. (2014). Throwing out the rules: Anticipatory alpha-band oscillatory attention mechanisms during task-set reconfigurations. *European Journal of Neuroscience*, 39(11), 1960–1972. <https://doi.org/10.1111/ejn.12577>
- Foxe, J. J., Simpson, G. V., & Ahlfors, S. P. (1998). Parieto-occipital ~10Hz activity reflects anticipatory state of visual attention mechanisms: *NeuroReport*, 9(17), 3929–3933. <https://doi.org/10.1097/00001756-199812010-00030>
- Foxe, J. J., & Snyder, A. C. (2011). The role of alpha-band brain oscillations as a sensory suppression mechanism during selective attention. *Frontiers in Psychology*, 2. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00154>
- Freeman, W. J. (2004). Origin, structure, and role of background EEG activity. Part 1. Analytic amplitude. *Clinical Neurophysiology*, 115(9), 2077–2088. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2004.02.029>
- Frey, J. N., Ruhnau, P., & Weisz, N. (2015). Not so different after all: The same oscillatory processes support different types of attention. *Brain Research*, 1626, 183–197. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2015.02.017>

- Fries, P. (2005). A mechanism for cognitive dynamics: Neuronal communication through neuronal coherence. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(10), 474–480. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.08.011>
- Fries, P. (2015). Rhythms for cognition: Communication through coherence. *Neuron*, 88(1), 220–235. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.034>
- Fritz, J. B., Elhilali, M., David, S. V., & Shamma, S. A. (2007). Auditory attention—Focusing the searchlight on sound. *Current Opinion in Neurobiology*, 17(4), 437–455. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2007.07.011>
- Fritz, J. B., Shamma, S. A., Elhilali, M., & Klein, D. (2003). Rapid task-related plasticity of spectrotemporal receptive fields in primary auditory cortex. *Nature Neuroscience*, 6(11), 1216–1223. <https://doi.org/10.1038/nn1141>
- Fröhlich, F. (2014). Endogenous and exogenous electric fields as modifiers of brain activity: Rational design of noninvasive brain stimulation with transcranial alternating current stimulation. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, 16(1), 93–102. <https://doi.org/10.31887/DCNS.2014.16.1/ffroehlich>
- Fröhlich, F., & McCormick, D. A. (2010). Endogenous electric fields may guide neocortical network activity. *Neuron*, 67(1), 129–143. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.06.005>
- Frohlich, F., & Riddle, J. (2021). Conducting double-blind placebo-controlled clinical trials of transcranial alternating current stimulation (tACS). *Translational Psychiatry*, 11(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41398-021-01391-x>
- Frohlich, F., & Townsend, L. (2021). Closed-loop transcranial alternating current stimulation: Towards personalized non-invasive brain stimulation for the treatment of psychiatric illnesses. *Current Behavioral Neuroscience Reports*, 8(2), 51–57. <https://doi.org/10.1007/s40473-021-00227-8>
- Fusco, G., Scandola, M., Feurra, M., Pavone, E. F., Rossi, S., & Aglioti, S. M. (2018). Midfrontal theta transcranial alternating current stimulation modulates behavioural adjustment after error execution. *European Journal of Neuroscience*, 48(10), 3159–3170. <https://doi.org/10.1111/ejn.14174>
- Gable, P., Miller, M., & Bernat, E. (2022). *The Oxford handbook of EEG frequency*. Oxford University Press.
- Gao, M., Turner, B. M., & Sloutsky, V. M. (2024). The role of attention in category representation. *Cognitive Science*, 48(4), e13438. <https://doi.org/10.1111/cogs.13438>
- Gaspelin, N., & Luck, S. J. (2018). The role of inhibition in avoiding distraction by salient stimuli. *Trends in Cognitive Sciences*, 22(1), 79–92. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.11.001>

- Gasquoine, P. G. (2013). Localization of function in anterior cingulate cortex: From psychosurgery to functional neuroimaging. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 37(3), 340–348. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.01.002>
- Gazzaley, A., Clapp, W., Kelley, J., McEvoy, K., Knight, R. T., & D’Esposito, M. (2008). Age-related top-down suppression deficit in the early stages of cortical visual memory processing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(35), 13122–13126. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806074105>
- Gazzaley, A., Cooney, J. W., McEvoy, K., Knight, R. T., & D’Esposito, M. (2005). Top-down enhancement and suppression of the magnitude and speed of neural activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(3), 507–517. <https://doi.org/10.1162/0898929053279522>
- Giard, M.-H. (2000). Neurophysiological mechanisms of auditory selective attention in humans. *Frontiers in Bioscience*, 5(1), d84. <https://doi.org/10.2741/Giard>
- Giller, F., Bensmann, W., Mückschel, M., Stock, A.-K., & Beste, C. (2020). Evidence for a causal role of superior frontal cortex theta oscillations during the processing of joint subliminal and conscious conflicts. *Cortex*, 132, 15–28. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2020.08.003>
- Gomez-Ramirez, M., Hysaj, K., & Niebur, E. (2016). Neural mechanisms of selective attention in the somatosensory system. *Journal of Neurophysiology*, 116(3), 1218–1231. <https://doi.org/10.1152/jn.00637.2015>
- Gouwens, N. W., Zeberg, H., Tsumoto, K., Tateno, T., Aihara, K., & Robinson, H. P. C. (2010). Synchronization of firing in cortical fast-spiking interneurons at gamma frequencies: A phase-resetting analysis. *PLOS Computational Biology*, 6(9), e1000951. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000951>
- Gratton, G., Cooper, P., Fabiani, M., Carter, C. S., & Karayanidis, F. (2018). Dynamics of cognitive control: Theoretical bases, paradigms, and a view for the future. *Psychophysiology*, 55(3), e13016. <https://doi.org/10.1111/psyp.13016>
- Grossberg, S. (2005). Linking attention to learning, expectation, competition, and consciousness. In *Neurobiology of Attention* (pp. 652–662). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012375731-9/50111-7>
- Grover, S., Fayzullina, R., Bullard, B. M., Levina, V., & Reinhart, R. M. G. (2023). A meta-analysis suggests that tACS improves cognition in healthy, aging, and psychiatric populations. *Science Translational Medicine*, 15(697), eabo2044. <https://doi.org/10.1126/scitranslmed.abo2044>
- Guan, Z., Lin, M., Wu, Q., Wu, J., Chen, K., Han, H., Chui, D., Zhang, X., & Li, C. (2023). Neural mechanisms of top-down divided and selective spatial attention in visual and auditory perception. *Brain Science Advances*, 9(2), 95–113. <https://doi.org/10.26599/BSA.2023.9050008>

- 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>
- Guo, X., Li, Z., Zhang, L., & Liu, Q. (2021). Modulation of visual working memory performance via different theta frequency stimulations. *Brain Sciences*, 11(10), Article 10. <https://doi.org/10.3390/brainsci11101358>
- Haegens, S., Luther, L., & Jensen, O. (2012). Somatosensory anticipatory alpha activity increases to suppress distracting input. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(3), 677–685. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00164
- Hammond, C. (2015). Ionic gradients, membrane potential and ionic currents. In *Cellular and Molecular Neurophysiology* (pp. 39–54). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397032-9.00003-0>
- Han, H.-B., Lee, K. E., & Choi, J. H. (2019). Functional dissociation of θ oscillations in the frontal and visual cortices and their long-range network during sustained attention. *eNeuro*, 6(6), ENEURO.0248-19.2019. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0248-19.2019>
- Hanslmayr, S., & Staudigl, T. (2014). How brain oscillations form memories—A processing based perspective on oscillatory subsequent memory effects. *NeuroImage*, 85, 648–655. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.05.121>
- Harris, A. M., Dux, P. E., Jones, C. N., & Mattingley, J. B. (2017). Distinct roles of theta and alpha oscillations in the involuntary capture of goal-directed attention. *NeuroImage*, 152, 171–183. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.03.008>
- Haslacher, D., Nasr, K., Robinson, S. E., Braun, C., & Soekadar, S. R. (2021). Stimulation artifact source separation (SASS) for assessing electric brain oscillations during transcranial alternating current stimulation (tACS). *NeuroImage*, 228, 117571. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117571>
- Haynes, B. I., Bauermeister, S., & Bunce, D. (2017). A systematic review of longitudinal associations between reaction time intraindividual variability and age-related cognitive decline or impairment, dementia, and mortality. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 23(5), 431–445. <https://doi.org/10.1017/S1355617717000236>
- Helfrich, R. F., Breska, A., & Knight, R. T. (2019). Neural entrainment and network resonance in support of top-down guided attention. *Current Opinion in Psychology*, 29, 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2018.12.016>
- Helfrich, R. F., Knepper, H., Nolte, G., Strüber, D., Rach, S., Herrmann, C. S., Schneider, T. R., & Engel, A. K. (2014). Selective modulation of interhemispheric functional connectivity by HD-tACS shapes perception. *PLoS Biology*, 12(12), e1002031. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002031>

