

TESIS DOCTORAL CON MENCIÓN INTERNACIONAL

**BASES NEURALES Y COMPORTAMENTALES DE LA PREPARACIÓN
MEDIANTE RITMOS**

(Neural and behavioural basis of preparation guided by rhythms)

DOCTORANDA

DIANA CUTANDA PÉREZ

DIRECTORES

ÁNGEL CORREA TORRES

DANIEL SANABRIA LUCENA

DEPARTAMENTO DE PSICOLOGÍA EXPERIMENTAL



UNIVERSIDAD DE GRANADA

JUNIO 2017

Editor: Universidad de Granada. Tesis Doctorales
Autora: Diana Cutanda Pérez
ISBN: 978-84-9163-783-7
URI: <http://hdl.handle.net/10481/49715>

Agradecimientos

Escribir unos agradecimientos para una tesis no es sencillo. El proceso ha sido duro y complejo, los años alejada de casa, las peleas conmigo misma, la melancolía y el trabajo, sobretodo mucho trabajo. Soy consciente de que nada de esto habría sido posible sin la participación y la existencia de mucha gente. Gracias a todos, de corazón.

A Ángel, porque tu actitud como profesor del máster me llevó a confiar en ti para dirigir mi tesina. Gracias por haberme convencido de que me quedara cuando terminé, por intentar siempre empatizar cuando las cosas se ponían feas, por animarme cuando no veía el fondo del túnel y por ser un fiel compañero de cervecitas al sol. A Dani, por estar siempre ahí para cualquier urgencia, por haber confiado siempre en que podía hacer las cosas incluso cuando yo las veía imposibles y por la caña que me ha dado, porque tu exigencia me ha ayudado a crecer. Gracias a los dos por guiarme en este viaje y por confiar en mí, gracias por los buenos ratos y también por los malos, porque me han ayudado a valorarme y saber que soy capaz, pero sobretodo, gracias por enseñarme, porque no hay nada más bonito en esta vida que aprender cosas nuevas, y este aprendizaje no habría sido posible sin vosotros.

A mis compañeros, porque de ningún modo habría soportado la distancia sin vosotros. A Tania, por ser la primera en intentar sacarme de mi cascarón. Gracias por escuchar mis dudas y mis miedos y ofrecerme algo de esa paz que parece arrastrar contigo aun a pesar de tu energía. A Bea, nunca olvidaré el día que te conocí después de haber estado temblando durante media hora en la primera reunión de grupo, no creo que seas consciente de lo que tu presencia me ayudó en aquellos primeros días. Gracias por ser una fiel confidente y por compartir mis alegrías como si fueran las tuyas propias. A Manu, por sacar cosas de mí que jamás pensé compartiría con nadie en Granada, por estar siempre al otro lado de la puerta de tu despacho cuando he necesitado desesperadamente olvidarme del mundo con una birra. Gracias por tu actitud y tu cariño, y gracias por esa ternura que siempre nos regalas y que tanto he echado de menos los últimos meses. A Quique, porque *let's be honest*, el frikismo compartido es como un regalo caído del cielo. Gracias por esas conversaciones casi diarias sobre videojuegos y series, pero gracias también por cómo eres. Por escucharme cada vez que he tenido que despotricar sobre mi propia existencia, por ayudarme cada vez que he tenido una pelea con un programa o con la estadística. Creo que hablo en nombre de todos cuando te doy

las gracias por dedicar tu tiempo a que nuestro trabajo saliera adelante, porque todos sabíamos que siempre podíamos contar contigo. A Antonio Barba, por compartir y entender muchos de mis miedos, por esas conversaciones antes de entrar a trabajar que hacían que no me sintiera sola en mis frustraciones. Gracias, sobretodo, por tu sensibilidad.

A mis compañeros de despacho. A Francis, por haberme tratado como una más desde el primer día, por hacerme reír con tus ocurrencias, por tu calidad como persona, y por esos golpes cariñosos que a veces me dabas olvidándote de que soy una canija. A Antonio, porque tu silencio resulta reconfortante, por estar siempre ahí cuando he necesitado ayuda con mi trabajo y por esas sorpresas que a veces nos das cuando te transformas en el alma de la fiesta. A Raúl, por cuidarme las plantas y robarme la mesa. Bromas aparte, gracias por ese pique sano que hemos tenido, por aguantar los lloros de todo el mundo a tu alrededor con una sonrisa y por tu comprensión infinita. Gracias a todos. A los que llegaron después, os deseo toda la suerte del mundo.

A Jenny, por dedicar tu tiempo a enseñarme y por las horas empleadas en ayudarme, que han sido muchas. Gracias por preocuparte por mí, por comprarnos fresas y tartas para sobrevivir durante las horas en el laboratorio y, sobretodo, gracias por haberme devuelto la pasión por la ciencia que un día creí perdida. A Pom, por haber sido mi hermana mayor cuando me sentía perdida tan lejos de casa. Por todas las horas que has gastado en ayudarme sin esperar nada a cambio, por esas conversaciones que me ayudaron tanto a valorarme. Gracias por tu compañía cada mañana con un café y por esos bocadillos de berenjena con queso compartidos. Gracias a las dos, por vuestra profesionalidad pero sobretodo, gracias por vuestra ayuda y vuestra humanidad.