- Helfrich, R. F., Schneider, T. R., Rach, S., Trautmann-Lengsfeld, S. A., Engel, A. K., & Herrmann, C. S. (2014). Entrainment of brain oscillations by transcranial alternating current stimulation. *Current Biology*, 24(3), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.041>
- Henderson, J. M. (1991). Stimulus discrimination following covert attentional orienting to an exogenous cue. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 17(1), 91–106. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.17.1.91>
- Herrmann, C. S., Rach, S., Neuling, T., & Strüber, D. (2013). Transcranial alternating current stimulation: A review of the underlying mechanisms and modulation of cognitive processes. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00279>
- Herrmann, C. S., & Strüber, D. (2017). What can transcranial alternating current stimulation tell us about brain oscillations? *Current Behavioral Neuroscience Reports*, 4(2), 128–137. <https://doi.org/10.1007/s40473-017-0114-9>
- Herrmann, C. S., Strüber, D., Helfrich, R. F., & Engel, A. K. (2016). EEG oscillations: From correlation to causality. *International Journal of Psychophysiology*, 103, 12–21. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2015.02.003>
- Hillyard, S. A. (1985). Electrophysiology of human selective attention. *Trends in Neurosciences*, 8, 400–405. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(85\)90142-0](https://doi.org/10.1016/0166-2236(85)90142-0)
- Hillyard, S. A., & Anllo-Vento, L. (1998). Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 781–787. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.3.781>
- Hirano, Y., & Uhlhaas, P. J. (2021). Current findings and perspectives on aberrant neural oscillations in schizophrenia. *Psychiatry and Clinical Neurosciences*, 75(12), 358–368. <https://doi.org/10.1111/pcn.13300>
- Hochstein, S., & Ahissar, M. (2002). View from the top: Hierarchies and reverse hierarchies in the visual system. *Neuron*, 36(5), 791–804. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)01091-7](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)01091-7)
- Holdefer, R. N., Sadleir, R., & Russell, M. J. (2006). Predicted current densities in the brain during transcranial electrical stimulation. *Clinical Neurophysiology*, 117(6), 1388–1397. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.02.020>
- Holmes, E., Kitterick, P. T., & Summerfield, A. Q. (2018). Cueing listeners to attend to a target talker progressively improves word report as the duration of the cue-target interval lengthens to 2,000 ms. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 80(6), 1520–1538. <https://doi.org/10.3758/s13414-018-1531-x>
- Hommel, B. (2010). Grounding attention in action control: The intentional control of selection. In B. Bruya (Ed.), *Effortless attention: A new perspective in the cognitive science of*

attention and action (pp. 121–140). The MIT Press.
<https://doi.org/10.7551/mitpress/8602.003.0006>

Hommel, B. (2019). Theory of event coding (TEC) V2.0: Representing and controlling perception and action. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 81(7), 2139–2154.
<https://doi.org/10.3758/s13414-019-01779-4>

Hong, X., Sun, J., Wang, J., Li, C., & Tong, S. (2020). Attention-related modulation of frontal midline theta oscillations in cingulate cortex during a spatial cueing Go/NoGo task. *International Journal of Psychophysiology*, 148, 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2019.11.011>

Hou, Y., & Liu, T. (2012). Neural correlates of object-based attentional selection in human cortex. *Neuropsychologia*, 50(12), 2916–2925.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.08.022>

Hsieh, L.-T., & Ranganath, C. (2014). Frontal midline theta oscillations during working memory maintenance and episodic encoding and retrieval. *NeuroImage*, 85, 721–729.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.08.003>

Iemi, L., & Busch, N. A. (2018). Moment-to-moment fluctuations in neuronal excitability bias subjective perception rather than strategic decision-making. *eNeuro*, 5(3), ENEURO.0430-17.2018. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0430-17.2018>

Iemi, L., Gwilliams, L., Samaha, J., Auksztulewicz, R., Cycowicz, Y. M., King, J.-R., Nikulin, V. V., Thesen, T., Doyle, W., Devinsky, O., Schroeder, C. E., Melloni, L., & Haegens, S. (2022). Ongoing neural oscillations influence behavior and sensory representations by suppressing neuronal excitability. *NeuroImage*, 247, 118746.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2021.118746>

Ishihara, T., & Yoshii, N. (1972). Multivariate analytic study of EEG and mental activity in Juvenile delinquents. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 33(1), 71–80. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(72\)90026-0](https://doi.org/10.1016/0013-4694(72)90026-0)

Jäncke, L., Mirzazade, S., & Joni Shah, N. (1999). Attention modulates activity in the primary and the secondary auditory cortex: A functional magnetic resonance imaging study in human subjects. *Neuroscience Letters*, 266(2), 125–128. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(99\)00288-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(99)00288-8)

Jaušovec, N., & Jaušovec, K. (2014). Increasing working memory capacity with theta transcranial alternating current stimulation (tACS). *Biological Psychology*, 96, 42–47.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.11.006>

Jaušovec, N., Jaušovec, K., & Pahor, A. (2014). The influence of theta transcranial alternating current stimulation (tACS) on working memory storage and processing functions. *Acta Psychologica*, 146, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2013.11.011>

- Jensen, O., & Colgin, L. L. (2007). Cross-frequency coupling between neuronal oscillations. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(7), 267–269. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.05.003>
- Jensen, O., & Mazaheri, A. (2010). Shaping functional architecture by oscillatory alpha activity: Gating by inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00186>
- Jeong, W.-H., Kim, W.-I., Lee, J.-W., Park, H.-K., Song, M.-K., Choi, I.-S., & Han, J.-Y. (2021). Modulation of long-term potentiation by gamma frequency transcranial alternating current stimulation in transgenic mouse models of Alzheimer's disease. *Brain Sciences*, 11(11), Article 11. <https://doi.org/10.3390/brainsci11111532>
- Johnson, L., Alekseichuk, I., Krieg, J., Doyle, A., Yu, Y., Vitek, J., Johnson, M., & Opitz, A. (2020). Dose-dependent effects of transcranial alternating current stimulation on spike timing in awake nonhuman primates. *Science Advances*, 6(36), eaaz2747. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz2747>
- Jonides, J., & Irwin, D. E. (1981). Capturing attention. *Cognition*, 10(1–3), 145–150. [https://doi.org/10.1016/0010-0277\(81\)90038-X](https://doi.org/10.1016/0010-0277(81)90038-X)
- Kahana, M. J., Seelig, D., & Madsen, J. R. (2001). Theta returns. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(6), 739–744. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(01\)00278-1](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(01)00278-1)
- Kahneman, D. (1973). *Attention and Effort*. Prentice-Hall.
- Kalcher, J., & Pfurtscheller, G. (1995). Discrimination between phase-locked and non-phase-locked event-related EEG activity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 94(5), 381–384. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(95\)00040-6](https://doi.org/10.1016/0013-4694(95)00040-6)
- Kanai, R., Chaieb, L., Antal, A., Walsh, V., & Paulus, W. (2008). Frequency-dependent electrical stimulation of the visual cortex. *Current Biology*, 18(23), 1839–1843. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.10.027>
- Kar, K. (2015). Commentary: On the possible role of stimulation duration for after-effects of transcranial alternating current stimulation. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2015.00148>
- Kar, K., & Krekelberg, B. (2012). Transcranial electrical stimulation over visual cortex evokes phosphenes with a retinal origin. *Journal of Neurophysiology*, 108(8), 2173–2178. <https://doi.org/10.1152/jn.00505.2012>
- Karakaş, S. (2020). A review of theta oscillation and its functional correlates. *International Journal of Psychophysiology*, 157, 82–99. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2020.04.008>
- Kasten, F. H., Dowsett, J., & Hermann, C. S. (2016). Sustained aftereffect of α -tACS lasts up to 70 min after stimulation. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00245>

- Kasten, F. H., Duecker, K., Maack, M. C., Meiser, A., & Herrmann, C. S. (2019). Integrating electric field modeling and neuroimaging to explain inter-individual variability of tACS effects. *Nature Communications*, 10(1), 5427. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13417-6>
- Kasten, F. H., & Herrmann, C. S. (2019). Recovering brain dynamics during concurrent tACS-M/EEG: An overview of analysis approaches and their methodological and interpretational pitfalls. *Brain Topography*, 32(6), 1013–1019. <https://doi.org/10.1007/s10548-019-00727-7>
- Kasten, F. H., & Herrmann, C. S. (2022). The hidden brain-state dynamics of tACS aftereffects. *NeuroImage*, 264, 119713. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2022.119713>
- Kastner, S., Pinsk, M. A., De Weerd, P., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron*, 22(4), 751–761. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)80734-5](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)80734-5)
- Kastner, S., & Ungerleider, L. G. (2001). The neural basis of biased competition in human visual cortex. *Neuropsychologia*, 39(12), 1263–1276. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(01\)00116-6](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(01)00116-6)
- Keil, A., Debener, S., Gratton, G., Junghöfer, M., Kappenman, E. S., Luck, S. J., Luu, P., Miller, G. A., & Yee, C. M. (2014). Committee report: Publication guidelines and recommendations for studies using electroencephalography and magnetoencephalography. *Psychophysiology*, 51(1), 1–21. <https://doi.org/10.1111/psyp.12147>
- Keitel, C., Keitel, A., Benwell, C. S. Y., Daube, C., Thut, G., & Gross, J. (2019). Stimulus-driven brain rhythms within the alpha band: The attentional-modulation conundrum. *The Journal of Neuroscience*, 39(16), 3119–3129. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1633-18.2019>
- Keller, A. S., Payne, L., & Sekuler, R. (2017). Characterizing the roles of alpha and theta oscillations in multisensory attention. *Neuropsychologia*, 99, 48–63. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.02.021>
- 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>
- Kerzel, D., & Cong, S. H. (2021). Attentional templates are sharpened through differential signal enhancement, not differential allocation of attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 33(4), 594–610. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01677
- Kim, D.-W., & Im, C.-H. (2018). EEG spectral analysis. In C.-H. Im (Ed.), *Computational EEG analysis* (pp. 35–53). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-0908-3_3

- Kleinert, M.-L., Szymanski, C., & Müller, V. (2017). Frequency-unspecific effects of θ -tACS related to a visuospatial working memory task. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00367>
- Klemen, J., & Chambers, C. D. (2012). Current perspectives and methods in studying neural mechanisms of multisensory interactions. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(1), 111–133. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.04.015>
- 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>
- Klink, K., Paßmann, S., Kasten, F. H., & Peter, J. (2020). The modulation of cognitive performance with transcranial alternating current stimulation: A systematic review of frequency-specific effects. *Brain Sciences*, 10(12), 932. <https://doi.org/10.3390/brainsci10120932>
- Klířová, M., Voráčková, V., Horáček, J., Mohr, P., Jonáš, J., Dudysová, D. U., Kostýlková, L., Fayette, D., Krejčová, L., Baumann, S., Laskov, O., & Novák, T. (2021). Modulating inhibitory control processes using individualized high definition theta transcranial alternating current stimulation (HD θ -tACS) of the anterior cingulate and medial prefrontal cortex. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 15. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2021.611507>
- Krause, M. R., Vieira, P. G., Csorba, B. A., Pilly, P. K., & Pack, C. C. (2019). Transcranial alternating current stimulation entrains single-neuron activity in the primate brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(12), 5747–5755. <https://doi.org/10.1073/pnas.1815958116>
- Krause, M. R., Vieira, P. G., Thivierge, J.-P., & Pack, C. C. (2022). Brain stimulation competes with ongoing oscillations for control of spike timing in the primate brain. *PLOS Biology*, 20(5), e3001650. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001650>
- Kronberg, G., & Bikson, M. (2012). Electrode assembly design for transcranial direct current stimulation: A FEM modeling study. *2012 Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society*, 891–895. <https://doi.org/10.1109/EMBC.2012.6346075>
- Lachter, J., Forster, K. I., & Ruthruff, E. (2004). Forty-five years after Broadbent (1958): Still no identification without attention. *Psychological Review*, 111(4), 880–913. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.111.4.880>
- Lafon, B., Henin, S., Huang, Y., Friedman, D., Melloni, L., Thesen, T., Doyle, W., Buzsáki, G., Devinsky, O., Parra, L. C., & A. Liu, A. (2017). Low frequency transcranial electrical stimulation does not entrain sleep rhythms measured by human intracranial recordings. *Nature Communications*, 8(1), 1199. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01045-x>

- Lage-Castellanos, A., De Martino, F., Ghose, G. M., Gulban, O. F., & Moerel, M. (2023). Selective attention sharpens population receptive fields in human auditory cortex. *Cerebral Cortex*, 33(9), 5395–5408. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhac427>
- Lavie, N. (1995). Perceptual load as a necessary condition for selective attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21(3), 451–468. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.21.3.451>
- Lavie, N., & Tsal, Y. (1994). Perceptual load as a major determinant of the locus of selection in visual attention. *Perception & Psychophysics*, 56(2), 183–197. <https://doi.org/10.3758/BF03213897>
- Lee, C.-C., & Middlebrooks, J. C. (2011). Auditory cortex spatial sensitivity sharpens during task performance. *Nature Neuroscience*, 14(1), 108–114. <https://doi.org/10.1038/nn.2713>
- Lee, K.-H., Williams, L. M., Breakspear, M., & Gordon, E. (2003). Synchronous gamma activity: A review and contribution to an integrative neuroscience model of schizophrenia. *Brain Research Reviews*, 41(1), 57–78. [https://doi.org/10.1016/S0165-0173\(02\)00220-5](https://doi.org/10.1016/S0165-0173(02)00220-5)
- Lee, T. L., Lee, H., & Kang, N. (2023). A meta-analysis showing improved cognitive performance in healthy young adults with transcranial alternating current stimulation. *Npj Science of Learning*, 8(1), 1–20. <https://doi.org/10.1038/s41539-022-00152-9>
- Lehr, A., Henneberg, N., Nigam, T., Paulus, W., & Antal, A. (2019). Modulation of conflict processing by theta-range tACS over the dorsolateral prefrontal cortex. *Neural Plasticity*, 2019(1), 6747049. <https://doi.org/10.1155/2019/6747049>
- Lennie, P. (2003). The cost of cortical computation. *Current Biology*, 13(6), 493–497. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(03\)00135-0](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00135-0)
- Lev-Ari, T., Beeri, H., & Gutfreund, Y. (2022). The ecological view of selective attention. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 16. <https://doi.org/10.3389/fnint.2022.856207>
- Li, L. M., Uehara, K., & Hanakawa, T. (2015). The contribution of interindividual factors to variability of response in transcranial direct current stimulation studies. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fncel.2015.00181>
- Lieury, A., & Léger, L. (2020). Chapitre 4. L'attention. In *Introduction à la psychologie cognitive. 2e édition.* (pp. 85–98). Dunod. <https://doi.org/10.3917/dunod.lieur.2020.02>
- Liu, A., Vöröslakos, M., Kronberg, G., Henin, S., Krause, M. R., Huang, Y., Opitz, A., Mehta, A., Pack, C. C., Krekelberg, B., Berényi, A., Parra, L. C., Melloni, L., Devinsky, O., & Buzsáki, G. (2018). Immediate neurophysiological effects of transcranial electrical stimulation. *Nature Communications*, 9(1), 5092. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07233-7>
- Livingstone, A. C., Christie, G. J., Wright, R. D., & McDonald, J. J. (2017). Signal enhancement, not active suppression, follows the contingent capture of visual attention. *Journal of*

- Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 43(2), 219–224.
<https://doi.org/10.1037/xhp0000339>
- Lu, Z.-L., & Doshier, B. A. (1998). External noise distinguishes attention mechanisms. *Vision Research*, 38(9), 1183–1198. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(97\)00273-3](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(97)00273-3)
- Luck, S. J. (2014). *An introduction to the event-related potential technique. Second edition*. MIT Press.
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994). Spatial filtering during visual search: Evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20(5), 1000–1014. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.20.5.1000>
- Macaluso, E. (2010). Orienting of spatial attention and the interplay between the senses. *Cortex*, 46(3), 282–297. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2009.05.010>
- Macaluso, E., & Doricchi, F. (2013). Attention and predictions: Control of spatial attention beyond the endogenous-exogenous dichotomy. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00685>
- Maier, A., & Tsuchiya, N. (2021). Growing evidence for separate neural mechanisms for attention and consciousness. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 83(2), 558–576. <https://doi.org/10.3758/s13414-020-02146-4>
- Mansouri, F. A., Tanaka, K., & Buckley, M. J. (2009). Conflict-induced behavioural adjustment: A clue to the executive functions of the prefrontal cortex. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(2), 141–152. <https://doi.org/10.1038/nrn2538>
- Mansouri, F., Dunlop, K., Giacobbe, P., Downar, J., & Zariffa, J. (2017). A fast EEG forecasting algorithm for phase-locked transcranial electrical stimulation of the human brain. *Frontiers in Neuroscience*, 11, 401. <https://doi.org/10.3389/fnins.2017.00401>
- Mansouri, F., Shanbour, A., Mazza, F., Fettes, P., Zariffa, J., & Downar, J. (2019). Effect of theta transcranial alternating current stimulation and phase-locked transcranial pulsed current stimulation on learning and cognitive control. *Frontiers in Neuroscience*, 13. <https://doi.org/10.3389/fnins.2019.01181>
- Markram, H., Lübke, J., Frotscher, M., & Sakmann, B. (1997). Regulation of synaptic efficacy by coincidence of postsynaptic APs and EPSPs. *Science*, 275(5297), 213–215. <https://doi.org/10.1126/science.275.5297.213>
- Martínez-Pérez, V., Tortajada, M., Palmero, L. B., Campoy, G., & Fuentes, L. J. (2022). Effects of transcranial alternating current stimulation over right-DLPFC on vigilance tasks depend on the arousal level. *Scientific Reports*, 12(1), 547. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-04607-8>

- Martín-Loeches, M., Barceló, F., & Rubia, F. J. (1997). Sources and topography of supramodal effects of spatial attention in ERP. *Brain Topography*, 10(1), 9–22. <https://doi.org/10.1023/A:1022254822290>
- 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>
- McKewen, M., Cooper, P. S., Wong, A. S. W., Michie, P. T., Sauseng, P., & Karayanidis, F. (2020). Task-switching costs have distinct phase-locked and nonphase-locked EEG power effects. *Psychophysiology*, 57(5), e13533. <https://doi.org/10.1111/psyp.13533>
- McLoughlin, G., Gyurkovics, M., Palmer, J., & Makeig, S. (2022). Midfrontal theta activity in psychiatric illness: An index of cognitive vulnerabilities across disorders. *Biological Psychiatry*, 91(2), 173–182. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2021.08.020>
- Meiron, O., & Lavidor, M. (2014). Prefrontal oscillatory stimulation modulates access to cognitive control references in retrospective metacognitive commentary. *Clinical Neurophysiology*, 125(1), 77–82. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2013.06.013>
- Menon, V., & D’Esposito, M. (2022). The role of PFC networks in cognitive control and executive function. *Neuropsychopharmacology*, 47(1), 90–103. <https://doi.org/10.1038/s41386-021-01152-w>
- Michel, R., Dugué, L., & Busch, N. A. (2022). Distinct contributions of alpha and theta rhythms to perceptual and attentional sampling. *European Journal of Neuroscience*, 55(11–12), 3025–3039. <https://doi.org/10.1111/ejn.15154>
- Michelini, G., Salmastyan, G., Vera, J. D., & Lenartowicz, A. (2022). Event-related brain oscillations in attention-deficit/hyperactivity disorder (ADHD): A systematic review and meta-analysis. *International Journal of Psychophysiology*, 174, 29–42. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2022.01.014>
- Minhas, P., Datta, A., & Bikson, M. (2011). Cutaneous perception during tDCS: Role of electrode shape and sponge salinity. *Clinical Neurophysiology: Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, 122(4), 637–638. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2010.09.023>
- Miniussi, C., Harris, J. A., & Ruzzoli, M. (2013). Modelling non-invasive brain stimulation in cognitive neuroscience. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 37(8), 1702–1712. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.06.014>
- Miranda, P. C., Lomarev, M., & Hallett, M. (2006). Modeling the current distribution during transcranial direct current stimulation. *Clinical Neurophysiology*, 117(7), 1623–1629. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.04.009>

- Mitchell, D. J., McNaughton, N., Flanagan, D., & Kirk, I. J. (2008). Frontal-midline theta from the perspective of hippocampal “theta”. *Progress in Neurobiology*, 86(3), 156–185. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2008.09.005>
- Moehler, T., & Fiehler, K. (2018). Effects of central and peripheral cueing on perceptual and saccade performance. *Vision Research*, 143, 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2017.12.002>
- Moerel, D., Rich, A. N., & Woolgar, A. (2021). *Selective attention and decision-making have separable neural bases in space and time*. <https://doi.org/10.1101/2021.02.28.433294>
- Moliadze, V., Atalay, D., Antal, A., & Paulus, W. (2012). Close to threshold transcranial electrical stimulation preferentially activates inhibitory networks before switching to excitation with higher intensities. *Brain Stimulation*, 5(4), 505–511. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2011.11.004>
- Moran, J., & Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, 229(4715), 782–784. <https://doi.org/10.1126/science.4023713>
- Müller, M. M., & Giabbiconi, C.-M. (2008). Attention in sense of touch. In M. Grunwald (Ed.), *Human Haptic Perception: Basics and Applications* (pp. 199–206). Birkhäuser Basel. https://doi.org/10.1007/978-3-7643-7612-3_15
- Murphy, J. W., Foxe, J. J., & Molholm, S. (2016). Neuro-oscillatory mechanisms of intersensory selective attention and task switching in school-aged children, adolescents and young adults. *Developmental Science*, 19(3), 469–487. <https://doi.org/10.1111/desc.12316>
- Nakayama, K., & Mackeben, M. (1989). Sustained and transient components of focal visual attention. *Vision Research*, 29(11), 1631–1647. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(89\)90144-2](https://doi.org/10.1016/0042-6989(89)90144-2)
- Nasr, K., Haslacher, D., Dayan, E., Censor, N., Cohen, L. G., & Soekadar, S. R. (2022). Breaking the boundaries of interacting with the human brain using adaptive closed-loop stimulation. *Progress in Neurobiology*, 216, 102311. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2022.102311>
- Neubauer, A. C., Wammerl, M., Benedek, M., Jauk, E., & Jaušovec, N. (2017). The influence of transcranial alternating current stimulation (tACS) on fluid intelligence: An fMRI study. *Personality and Individual Differences*, 118, 50–55. <https://doi.org/10.1016/j.paid.2017.04.016>
- Neuling, T., Rach, S., & Herrmann, C. S. (2013). Orchestrating neuronal networks: Sustained after-effects of transcranial alternating current stimulation depend upon brain states. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00161>
- Nitsche, M. A., & Paulus, W. (2000). Excitability changes induced in the human motor cortex by weak transcranial direct current stimulation. *The Journal of Physiology*, 527(Pt 3), 633–639. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.2000.t01-1-00633.x>

- Noonan, M. P., Adamian, N., Pike, A., Printzlaw, F., Crittenden, B. M., & Stokes, M. G. (2016). Distinct mechanisms for distractor suppression and target facilitation. *The Journal of Neuroscience*, 36(6), 1797–1807. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2133-15.2016>
- Noonan, M. P., Crittenden, B. M., Jensen, O., & Stokes, M. G. (2018). Selective inhibition of distracting input. *Behavioural Brain Research*, 355, 36–47. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2017.10.010>
- Nosofsky, R. M., & Hu, M. (2023). Category structure and region-specific selective attention. *Memory & Cognition*, 51(4), 915–929. <https://doi.org/10.3758/s13421-022-01365-4>
- Noury, N., Hipp, J. F., & Siegel, M. (2016). Physiological processes non-linearly affect electrophysiological recordings during transcranial electric stimulation. *NeuroImage*, 140, 99–109. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.03.065>
- Noyce, A. L., Kwas, J. A. C., & Shinn-Cunningham, B. G. (2023). Defining attention from an auditory perspective. *Wiley Interdisciplinary Reviews. Cognitive Science*, 14(1), e1610. <https://doi.org/10.1002/wcs.1610>
- Núñez, A., & Buño, W. (2021). The theta rhythm of the hippocampus: From neuronal and circuit mechanisms to behavior. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 15. <https://doi.org/10.3389/fncel.2021.649262>
- Oberauer, K. (2019). Working memory and attention – A conceptual analysis and review. *Journal of Cognition*, 2(1), 36. <https://doi.org/10.5334/joc.58>
- Olivers, C. N. L., & Roelfsema, P. R. (2020). Attention for action in visual working memory. *Cortex*, 131, 179–194. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2020.07.011>
- Ollman, R. (1966). Fast guesses in choice reaction time. *Psychonomic Science*, 6(4), 155–156. <https://doi.org/10.3758/BF03328004>
- Onoda, K., Kawagoe, T., Zheng, H., & Yamaguchi, S. (2017). Theta band transcranial alternating current stimulations modulates network behavior of dorsal anterior cingulate cortex. *Scientific Reports*, 7(1), 3607. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03859-7>
- Opitz, A., Paulus, W., Will, S., Antunes, A., & Thielscher, A. (2015). Determinants of the electric field during transcranial direct current stimulation. *NeuroImage*, 109, 140–150. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.01.033>
- Ozen, S., Sirota, A., Belluscio, M. A., Anastassiou, C. A., Stark, E., Koch, C., & Buzsáki, G. (2010). Transcranial electric stimulation entrains cortical neuronal populations in rats. *The Journal of Neuroscience*, 30(34), 11476–11485. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5252-09.2010>
- Pahor, A., & Jaušovec, N. (2014). The effects of theta transcranial alternating current stimulation (tACS) on fluid intelligence. *International Journal of Psychophysiology*, 93(3), 322–331. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2014.06.015>