A Lorena, por haber sido mi punto de apoyo durante los primeros años en Granada, por nuestras conversaciones trascendentales y nuestros momentos kafkianos. Gracias por esa conexión que teníamos y que tanto he echado en falta. A Mayte, por tu apoyo incondicional en los momentos críticos y esa ironía que me hacía reírme de las peores situaciones. Gracias por compartir conmigo la comida basura y la salsa de soja. Por supuesto, gracias por ser la mejor canguro de gatos de la historia.

A mis amigos de siempre. A Juankar, porque la vida no sería lo mismo sin mi alma gemela, y porque, entre tú y yo, ya no hacen falta palabras. Porque te necesito y

porque lo que significas para mí es tan grande que cualquier cosa que pueda decirte se queda pequeña. A Jose, por haberme acompañado toda mi vida. Por las batallas infantiles de Power Rangers, las sesiones de espiritismo adolescentes, las carreras de Mario Kart en la juventud y los kilos de patatas fritas viendo Crónicas Marcianas. Gracias porque a tu lado el tiempo no pasa, y siempre seremos esos niños jugando al pollito ciego en el patio de la guardería. Gracias, porque la persona que soy es, en parte, debido a haber crecido contigo y porque sé que siempre estarás caminando a mi lado. Gracias a Txus por el amor que desprendes, por querernos tanto y ser siempre honesto. Gracias por esos ratitos a solas que hemos tenido y que siempre me hacen volver a casa con una sonrisa. Porque todo lo que me inspiras es amor incluso en los momentos malos. Te echo de menos. A Mire, por ser la amiga más fiel que encontraré en mi vida, por cuidarnos y preocuparte por todos y por tu forma de decir las cosas sin rodeos que tantas veces nos hace falta. Gracias por todos esos años bajo el mismo techo y porque tu forma de ser, tan diferente a la mía, me abre los ojos cuando los tengo cerrados. A Guillermo, porque pasó de ser el intruso silencioso al silencio necesario, porque tu actitud me ayuda a calmarme cuando estoy tensa. Por esos ratitos de sofá y tele por las tardes y esas risas que nos hemos echado por los motivos más absurdos. A Alba, por ser una constante en mi vida sin importar la distancia y el tiempo. Por convertirte en mi hermana, por seguir llamándome cuando he pasado de todo, insistiendo cuando he querido desaparecer y por ser la única que me ha entendido cuando he sufrido lo indecible por un *ship*. Viva la SwanQueen! Gracias a todos, porque a pesar de la distancia, a pesar del poco esfuerzo que he puesto en seguir en contacto, siempre estáis ahí. Porque sois mi familia y lo seréis siempre, y porque os quiero más de lo que jamás podré expresar con palabras.

A mi familia. A mi madre, por todo. Por el esfuerzo que has hecho durante años para que no me faltara de nada, por estar ahí cuando he necesitado saber si era peligroso tomarme dos ibuprofenos o cual era la receta de las alcachofas con limón. Porque siempre has puesto mis necesidades por delante incluso a costa de las tuyas propias. Por asumir mis responsabilidades cuando yo no lo he hecho. Por los viajes de ida vuelta que has hecho a Granada, por ayudarme con la burocracia, por confiar en mí aún cuando nadie lo hacía. Por convertirme en la persona que soy y enseñarme esa sensibilidad de la que estoy orgullosa. Por tu sacrificio, porque nada de esto habría sido posible sin ti y porque la última responsable de que lo haya conseguido has sido tú. A mi padre, por ser

una fuente de inspiración permanente en todos los sentidos. Porque gracias a ti no sólo quiero que mi trabajo sea bueno, sino que también quiero ser mejor persona, hacer un mundo mejor. Gracias por esas charlas en la naturaleza, por tus intentos de ponerme en perspectiva. Gracias por subirme al coche y arrastrarme de vuelta a Granada cuando quise rendirme, por dormir en el coche y esperarme en la puerta de clase al día siguiente. Gracias por confiar ciegamente en mi capacidad y gracias por transmitirme ese espíritu de lucha. Sin un padre como tú probablemente mis miedos habrían ganado esta partida. A Ricardo, por tu apoyo silencioso, por tu eterna implicación en mi bienestar. Gracias, porque no conozco a nadie capaz de querer en el modo en que tu lo haces. Por aparecer en mi vida y por quedarte, porque tu presencia cambió mi vida. Gracias por quererme como a una hija y por educarme, por ayudarme con los deberes de matemáticas en el colegio y por tu eterna paciencia. Si tuviera que elegir un segundo padre otra vez, te elegiría mil veces.

A Nandy y a Govi, porque siempre seréis mi familia, porque la persona que soy es hija y hermana, porque habéis respetado mi distancia sin dejar de quererme. Gracias Nandy por curar mis heridas cuando me he caído de un árbol, gracias por contarme cuentos totalmente inverosímiles antes de dormir y por quererme tanto. Govi, gracias por siempre acceder a cazar ranas conmigo en la charca incluso cuando no te apetecía, por siempre defender a tu hermana pequeña, por tu ternura. Gracias a los dos porque os quiero, simplemente porque os quiero, como hija y como hermana.

A Marc, por existir. Porque sin darme cuenta te convertiste en la persona más importante de mi vida y porque sé que, pase lo que pase, siempre nos vamos a tener el uno al otro.