- Pahor, A., & Jaušovec, N. (2018). The effects of theta and gamma tACS on working memory and electrophysiology. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00651>
- Paluch, K., Jurewicz, K., & Wróbel, A. (2021). Beyond difference in reaction time: understanding neuronal activity during the preparatory period of the decision process. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 33(2), 263–278. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01648
- Pashler, H. (1994). Overlapping mental operations in serial performance with preview. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 47(1), 161–191. <https://doi.org/10.1080/14640749408401148>
- Paulus, W. (2010). On the difficulties of separating retinal from cortical origins of phosphenes when using transcranial alternating current stimulation (tACS). *Clinical Neurophysiology*, 121(7), 987–991. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2010.01.029>
- Paulus, W. (2011). Transcranial electrical stimulation (tES – tDCS; tRNS, tACS) methods. *Neuropsychological Rehabilitation*, 21(5), 602–617. <https://doi.org/10.1080/09602011.2011.557292>
- Paus, T. (2001). Primate anterior cingulate cortex: Where motor control, drive and cognition interface. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(6), 417–424. <https://doi.org/10.1038/35077500>
- Pavlov, Y. G., & Kotchoubey, B. (2022). Oscillatory brain activity and maintenance of verbal and visual working memory: A systematic review. *Psychophysiology*, 59(5), e13735. <https://doi.org/10.1111/psyp.13735>
- Petersen, S. E., & Posner, M. I. (2012). The attention system of the human brain: 20 years after. *Annual Review of Neuroscience*, 35(1), 73–89. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-062111-150525>
- 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>
- Phillips, J. M., Vinck, M., Everling, S., & Womelsdorf, T. (2014). A long-range fronto-parietal 5- to 10-Hz network predicts “top-down” controlled guidance in a task-switch paradigm. *Cerebral Cortex*, 24(8), 1996–2008. <https://doi.org/10.1093/cercor/bht050>
- Piantoni, G., Romeijn, N., Gomez-Herrero, G., Van Der Werf, Y. D., & Van Someren, E. J. W. (2017). Alpha power predicts persistence of bistable perception. *Scientific Reports*, 7(1), 5208. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05610-8>
- Polanía, R., Nitsche, M. A., Korman, C., Batsikadze, G., & Paulus, W. (2012). The importance of timing in segregated theta phase-coupling for cognitive performance. *Current Biology*, 22(14), 1314–1318. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.05.021>

- Polanía, R., Nitsche, M. A., & Ruff, C. C. (2018). Studying and modifying brain function with non-invasive brain stimulation. *Nature Neuroscience*, 21(2), 174–187. <https://doi.org/10.1038/s41593-017-0054-4>
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32(1), 3–25. <https://doi.org/10.1080/00335558008248231>
- Posner, M. I., & Cohen, Y. (1984). Components of visual orienting. In H. Bouma & D. G. Bouwhuis (Eds.), *Attention and Performance X: Control of Language Processes* (pp. 531–556). Lawrence Erlbaum Associates.
- Posner, M. I., & Petersen, S. E. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience*, 13, 25–42. <https://doi.org/10.1146/annurev.ne.13.030190.000325>
- Posner, M. I., Rothbart, M. K., & Rueda, M. R. (2013). Developing attention and self-regulation in infancy and childhood. In *Neural Circuit Development and Function in the Brain* (pp. 395–411). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397267-5.00059-5>
- Prinzmetal, W., Nwachuku, I., Bodanski, L., Blumenfeld, L., & Shimizu, N. (1997). The phenomenology of attention. *Consciousness and Cognition*, 6(2), 372–412. <https://doi.org/10.1006/ccog.1997.0313>
- Priori, A. (2003). Brain polarization in humans: A reappraisal of an old tool for prolonged non-invasive modulation of brain excitability. *Clinical Neurophysiology*, 114(4), 589–595. [https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(02\)00437-6](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(02)00437-6)
- Proctor, R. W., & Vu, K.-P. L. (2023a). Individual and group differences in attention. In R. W. Proctor & K.-P. L. Vu, *Attention: Selection and control in human information processing*. (pp. 309–342). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/0000317-011>
- Proctor, R. W., & Vu, K.-P. L. (2023b). Information processing and the study of attention. In R. W. Proctor & K.-P. L. Vu, *Attention: Selection and control in human information processing*. (pp. 29–60). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/0000317-002>
- Proctor, R. W., & Vu, K.-P. L. (2023c). Orienting and inhibiting attention. In R. W. Proctor & K.-P. L. Vu, *Attention: Selection and control in human information processing*. (pp. 95–130). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/0000317-004>
- Proctor, R. W., & Vu, K.-P. L. (2023d). Selective attention in audition and vision. In R. W. Proctor & K.-P. L. Vu, *Attention: Selection and control in human information processing*. (pp. 61–94). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/0000317-003>
- Radman, T., Su, Y., An, J. H., Parra, L. C., & Bikson, M. (2007). Spike timing amplifies the effect of electric fields on neurons: Implications for endogenous field effects. *Journal of Neuroscience*, 27(11), 3030–3036. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0095-07.2007>

- Reato, D., Rahman, A., Bikson, M., & Parra, L. C. (2010). Low-intensity electrical stimulation affects network dynamics by modulating population rate and spike timing. *The Journal of Neuroscience*, 30(45), 15067–15079. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2059-10.2010>
- Reinhart, R. M. G. (2017). Disruption and rescue of interareal theta phase coupling and adaptive behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(43), 11542–11547. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710257114>
- Remington, R. W., Folk, C. L., & Mclean, J. P. (2001). Contingent attentional capture or delayed allocation of attention? *Perception & Psychophysics*, 63(2), 298–307. <https://doi.org/10.3758/BF03194470>
- Ridding, M. C., & Ziemann, U. (2010). Determinants of the induction of cortical plasticity by non-invasive brain stimulation in healthy subjects. *The Journal of Physiology*, 588(13), 2291–2304. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.190314>
- Riddle, J., & Frohlich, F. (2021). Targeting neural oscillations with transcranial alternating current stimulation. *Brain Research*, 1765, 147491. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2021.147491>
- Riddle, J., McPherson, T., Atkins, A. K., Walker, C. P., Ahn, S., & Frohlich, F. (2020). Brain-derived neurotrophic factor (BDNF) polymorphism may influence the efficacy of tACS to modulate neural oscillations. *Brain Stimulation: Basic, Translational, and Clinical Research in Neuromodulation*, 13(4), 998–999. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2020.04.012>
- Riddle, J., Scimeca, J. M., Cellier, D., Dhanani, S., & D’Esposito, M. (2020). Causal evidence for a role of theta and alpha oscillations in the control of working memory. *Current Biology*, 30(9), 1748–1754.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.02.065>
- Rihs, T. A., Michel, C. M., & Thut, G. (2007). Mechanisms of selective inhibition in visual spatial attention are indexed by α -band EEG synchronization. *European Journal of Neuroscience*, 25(2), 603–610. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05278.x>
- Rolls, E. T. (2019). Taste and smell processing in the brain. In *Handbook of Clinical Neurology* (Vol. 164, pp. 97–118). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63855-7.00007-1>
- Romei, V., Thut, G., & Silvanto, J. (2016). Information-based approaches of noninvasive transcranial brain stimulation. *Trends in Neurosciences*, 39(11), 782–795. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2016.09.001>
- Rostami, R., Kazemi, R., Mozaffarinejad, F., Nasiri, Z., Rostami, M., L.Hadipour, A., & Sadeghihassanabadi, F. (2020). 6 Hz transcranial alternating current stimulation of mPFC improves sustained attention and modulates alpha phase synchronization and power in dorsal attention network. *Cognitive Neuroscience*, 12(1), 1–13. <https://doi.org/10.1080/17588928.2020.1817881>

- Roux, F., & Uhlhaas, P. J. (2014). Working memory and neural oscillations: Alpha–gamma versus theta–gamma codes for distinct WM information? *Trends in Cognitive Sciences*, 18(1), 16–25. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.10.010>
- Ruff, C. C., & Driver, J. (2006). Attentional preparation for a lateralized visual distractor: behavioral and fMRI evidence. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(4), 522–538. <https://doi.org/10.1162/jocn.2006.18.4.522>
- Ruhnau, P., Neuling, T., Fuscá, M., Herrmann, C. S., Demarchi, G., & Weisz, N. (2016). Eyes wide shut: Transcranial alternating current stimulation drives alpha rhythm in a state dependent manner. *Scientific Reports*, 6(1), 27138. <https://doi.org/10.1038/srep27138>
- Rutkove, S. B. (2007). Introduction to volume conduction. In A. S. Blum & S. B. Rutkove (Eds.), *The Clinical Neurophysiology Primer* (pp. 43–53). Humana Press. https://doi.org/10.1007/978-1-59745-271-7_4
- 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>
- Salari, V., Scholkmann, F., Vimal, R. L. P., Császár, N., Aslani, M., & Bókkon, I. (2017). Phosphenes, retinal discrete dark noise, negative afterimages and retinogeniculate projections: A new explanatory framework based on endogenous ocular luminescence. *Progress in Retinal and Eye Research*, 60, 101–119. <https://doi.org/10.1016/j.preteyeres.2017.07.001>
- Salo, E., Salmela, V., Salmi, J., Numminen, J., & Alho, K. (2017). Brain activity associated with selective attention, divided attention and distraction. *Brain Research*, 1664, 25–36. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2017.03.021>
- Santaracchi, E., Muller, T., Rossi, S., Sarkar, A., Polizzotto, N. R., Rossi, A., & Cohen Kadosh, R. (2016). Individual differences and specificity of prefrontal gamma frequency-tACS on fluid intelligence capabilities. *Cortex*, 75, 33–43. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.11.003>
- Santaracchi, E., Polizzotto, N. R., Godone, M., Giovannelli, F., Feurra, M., Matzen, L., Rossi, A., & Rossi, S. (2013). Frequency-dependent enhancement of fluid intelligence induced by transcranial oscillatory potentials. *Current Biology*, 23(15), 1449–1453. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.06.022>
- Saturnino, G. B., Madsen, K. H., Siebner, H. R., & Thielscher, A. (2017). How to target inter-regional phase synchronization with dual-site Transcranial Alternating Current Stimulation. *NeuroImage*, 163, 68–80. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.09.024>
- Sauseng, P., Griesmayr, B., Freunberger, R., & Klimesch, W. (2010). Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(7), 1015–1022. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.12.006>

- Sauseng, P., & Klimesch, W. (2008). What does phase information of oscillatory brain activity tell us about cognitive processes? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 32(5), 1001–1013. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.03.014>
- Sauseng, P., Klimesch, W., Freunberger, R., Pecherstorfer, T., Hanslmayr, S., & Doppelmayr, M. (2006). Relevance of EEG alpha and theta oscillations during task switching. *Experimental Brain Research*, 170(3), 295–301. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-0211-y>
- Sauseng, P., Klimesch, W., Gruber, W., Doppelmayr, M., Stadler, W., & Schabus, M. (2002). The interplay between theta and alpha oscillations in the human electroencephalogram reflects the transfer of information between memory systems. *Neuroscience Letters*, 324(2), 121–124. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(02\)00225-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(02)00225-2)
- Sauseng, P., Klimesch, W., Schabus, M., & Doppelmayr, M. (2005). Fronto-parietal EEG coherence in theta and upper alpha reflect central executive functions of working memory. *International Journal of Psychophysiology*, 57(2), 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2005.03.018>
- Sauseng, P., Klimesch, W., Stadler, W., Schabus, M., Doppelmayr, M., Hanslmayr, S., Gruber, W. R., & Birbaumer, N. (2005). A shift of visual spatial attention is selectively associated with human EEG alpha activity. *European Journal of Neuroscience*, 22(11), 2917–2926. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.04482.x>
- Schmidt, S. L., Iyengar, A. K., Foulser, A. A., Boyle, M. R., & Fröhlich, F. (2014). Endogenous cortical oscillations constrain neuromodulation by weak electric fields. *Brain Stimulation*, 7(6), 878–889. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2014.07.033>
- Schneider, W., & Shiffrin, R. M. (1977). Controlled and automatic human information processing: I. Detection, search, and attention. *Psychological Review*, 84(1), 1–66. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.84.1.1>
- Schroeder, C. E., & Lakatos, P. (2009). Low-frequency neuronal oscillations as instruments of sensory selection. *Trends in Neurosciences*, 32(1), 9–18. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2008.09.012>
- Schutter, D. J. L. G. (2016). Cutaneous retinal activation and neural entrainment in transcranial alternating current stimulation: A systematic review. *NeuroImage*, 140, 83–88. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.09.067>
- Schutter, D. J. L. G., & Hortensius, R. (2010). Retinal origin of phosphenes to transcranial alternating current stimulation. *Clinical Neurophysiology*, 121(7), 1080–1084. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2009.10.038>
- Schweisfurth, M. A., Schweizer, R., & Treue, S. (2014). Feature-based attentional modulation of orientation perception in somatosensation. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00519>

- Scolari, M., Seidl-Rathkopf, K. N., & Kastner, S. (2015). Functions of the human frontoparietal attention network: Evidence from neuroimaging. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 1, 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2014.08.003>
- Sela, T., Kilim, A., & Lavidor, M. (2012). Transcranial alternating current stimulation increases risk-taking behavior in the balloon analog risk task. *Frontiers in Neuroscience*, 6. <https://doi.org/10.3389/fnins.2012.00022>
- Sellers, K. K., Yu, C., Zhou, Z. C., Stitt, I., Li, Y., Radtke-Schuller, S., Alagapan, S., & Fröhlich, F. (2016). Oscillatory dynamics in the frontoparietal attention network during sustained attention in the ferret. *Cell Reports*, 16(11), 2864–2874. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2016.08.055>
- Shiffrin, R. M., & Schneider, W. (1977). Controlled and automatic human information processing: II. Perceptual learning, automatic attending and a general theory. *Psychological Review*, 84(2), 127–190. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.84.2.127>
- Shinn-Cunningham, B. G. (2008). Object-based auditory and visual attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(5), 182–186. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.02.003>
- Shirehjini, S. N., Shahrabi Farahani, M., Ibrahim, M. K., Salman, H. M., Motevalli, S., & Mohammadi, M. H. (2023). Mechanisms of action of noninvasive brain stimulation with weak non-constant current stimulation approaches. *Iranian Journal of Psychiatry*, 18(1), 72–82. <https://doi.org/10.18502/ijps.v18i1.11415>
- Shomstein, S., & Yantis, S. (2004). Control of attention shifts between vision and audition in human cortex. *The Journal of Neuroscience*, 24(47), 10702–10706. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2939-04.2004>
- Siegel, M., Donner, T. H., & Engel, A. K. (2012). Spectral fingerprints of large-scale neuronal interactions. *Nature Reviews Neuroscience*, 13(2), 121–134. <https://doi.org/10.1038/nrn3137>
- Silvanto, J., Muggleton, N., & Walsh, V. (2008). State-dependency in brain stimulation studies of perception and cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(12), 447–454. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.09.004>
- Simon, D. M., & Wallace, M. T. (2016). Dysfunction of sensory oscillations in autism spectrum disorder. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 68, 848–861. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.07.016>
- Sohlberg, M. M., & Mateer, C. A. (1987). Effectiveness of an attention-training program. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 9(2), 117–130. <https://doi.org/10.1080/01688638708405352>
- Spagna, A., Mackie, M.-A., & Fan, J. (2015). Supramodal executive control of attention. *Frontiers in Psychology*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00065>