A Agnieszka, por haber sido mi apoyo desde el primer momento. Por haber estado conmigo cuando tuve que aprender a vivir lejos de casa y por haber estado conmigo cuando he sentido todo estaba perdido. Las palabras sobran para darte las gracias porque, al fin y al cabo, palabras es todo lo que hemos tenido durante años. No puedo imaginar cómo habría logrado esto sin ti, sin la rutina de tu compañía lejana. Gracias por quererme como soy.

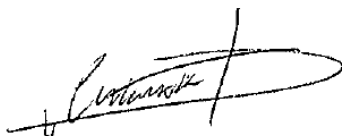
Gracias, gracias a todos.

Los estudios presentados en esta tesis han sido financiados a través de una beca del Programa Nacional de Formación de Profesorado Universitario (FPU) del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte.

La doctoranda, Diana Cutanda Pérez, y los directores de la tesis, Ángel Correa Torres y Daniel Sanabria Lucena, garantizamos, al firmar esta tesis doctoral, que el trabajo ha sido realizado por el doctorando bajo la dirección de los directores de tesis y hasta donde nuestro conocimiento alcanza, en la realización del trabajo, se han respetado los derechos de otros autores a ser citados, cuando se han utilizado sus resultados o publicaciones.

Granada, 15 de Junio de 2017

Doctorando

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Diana Cutanda Pérez', with a large, sweeping flourish at the end.

Fdo. Diana Cutanda Pérez

Directores de la tesis

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Ángel Correa Torres', with a large, stylized initial 'A'.

Fdo. Ángel Correa Torres

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Daniel Sanabria Lucena', with a large, stylized initial 'D'.

Fdo. Daniel Sanabria Lucena

Índice de contenidos

| | |
|---|-----------|
| Índice de figuras | 14 |
| CAPÍTULO I. General Abstract | 19 |
| CAPÍTULO II. Introducción..... | 27 |
| 2.1. Sincronización rítmica: características y beneficios comportamentales..... | 32 |
| 2.2. Efectos de sincronización a estímulos visuales y auditivos..... | 34 |
| 2.3 Mecanismos explicativos de la sincronización. | 36 |
| 2.3.1. <i>La Teoría de la Atención Dinámica.</i> | 37 |
| 2.3.2. <i>Sincronización de las oscilaciones neurales.</i> | 39 |
| 2.5 Bases neurales de la sincronización..... | 41 |
| 2.5.1 <i>Indicadores electrofisiológicos.</i> | 41 |
| 2.5.2. <i>Evidencias neuroanatómicas.</i> | 44 |
| 2.6 El papel de la atención en la sincronización. | 46 |
| CAPÍTULO III. Objetivos..... | 55 |
| Serie experimental I. Sincronización inducida por ritmos durante la realización concurrente de tareas de memoria de trabajo en modalidad auditiva..... | 57 |
| Serie experimental II. Doble tarea y manipulación paramétrica de la anisocronía: estudio de las diferencias en modalidad sensorial y del papel de la atención en los procesos de sincronización. | 59 |
| Serie experimental III. Evidencia electrofisiológica de la influencia de una tarea secundaria de memoria de trabajo sobre la sincronización a ritmos auditivos. | 61 |
| Serie experimental IV. El efecto de sincronización rítmica no se ve afectado por la inclusión de una tarea secundaria de golpeteo sincrónico que implica sincronización motora. | 62 |
| CAPÍTULO IV. Auditory temporal preparation induced by rhythmic cues during concurrent auditory working memory tasks..... | 65 |
| Abstract..... | 67 |

| | |
|--|------------|
| Introduction..... | 68 |
| Experiment 1..... | 70 |
| <i>Method</i> | 71 |
| <i>Results</i> | 74 |
| <i>Discussion</i> | 76 |
| Experiment 2..... | 78 |
| <i>Method</i> | 78 |
| <i>Results</i> | 80 |
| <i>Discussion</i> | 81 |
| General discussion..... | 82 |
| CAPÍTULO V. Cognitive entrainment to isochronous rhythms is independent of both sensory modality and top-down attention..... | 87 |
| Abstract..... | 89 |
| Introduction..... | 90 |
| Method..... | 92 |
| Results | 97 |
| Discussion..... | 100 |
| CAPÍTULO VI. Electrophysiological evidence of the influence of a secondary working memory task on the rhythmic entrainment..... | 105 |
| Introduction..... | 107 |
| Method..... | 108 |
| Results | 111 |
| Discussion..... | 113 |
| CAPÍTULO VII. The rhythmic entrainment is resistant to the inclusion of a sensorymotor synchronization task as a secondary task | 117 |
| Introduction..... | 119 |
| Method..... | 120 |
| Results | 123 |

| | |
|---|------------|
| Discussion..... | 125 |
| CAPÍTULO VIII. Discusión general..... | 127 |
| 8.1. Resumen de los resultados | 129 |
| 8.2 Conclusiones | 132 |
| 8.2.1. <i>Sincronización a ritmos visuales.....</i> | 132 |
| 8.2.2. <i>Independencia de la sincronización de la atención endógena</i> | 134 |
| 8.2.3. <i>La sincronización rítmica como un mecanismo básico de predicción.....</i> | 136 |
| CAPÍTULO IX. GENERAL CONCLUSIONS..... | 141 |
| Referencias bibliográficas | 145 |