- Splittgerber, M., Suwelack, J. H., Kadish, N. E., & Moliadze, V. (2020). The effects of 1 mA tACS and tRNS on children/adolescents and adults: Investigating age and sensitivity to sham stimulation. *Neural Plasticity*, 2020, 1–14. <https://doi.org/10.1155/2020/8896423>
- Stecher, H. I., Notbohm, A., Kasten, F. H., & Herrmann, C. S. (2021). A comparison of closed loop vs. fixed frequency tACS on modulating brain oscillations and visual detection. *Frontiers in Human Neuroscience*, 15, 661432. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2021.661432>
- Strüber, D., Rach, S., Neuling, T., & Herrmann, C. S. (2015). On the possible role of stimulation duration for after-effects of transcranial alternating current stimulation. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fncel.2015.00311>
- Tallon-Baudry, C., & Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Cognitive Sciences*, 3(4), 151–162. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(99\)01299-1](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(99)01299-1)
- Tavakoli, A. V., & Yun, K. (2017). Transcranial alternating current stimulation (tACS) mechanisms and protocols. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 11. <https://doi.org/10.3389/fncel.2017.00214>
- Thielscher, A., Antunes, A., & Saturnino, G. B. (2015). Field modeling for transcranial magnetic stimulation: A useful tool to understand the physiological effects of TMS? *2015 37th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC)*, 222–225. <https://doi.org/10.1109/EMBC.2015.7318340>
- Thut, G., Miniussi, C., & Gross, J. (2012). The functional importance of rhythmic activity in the brain. *Current Biology*, 22(16), R658–R663. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.06.061>
- 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. *The Journal of Neuroscience*, 26(37), 9494–9502. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0875-06.2006>
- Thut, G., Schyns, P. G., & Gross, J. (2011). Entrainment of perceptually relevant brain oscillations by non-invasive rhythmic stimulation of the human brain. *Frontiers in Psychology*, 2. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00170>
- Townsend, J. T., & Ashby, G. F. (1978). Methods of modeling capacity in simple processing systems. In J. N. Castellan & F. Restle (Eds.), *Cognitive Theory* (Vol. 3, pp. 199–239). Lawrence Erlbaum Associates.
- Treisman, A. M. (1960). Contextual cues in selective listening. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 12(4), 242–248. <https://doi.org/10.1080/17470216008416732>
- Treisman, A. M., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 12(1), 97–136. [https://doi.org/10.1016/0010-0285\(80\)90005-5](https://doi.org/10.1016/0010-0285(80)90005-5)

- Treisman, Anne. M. (1964). Selective attention in man. *British Medical Bulletin*, 20(1), 12–16. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.bmb.a070274>
- Turi, Z., Mittner, M., Lehr, A., Bürger, H., Antal, A., & Paulus, W. (2020). θ - γ cross-frequency transcranial alternating current stimulation over the trough impairs cognitive control. *eNeuro*, 7(5). <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0126-20.2020>
- Uhlhaas, P. J., Roux, F., Rodriguez, E., Rotarska-Jagiela, A., & Singer, W. (2010). Neural synchrony and the development of cortical networks. *Trends in Cognitive Sciences*, 14(2), 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.12.002>
- Uhlhaas, P. J., & Singer, W. (2006). Neural synchrony in brain disorders: Relevance for cognitive dysfunctions and pathophysiology. *Neuron*, 52(1), 155–168. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.09.020>
- Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., Reece, J. B., & Campbell, N. A. (2020). *Campbell Biologie*. Pearson ERPI.
- van Diepen, R. M., Foxe, J. J., & Mazaheri, A. (2019). The functional role of alpha-band activity in attentional processing: The current zeitgeist and future outlook. *Current Opinion in Psychology*, 29, 229–238. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2019.03.015>
- 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 Driel, J., Sligte, I. G., Linders, J., Elport, D., & Cohen, M. X. (2015). Frequency band-specific electrical brain stimulation modulates cognitive control processes. *PLOS ONE*, 10(9), e0138984. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138984>
- 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/10.1111/nyas.14304>
- van Noordt, S. J. R., Desjardins, J. A., Gogo, C. E. T., Tekok-Kilic, A., & Segalowitz, S. J. (2017). Cognitive control in the eye of the beholder: Electrocortical theta and alpha modulation during response preparation in a cued saccade task. *NeuroImage*, 145, 82–95. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.09.054>
- van Schouwenburg, M. R., Sligte, I. G., Giffin, M. R., Günther, F., Koster, D., Spronkers, F. S., Vos, A., & Slagter, H. A. (2021). Effects of midfrontal brain stimulation on sustained attention. *Journal of Cognitive Enhancement*, 5(1), 62–72. <https://doi.org/10.1007/s41465-020-00179-z>
- van Veen, V., & Carter, C. S. (2002). The anterior cingulate as a conflict monitor: fMRI and ERP studies. *Physiology & Behavior*, 77(4–5), 477–482. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(02\)00930-7](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(02)00930-7)

- Vanderwal, T., Kelly, C., Eilbott, J., Mayes, L. C., & Castellanos, F. X. (2015). *Inscapes*: A movie paradigm to improve compliance in functional magnetic resonance imaging. *NeuroImage*, 122, 222–232. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.07.069>
- Vandierendonck, A. (2017). A comparison of methods to combine speed and accuracy measures of performance: A rejoinder on the binning procedure. *Behavior Research Methods*, 49(2), 653–673. <https://doi.org/10.3758/s13428-016-0721-5>
- Varela, F., Lachaux, J.-P., Rodriguez, E., & Martinerie, J. (2001). The brainweb: Phase synchronization and large-scale integration. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(4), 229–239. <https://doi.org/10.1038/35067550>
- Venables, N. C., Bernat, E. M., & Sponheim, S. R. (2009). Genetic and Disorder-Specific Aspects of resting state EEG abnormalities in schizophrenia. *Schizophrenia Bulletin*, 35(4), 826–839. <https://doi.org/10.1093/schbul/sbn021>
- Veniero, D., Benwell, C. S. Y., Ahrens, M. M., & Thut, G. (2017). Inconsistent effects of parietal α -tACS on pseudoneglect across two experiments: A failed internal replication. *Frontiers in Psychology*, 8, 952. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00952>
- Veniero, D., Vossen, A., Gross, J., & Thut, G. (2015). Lasting EEG/MEG aftereffects of rhythmic transcranial brain stimulation: Level of control over oscillatory network activity. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fncel.2015.00477>
- Verghese, P. (2001). Visual search and attention: A signal detection theory approach. *Neuron*, 31(4), 523–535. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(01\)00392-0](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(01)00392-0)
- Vieira, P. G., Krause, M. R., & Pack, C. C. (2020). tACS entrains neural activity while somatosensory input is blocked. *PLOS Biology*, 18(10), e3000834. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000834>
- Vogel, E. K., & Luck, S. J. (2000). The visual N1 component as an index of a discrimination process. *Psychophysiology*, 37(2), 190–203. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.3720190>
- von Stein, A., & Sarnthein, J. (2000). Different frequencies for different scales of cortical integration: From local gamma to long range alpha/theta synchronization. *International Journal of Psychophysiology*, 38(3), 301–313. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(00\)00172-0](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(00)00172-0)
- Vöröslakos, M., Takeuchi, Y., Brinyiczki, K., Zombori, T., Oliva, A., Fernández-Ruiz, A., Kozák, G., Kincses, Z. T., Iványi, B., Buzsáki, G., & Berényi, A. (2018). Direct effects of transcranial electric stimulation on brain circuits in rats and humans. *Nature Communications*, 9(1), 483. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-02928-3>
- Vossel, S., Thiel, C. M., & Fink, G. R. (2006). Cue validity modulates the neural correlates of covert endogenous orienting of attention in parietal and frontal cortex. *NeuroImage*, 32(3), 1257–1264. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.05.019>