Índice de figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. Resultados obtenidos por Jones y colaboradores (Experimento 2), donde se muestra la proporción de respuestas correctas tras cada uno de los intervalos críticos (1085, 1185, 1200, 1215 y 1315 ms). Figura tomada de Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2..... | 33 |
| Figura 2. Ilustración esquemática de las oscilaciones atencionales en presencia de una secuencia isócrona externa. Figura tomada de Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002..... | 38 |
| Figura 3. Sincronización de las oscilaciones neurales (A) con una secuencia isócrona externa (B). La aparición de los primeros estímulos da lugar a un reseteo de fase después del cual se produce la sincronización neural. Figura tomada de Calderone, Lakatos, Butler, & Castellanos, 2014. | 40 |
| Figura 4. Resultados obtenidos por De la Rosa y colaboradores, donde se muestra un efecto de tarea (tiempos de reacción más lentos en condiciones de doble tarea que en tarea simple) y un efecto de sincronización (tiempos de reacción más rápidos tras secuencias isócronas que anisócronas). El efecto de sincronización no se vio afectado por la introducción de una tarea secundaria. Figura tomada de De la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012..... | 51 |
| Figure 5. Schematic representation of events in a trial of Experiment 1. In the irregular condition the duration of each interval (150, 350, 550, 750 and 950 ms) was randomly presented..... | 73 |
| Figure 6. Mean RTs in temporal preparation task as a function of rhythm (irregular, regular, no-rhythm) and memory load (high, low) conditions in Experiment 1. Error bars represent the standard error of the mean..... | 75 |
| Figure 7. Mean accuracy (correct proportion) in the working memory task as a function of rhythm (irregular, regular, no-rhythm) and memory load (high, low) conditions in Experiment 1. Error bars represent the standard error of the mean. | 76 |

| | |
|--|-----|
| Figure 8. Mean RTs in temporal preparation task as a function of Rhythm (irregular, regular) and Memory load (high, low) conditions in Experiment 2. Error bars represent the standard error of the mean. | 80 |
| Figure 9. Mean accuracy (correct proportion) in the working memory task as a function of rhythm (irregular, regular, non-rhythm) and memory load (high, low) conditions in Experiment 2. Error bars represent the standard error of the mean. | 81 |
| Figure 10. Schematic representation of events in Experiment 3 with examples of three of the seven anisochrony conditions. | 95 |
| Figure 11. Mean reaction times (RT) as a function of the anisochrony (0, 10, 20, 50, 100, 150 and 200 ms) and modality (auditory and visual) in Experiment 3. Shaded area indicates the entrainment window where no significant differences were shown between anisochrony conditions. Vertical bars represent 95% confidence intervals. | 97 |
| Table 1. Corrected p-values and effect size, as expressed by Cohen's d for each comparison between anisochrony conditions in Experiment 3. The significant differences appear highlighted in bold. | 98 |
| Figure 12. Mean reaction times (RT) as a function of the anisochrony (0, 10, 20, 50, 100, 150 and 200 ms), modality (auditory and visual) and memory load (0-back and 2-back) in Experiment 4. Vertical bars represent 95% confidence intervals. | 99 |
| Table 2. Corrected p-values and size effect, as expressed by Cohen's d for each comparison between anisochrony conditions in Experiment 4. The significant differences appear highlighted in bold. | 99 |
| Figure 13. Grand average topographic scalp distribution of the P3 as a function of the entrainment condition (A: isochronous, B: anisochronous). | 110 |
| Figure 14. Electrode sites include in the analysis of the P3 potential. | 111 |
| Figure 15. Mean reaction times (RT) as a function of entrainment (isochronous, anisochronous) and memory load (0-back, 2-back). Error bars represent the standard error of the mean. | 112 |

Figure 16. Mean amplitude voltages (μV) over time in a representative electrode (54) as a function of the entrainment (isochronous and anisochronous) and memory load conditions (0-back and 2-back). 113

Figure 17. Schematic representation of events on a trial for all three sections (S = synchronization, C = continuation and C+E = continuation+entrainment) in the isochronous entrainment condition. 122

Figure 18. Mean reaction times (RT) as a function of entrainment rhythm (isochronous and anisochronous) and task (single: entrainment task and dual: entrainment + SMS task). Error bars represent the standard error of the mean. 123

Figure 19. Mean asynchrony as a function of entrainment rhythm (isochronous and anisochronous) and section (S = synchronization, C = continuation and C+E = continuation+entrainment). Error bars represent the standard error of the mean..... 124

Figure 20. CV as a function of entrainment rhythm (isochronous and anisochronous) and section (S = synchronization, C = continuation and C+E = continuation+entrainment). Error bars represent the standard error of the mean..... 124

Figure 21. SD of asynchrony as a function of of entrainment rhythm (isochronous and anisochronous) and section (S = synchronization, C = continuation and C+E = continuation+entrainment). Error bars represent the standard error of the mean..... 125

CAPÍTULO I. General Abstract

Temporal regularities present in our environment allow us not only to synchronize our movements to an external rhythm but also to generate temporal expectations about when a relevant event is going to occur (Nobre, Correa, & Coull, 2007). This synchronization, known as rhythmic entrainment, results in behavioural benefits in response to the events matching the temporal structure of the sequences, such as an enhancement of the reaction times (RT; Correa & Nobre, 2008; Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011; Sanabria & Correa, 2013), time judgment (Barnes & Jones, 2000) or pitch judgment accuracy (Jones, Moynihan, McKenzie, & Puente, 2002). While several studies have suggested that this process is independent of top-down attention (Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011; Triviño et al., 2011; Correa et al., 2014), to our knowledge, only two of them have focused directly on the role of attention in the rhythmic entrainment, showing contradictory results (De la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012; Schwartz, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2011).

The aim of the present thesis is to investigate whether top-down attentional processes are involved in the rhythmic entrainment and, moreover, to account for the role of the rhythmic entrainment as a basic process in a general predictive system. De la Rosa and colleagues (De la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012) conducted an experiment under the dual-task paradigm in order to study the resistance of rhythmic entrainment to the concurrent performance of a secondary working memory task. According to the dual-task paradigm, the inclusion of a secondary would result in an impairment of performance in the primary task if both tasks compete for common limited resources (Logan, 1978, 1979).

De la Rosa and colleagues (2012, Experiment 2) presented auditory isochronous (the interval between the stimuli was always the same) and anisochronous sequences (the interval between the stimuli was randomly distributed). The task of the participants was to respond as fast as possible to a target presented after these sequences. An adaptation of the Sternberg WM task (Sternberg, 1966) had to be performed concurrently with the rhythmic entrainment task. They asked participants to remember a series of either six different letters (high-load condition) or only one letter presented six times (low-load condition) that were visually presented at the beginning of every trial. Finally, after the target onset, a random letter appeared on the screen and participants had to respond whether or not this letter was among the ones presented at the beginning of the trial.

Results of De la Rosa et al. (2012) study showed that the entrainment effect (faster RT after isochronous than after anisochronous sequences) was not affected by the inclusion of the secondary task. These results suggest an independence of the rhythmic entrainment from top-down attentional processes. However, it has been suggested that the competition for cognitive resources is reduced when two tasks are presented in different sensory modality (Wickens, 1980, 1984).

In the Experimental Series I of the present thesis we wanted to address the issue of the sensory modality of the two competing tasks by presenting the secondary working memory task within the same modality as the rhythmic entrainment task. In Experiment 1, we adapted the task designed by De la Rosa et al. (2012) by presenting both, the Sternberg type WM task and the rhythmic entrainment task, auditorily. Results showed that the rhythmic entrainment was resistant to the inclusion of a secondary task. However, there was not a significant main effect of the memory load on the RTs, since participants were equally faster regardless of the memory load condition and thus, it could be that the secondary task was not demanding enough to produce an interference in the rhythmic entrainment. To address this issue, in Experiment 2, we used an n-back task instead of the Sternberg type task used in the Experiment 1.

It has been shown that tasks requiring memory updating of the information (e.g., n-back task) interfere in the temporal processing of intervals, while tasks requiring only maintenance of the information (e.g. Sternberg type) do not show this interference (Rammsayer & Ulrich, 2011). Moreover, memory updating has been proposed as an executive process (Miyake et al., 2000; Salmon et al., 1996). With this manipulation, results of Experiment 2 showed a significant main effect of the memory load, this is, slower RTs to the targets. However, this effect was presented only globally, since the difference in RT between the isochronous and anisochronous conditions remained the same regardless of the memory load. To sum up, these results showed that isochronous sequences can result in rhythmic entrainment regardless of the concurrent performance of a demanding secondary task presented within the same modality, suggesting, thus, that rhythmic entrainment is independent of top-down attention.

The Experimental Series II was designed under the assumption that the involvement of top-down attention in rhythmic entrainment might be gradual, since it has been suggested that the automaticity of cognitive processes might be seen from a

continuum instead of from a dichotomic perspective (MacLeod & Dunbar, 1988; Capizzi, Sanabria, & Correa, 2012). In Experiments 3-4, we manipulated the anisochrony of the sequences, resulting in different sequences ranging from smaller to larger deviations of the isochrony (0, 10, 20, 50, 100, 150, and 200 ms). This manipulation not only gave us the opportunity to study the gradation of the automaticity in the rhythmic entrainment, but also to observe a behavioural pattern of the rhythmic entrainment.

In Experiment 3, we decided to use the manipulation of synchrony described above to test if the pattern of the auditory rhythmic entrainment was different to the pattern observed after presenting visual sequences. Although auditory temporal processing has shown an advantage over visual processing (Glenberg & Jona, 1991; Repp & Penel, 2002; Guttman, Gilroy, & Blake, 2005; Welch, Dutton Hurt, & Warren, 1986) it remains unclear whether this advantage could be extended to the rhythmic entrainment. With the purpose to clarify this issue, we presented the sequences in both auditory and visual conditions.

Results of Experiment 3 showed an entrainment window in which participants were equally faster after isochronous sequences and also after smaller deviations of this isochrony (10, 20 and 50 ms deviations), suggesting that anisochronous sequences can also result in rhythmic entrainment to some extent. Moreover, the RTs were gradually slower as the deviations from the isochrony increased, showing a behavioural benefit of the sequences after the entrainment window when compared with larger deviations (i.e., faster RTs at the 100 ms condition than at the 200 ms). Importantly, no differences were found between the auditory and visual conditions.