- Vosskuhl, J., Huster, R. J., & Herrmann, C. S. (2015). Increase in short-term memory capacity induced by down-regulating individual theta frequency via transcranial alternating current stimulation. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00257>
- Vosskuhl, J., Strüber, D., & Herrmann, C. S. (2018). Non-invasive brain stimulation: A paradigm shift in understanding brain oscillations. *Frontiers in Human Neuroscience*, 12. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00211>
- Wagner, T., Eden, U., Rushmore, J., Russo, C. J., Dipietro, L., Fregni, F., Simon, S., Rotman, S., Pitskel, N. B., Ramos-Estebanez, C., Pascual-Leone, A., Grodzinsky, A. J., Zahn, M., & Valero-Cabré, A. (2014). Impact of brain tissue filtering on neurostimulation fields: A modeling study. *NeuroImage*, 85, 1048–1057. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.06.079>
- Wang, W., Viswanathan, S., Lee, T., & Grafton, S. T. (2016). Coupling between theta oscillations and cognitive control network during cross-modal visual and auditory attention: Supramodal vs modality-specific mechanisms. *PLOS ONE*, 11(7), e0158465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158465>
- Wang, X.-J. (2010). Neurophysiological and computational principles of cortical rhythms in cognition. *Physiological Reviews*, 90(3), 1195–1268. <https://doi.org/10.1152/physrev.00035.2008>
- Wang, Y., Hou, P., Li, W., Zhang, M., Zheng, H., & Chen, X. (2022). The influence of different current-intensity transcranial alternating current stimulation on the eyes-open and eyes-closed resting-state electroencephalography. *Frontiers in Human Neuroscience*, 16. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2022.934382>
- Ward, L. M. (1994). Supramodal and modality-specific mechanisms for stimulus-driven shifts of auditory and visual attention. *Canadian Journal of Experimental Psychology / Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, 48(2), 242–259. <https://doi.org/10.1037/1196-1961.48.2.242>
- Ward, L. M. (2003). Synchronous neural oscillations and cognitive processes. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(12), 553–559. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2003.10.012>
- Watson, D. G., & Humphreys, G. W. (1997). Visual marking: Prioritizing selection for new objects by top-down attentional inhibition of old objects. *Psychological Review*, 104(1), 90–122. <https://doi.org/10.1037/0033-295x.104.1.90>
- Wei, J., Zhang, Z., Yao, Z., Ming, D., & Zhou, P. (2021). Modulation of sustained attention by theta-tACS over the lateral and medial frontal cortices. *Neural Plasticity*, 2021(1), 5573471. <https://doi.org/10.1155/2021/5573471>
- Weisz, N., Hartmann, T., Müller, N., Lorenz, I., & Obleser, J. (2011). Alpha rhythms in audition: Cognitive and clinical perspectives. *Frontiers in Psychology*, 2, 73. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00073>

- Wetherill, G. B., & Levitt, H. (1965). Sequential estimation of points on a psychometric function. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology*, 18(1), 1–10. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8317.1965.tb00689.x>
- Wischnewski, M., Alekseichuk, I., & Opitz, A. (2023). Neurocognitive, physiological, and biophysical effects of transcranial alternating current stimulation. *Trends in Cognitive Sciences*, 27(2), 189–205. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2022.11.013>
- Wischnewski, M., Alekseichuk, I., & Schutter, D. J. L. G. (2021). Behavioral and electrocortical effects of transcranial alternating current stimulation during advice-guided decision-making. *Neuroimage: Reports*, 1(4), 100052. <https://doi.org/10.1016/j.ynirp.2021.100052>
- Wischnewski, M., & Compen, B. (2022). Effects of theta transcranial alternating current stimulation (tACS) on exploration and exploitation during uncertain decision-making. *Behavioural Brain Research*, 426, 113840. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2022.113840>
- Wischnewski, M., Engelhardt, M., Salehinejad, M. A., Schutter, D. J. L. G., Kuo, M.-F., & Nitsche, M. A. (2019). NMDA receptor-mediated motor cortex plasticity after 20 Hz transcranial alternating current stimulation. *Cerebral Cortex*, 29(7), 2924–2931. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhy160>
- Wischnewski, M., & Schutter, D. J. L. G. (2017). After-effects of transcranial alternating current stimulation on evoked delta and theta power. *Clinical Neurophysiology*, 128(11), 2227–2232. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2017.08.029>
- Wischnewski, M., Schutter, D. J. L. G., & Nitsche, M. A. (2019). Effects of beta-tACS on corticospinal excitability: A meta-analysis. *Brain Stimulation*, 12(6), 1381–1389. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2019.07.023>
- Wischnewski, M., Zerr, P., & Schutter, D. J. L. G. (2016). Effects of theta transcranial alternating current stimulation over the frontal cortex on reversal learning. *Brain Stimulation*, 9(5), 705–711. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2016.04.011>
- Wolinski, N., Cooper, N. R., Sauseng, P., & Romei, V. (2018). The speed of parietal theta frequency drives visuospatial working memory capacity. *PLOS Biology*, 16(3), e2005348. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005348>
- Womelsdorf, T., Johnston, K., Vinck, M., & Everling, S. (2010). Theta-activity in anterior cingulate cortex predicts task rules and their adjustments following errors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(11), 5248–5253. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906194107>
- Womelsdorf, T., Vinck, M., Leung, L. S., & Everling, S. (2010). Selective theta-synchronization of choice-relevant information subserves goal-directed behavior. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00210>
- Woods, A. J., Antal, A., Bikson, M., Boggio, P. S., Brunoni, A. R., Celnik, P., Cohen, L. G., Fregni, F., Herrmann, C. S., Kappenman, E. S., Knotkova, H., Liebetanz, D., Miniussi,

- C., Miranda, P. C., Paulus, W., Priori, A., Reato, D., Stagg, C., Wenderoth, N., & Nitsche, M. A. (2016). A technical guide to tDCS, and related non-invasive brain stimulation tools. *Clinical Neurophysiology*, 127(2), 1031–1048. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2015.11.012>
- Worden, M. S., Foxe, J. J., Wang, N., & Simpson, G. V. (2000). Anticipatory biasing of visuospatial attention indexed by retinotopically specific α -band electroencephalography increases over occipital cortex. *The Journal of Neuroscience*, 20(6), RC63–RC63. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-06-j0002.2000>
- Wöstmann, M., Maess, B., & Obleser, J. (2021). Orienting auditory attention in time: Lateralized alpha power reflects spatio-temporal filtering. *NeuroImage*, 228, 117711. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117711>
- Wu, L., Liu, T., & Wang, J. (2021). Improving the effect of transcranial alternating current stimulation (tACS): A systematic review. *Frontiers in Human Neuroscience*, 15. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2021.652393>
- Yamaguchi, S., Tsuchiya, H., & Kobayashi, S. (1994). Electroencephalographic activity associated with shifts of visuospatial attention. *Brain*, 117(3), 553–562. <https://doi.org/10.1093/brain/117.3.553>
- Yang, Z., & Mayer, A. R. (2014). An event-related fMRI study of exogenous orienting across vision and audition. *Human Brain Mapping*, 35(3), 964–974. <https://doi.org/10.1002/hbm.22227>
- 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.
- Zaehle, T., Rach, S., & Herrmann, C. S. (2010). Transcranial alternating current stimulation enhances individual alpha activity in human EEG. *PLoS ONE*, 5(11), e13766. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013766>
- Zanto, T. P., Rubens, M. T., Thangavel, A., & Gazzaley, A. (2011). Causal role of the prefrontal cortex in top-down modulation of visual processing and working memory. *Nature Neuroscience*, 14(5), 656–661. <https://doi.org/10.1038/nn.2773>
- Zavala, B., Jang, A., Trotta, M., Lungu, C. I., Brown, P., & Zaghoul, K. A. (2018). Cognitive control involves theta power within trials and beta power across trials in the prefrontal-subthalamic network. *Brain*, 141(12), 3361–3376. <https://doi.org/10.1093/brain/awy266>
- Zavec, Z., Horváth, K., Solymosi, P., Janáček, K., & Nemeth, D. (2020). Frontal-midline theta frequency and probabilistic learning: A transcranial alternating current stimulation study. *Behavioural Brain Research*, 393, 112733. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2020.112733>
- Zhang, D.-W., Moraidis, A., & Klingberg, T. (2022). Individually tuned theta HD-tACS improves spatial performance. *Brain Stimulation*, 15(6), 1439–1447. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2022.10.009>

- Zizlsperger, L., Sauvigny, T., & Haarmeier, T. (2012). Selective attention increases choice certainty in human decision making. *PLOS ONE*, 7(7), e41136.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041136>
- Zumer, J. M., Scheeringa, R., Schoffelen, J.-M., Norris, D. G., & Jensen, O. (2014). Occipital alpha activity during stimulus processing gates the information flow to object-selective cortex. *PLoS Biology*, 12(10), e1001965.