In Experiment 4, we included a n-back task that participants had to perform concurrently with the task described in Experiment 3. Once again, the entrainment effect was resistant to the inclusion of this task and the behavioural pattern in response to the target remained the same for both, auditory and visual modalities. Taking together, the results of Experiments 3-4 suggest that the rhythmic entrainment constitutes a flexible process and that its effect does not depend on the modality in which the sequences are presented. Finally, the lack of interference of the secondary task points to a complete independence between rhythmic entrainment and top-down attention.

In the Experimental Series III, we went a step further to test role of attention in the rhythmic entrainment by including the recording of event-related potentials (ERPs) to study the phenomenon at hand. This study was of particular interest, since, as far as we know, the only study that suggests that rhythmic entrainment is dependent of top-down attention found an enhancement of the P3 component when deviant tones were presented within isochronous sequences compared to when the deviant tones were presented within anisochronous sequences. Importantly, this enhancement was only found when participants were explicitly instructed to attend to the stimuli (Schwartz, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2011).

In Experiment 5, we used the same task as in the Experiment 2 of this thesis, this is, two conditions for the rhythmic entrainment task (isochronous and anisochronous) and the inclusion of a n-back task as a secondary task with different memory loads (0-back and 2-back). Contrary to the results showed by Schwartz and colleagues (2011) we found an enhancement of the P3 component to the targets presented after anisochronous sequences regardless of the memory load condition, moreover, the amplitude of the P3 also showed significant differences between modalities in the working memory task (larger amplitude in the 2-back condition). The enhancement of the P3 component when unexpected or novel stimuli are detected (novelty P3, NP3; Friedman, Cycowicz, & Gaeta, 2001) can explain both, the enhancement after anisochronous sequences in RT tasks and the enhancement after the detection of deviants in isochronous sequences. Results of the Experiment 5 suggest, once again, that top-down attention is not necessary for the isochronous sequences to produce rhythmic entrainment.

Up to this point, we have studied the automaticity of the rhythmic entrainment with manipulations of working memory tasks and of the entrainment sequences in both, behavioural and electroencephalographic studies. However, it could be argued that the resources necessary to perform working memory tasks are hardly related to the rhythmic entrainment. In the Experimental Series IV (Experiment 6), we addressed this issue by including a sensorymotor synchronization task as a secondary task. This task is of particular interest, since both, rhythmic entrainment and sensorymotor synchronization require a very similar temporal and auditory processing. Moreover, it has been shown that both kind of tasks result in the activation of the same neural areas (see Grahn, 2012, for a review about the neural areas related to rhythmic entrainment; for a meta-analysis

on the neural areas related to sensorymotor synchronization see Witt, Meyenard, & Laird, 2008).

In Experiment 6 we asked participants to synchronize their tapping to an exogenous sequence and to keep tapping to that rhythm after the sequence had finished. Finally, the entrainment sequence (isochronous or anisochronous) was presented before the target onset. Participants were asked to keep tapping to the previous rhythm and to ignore the entrainment sequence. Results showed that the presentation of the entrainment sequence did not interfere with the tapping rhythm, suggesting that participants were successfully ignoring it. More importantly, the entrainment effect was not affected by the concurrent performance of a secondary sensorymotor synchronization task.

Taking together, the results reported in this thesis suggest an independence of the rhythmic entrainment from top-down attention. Moreover, its resistance to the influence of secondary tasks has proven to be highly consistent, no matter the manipulation of the secondary task or the entrainment sequence. In the light of this outcome, we suggest that the rhythmic entrainment is not only a highly flexible and automatic process that works by default in the presence of sufficiently regular stimuli, but that it constitutes a basic cognitive process that directs attention towards relevant moments in time as a mechanism of selective attention, resulting in a more efficient processing of the environment. In conclusion, rhythmic entrainment would constitute an automatic basic process crucial for the predictive system to properly generate temporal predictions.

CAPÍTULO II. Introducción

Las luces del patio de butacas se apagan. En el centro del escenario el director alza la batuta y apenas unos instantes después una orquesta compuesta por decenas de músicos comienza a tocar. Instrumentos de aire, cuerda, percusión, todos con sus propias partituras. Una orquesta compuesta de individuos que tocan su instrumento en solitario pero, sin embargo, lo que llega a los oídos del público es una única pieza musical.

Si alguna vez se ha planteado cómo se convierten esas decenas de melodías individuales en una única pieza llena de matices, la respuesta es clara: se debe a la sincronización, es decir, al modo en que cada uno de estos músicos es capaz de sincronizar sus movimientos al tocar su instrumento con los movimientos del director de orquesta y con la melodía de sus compañeros. Es posible que el lector se plantee ahora que lo que hay detrás de esa melodía es mucho más que la simple capacidad de sincronizarse. El trabajo duro, el talento quizás. Y sí, eso también sería cierto. Sin embargo, por muy buenos que sean los músicos tocando sus propios instrumentos, el resultado final sería desastroso si cada uno siguiera su propio tempo. Si aún duda de este razonamiento, quizás debería acercarse a un concierto de rock de adolescentes y comprobar en qué se convierte una canción cuando el batería y el guitarrista no están sincronizados. Por supuesto, el siguiente argumento del lector podría ser que la sincronización de los músicos de la orquesta es producto de los años de práctica, lo que explicaría por qué nuestra banda de rock no parece dar una nota en su sitio. En este caso el lector tendría razón, pero solo parcialmente.

La habilidad para sincronizarse es común a todos los seres humanos, es más, se ha visto cómo bebés de apenas dos meses de edad son capaces de sincronizar el ritmo al que chupan el chupete con un ritmo externo (Bobin-Bègue, Provasi, Marks, & Pouthas, 2006). Con tan solo cinco meses ya son capaces de producir movimientos rítmicos espontáneos en respuesta a la música (Zentner & Eerola, 2010), y a los cuatro años no sólo pueden sincronizar su movimiento con estos ritmos externos, sino que también son capaces de anticipar los cambios en el ritmo y ajustar su propio tempo (Provasi & Bobin-Bègue, 2003). Así pues, no parece que los años de práctica sean un requisito para esta habilidad, es más, parece que la sincronización es innata, casi podríamos decir que es automática, pero ¿podemos asegurar esta automaticidad? Antes de contestar a la pregunta vamos a desarrollar un poco más las implicaciones de la sincronización.

Trasladémonos desde el patio de butacas dónde estábamos escuchando a nuestra orquesta y sentémonos ahora en las gradas de un recinto de atletismo. Los corredores se preparan para los 100 metros lisos, colocan sus pies en los tacos de salida y esperan a que la cuenta atrás les indique el comienzo de la carrera. En este punto, voy a pedir al lector un último ejercicio de imaginación y que trate de visualizar cómo sería la salida si el pistoletazo no hubiera sido precedido por una cuenta atrás. Estará de acuerdo conmigo en que los corredores saldrían a destiempo, unos se anticiparían, otros seguramente saldrían tarde y, finalmente, la carrera se decidiría por la capacidad reactiva de los corredores y no por su velocidad. Pero, ¿cómo se produce la facilitación en la salida que deriva de esta cuenta atrás? Seguramente ya imagine la respuesta: la sincronización, una vez más. En este caso, sin embargo, existe un matiz que la diferencia de la sincronización puramente motora de la que veníamos hablando, y es que nuestros corredores, de algún modo, han usado esta cuenta atrás a modo de pista temporal para predecir cuándo va a tener lugar el pistoletazo de salida. Esta habilidad para anticipar eventos relevantes empleando pistas temporales es lo que se conoce como *preparación temporal* (Nobre, Correa, & Coull, 2007). Cuando la habilidad para hacer estas predicciones se basa en la regularidad temporal de los estímulos externos, se llama *sincronización rítmica*.

Retomemos la cuestión que hemos formulado apenas unas líneas atrás, ¿podemos asegurar la automaticidad del proceso de sincronización? Los procesos automáticos son aquellos que no requieren de la participación de los recursos cognitivos limitados (Hasher & Zacks, 1979; Kahneman, 1973; Lewis, 1979). Sin embargo, esta definición parece excesivamente simple de cara a su estudio. Algunas definiciones del concepto apuntan a que los procesos automáticos son aquellos capaces de producirse sin la necesidad de atención explícita por parte del sujeto (Schneider & Shiffrin, 1977; Schneider & Chein, 2003). En base a esta última definición, la pregunta que deberíamos plantearnos debiera ser, quizás, si la sincronización rítmica requiere de una atención explícita a los estímulos externos. Esta idea da pie a una disociación en el posible papel de la atención en cualquier tipo de proceso cognitivo. Por un lado, tendríamos los procesos atencionales que vienen guiados por las expectativas o metas generadas de forma endógena por los sujetos. Por otro, podemos hablar de aquellos procesos que vienen guiados únicamente por los estímulos externos. A estos procesos se les conoce respectivamente como procesos atencionales endógenos o arriba-abajo y procesos

atencionales exógenos o abajo-arriba, respectivamente (Desimone & Duncan, 1995; Treisman & Gelade, 1980).

La disociación entre procesos endógenos y exógenos dentro de un contexto predictivo obliga a hacer mención al fenómeno conocido como *codificación predictiva* (*predictive coding*), un modelo que explica la percepción en base a una transmisión arriba-abajo de las predicciones seguida de una propagación abajo-arriba de los errores de predicción. Dicho de otro modo, nuestra percepción del mundo viene determinada por una suerte de concordancia entre las predicciones endógenamente generadas y la información exógena y guiada por los estímulos. Esta concordancia entre predicciones y estímulos externos tiene como consecuencia una disminución en los errores de predicción. Los intentos por lograr dicha concordancia no sólo guían nuestra percepción del mundo (codificación predictiva), sino también nuestra respuesta al mismo, poniendo en marcha procesos de acción cuya meta última es la supresión de estos errores mediante cambios activos de los estímulos externos (*inferencia activa*; Friston 2005, 2009). Con esta idea en mente, la pregunta que podemos plantearnos se aleja de la simplicidad de la primera cuestión respecto a la automaticidad de la sincronización: ¿Cuál es el papel de la sincronización rítmica en la predicción?

Así pues, nos movemos entre dos cuestiones de difícil respuesta. La primera por la simplicidad en la definición, la segunda por su complejidad. Parece necesario, por tanto, aproximarse al fenómeno de estudio desde una perspectiva más pragmática de la que podamos extraer conclusiones a un nivel más extenso con posterioridad. Hemos visto que tanto en la definición de automaticidad como en los modelos de codificación predictiva existen dos conceptos comunes: los procesos endógenos y exógenos. Esta disociación da pie a la pregunta clave de esta tesis: ¿Qué papel juega la atención en la sincronización rítmica? ¿Viene este proceso guiado por las expectativas o por los estímulos? Antes de poder responder a estas preguntas es necesario describir con claridad el proceso de sincronización rítmica. En la siguiente sección vamos a introducirnos en el tema central de esta tesis, describiendo los efectos de esta sincronización.

2.1. Sincronización rítmica: características y beneficios comportamentales

La generación de expectativas temporales puede ser inducida de manera exógena por patrones regulares de estímulos (Nobre, Correa, & Coull, 2007). A la inducción de expectativas temporales derivada de dichos patrones le llamamos sincronización rítmica. Esta sincronización tiene como resultado una serie de beneficios comportamentales. Así, se ha visto que los participantes expuestos a secuencias regulares de estímulos (isócronas) emiten respuestas más rápidas cuando el estímulo objetivo (de ahora en adelante *target*) aparece siguiendo el mismo patrón rítmico que dichas secuencias (Correa & Nobre, 2008; Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011; Sanabria & Correa, 2013), y emiten juicios más exactos respecto a la duración de intervalos cuando el intervalo a juzgar viene precedido por una secuencia isócrona congruente con dicho intervalo (Barnes and Jones, 2000).

El estudio de Jones y colaboradores (Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002) resulta de especial relevancia por mostrar que las secuencias regulares auditivas pueden orientar nuestra atención hacia puntos temporales y que esta sincronización rítmica es persistente en el tiempo. Durante el experimento, los participantes escuchaban secuencias isócronas. Su tarea consistía en comparar el último tono de una secuencia con el primero e indicar si este último era de la misma, mayor o menor frecuencia, al tiempo que trataban de ignorar por completo la secuencia presentada. La manipulación clave de este estudio se dirigía a la duración del *intervalo crítico* (último intervalo previo al tono de comparación), que podía ser la misma que en los intervalos de la secuencia isócrona previa (e.g. 600 ms), coincidiendo por tanto con la estructura temporal de la misma, o podía ser más corto o más largo, dando lugar a cinco intervalos críticos: muy pronto (524 ms), pronto (579 ms), esperado (600 ms), tarde (621 ms) y muy tarde (676 ms). Los resultados mostraron que los participantes eran mucho más exactos juzgando la frecuencia de los tonos cuando el tono de comparación aparecía tras el intervalo esperado que cuando aparecía muy pronto o muy tarde. Para estudiar la persistencia temporal de la sincronización, duplicaron la duración de los intervalos críticos, manteniendo la duración de los intervalos en la secuencia isócrona previa. Los participantes dieron respuestas más exactas respecto a la frecuencia de los tonos en el intervalo crítico con el doble de duración que los intervalos de la secuencia isócrona (1200 ms) (ver Figura 1), indicando una persistencia temporal de la sincronización.

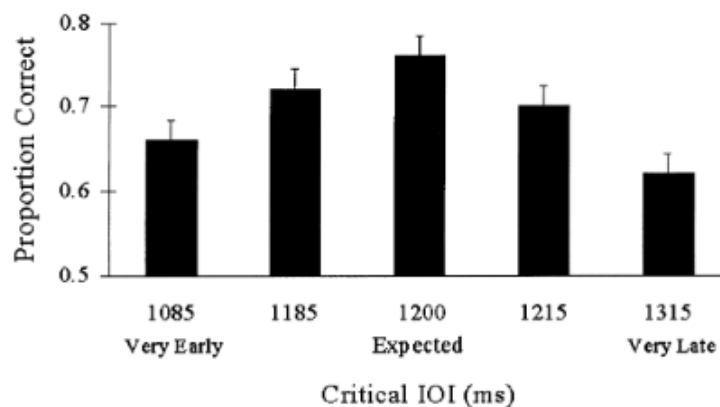


Figura 1. Resultados obtenidos por Jones y colaboradores (Experimento 2), donde se muestra la proporción de respuestas correctas tras cada uno de los intervalos críticos (1085, 1185, 1200, 1215 y 1315 ms). Figura tomada de Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2

Como acabamos de ver, la sincronización rítmica produce beneficios en tareas de discriminación perceptual. A estos resultados se han unido los obtenidos sobre tiempo de reacción en respuesta a un target (Correa & Nobre, 2008; Lange, 2009; Lange, 2010; Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011; Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011; Sanabria & Correa, 2013). En la mayoría de estos estudios se muestra cómo los participantes responden más rápido a los targets presentados en congruencia temporal con la secuencia isócrona previa. Cabe destacar el estudio realizado por Sanabria y colaboradores (Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011), que indica que la sincronización es flexible. Estos autores (Experimento 3) presentaron ritmos isócronos rápidos (intervalos de 450 ms) y lentos (950 ms). La tarea de los participantes consistía en responder lo más rápidamente posible a un target auditivo presentado tras estas secuencias. Este target podía presentarse tras uno de cinco tipos de intervalos (de 200, 400, 900, 1400 y 1600 ms). Los resultados mostraron que los tiempos de reacción eran menores a los targets presentados tras 200 ms cuando el ritmo previo era rápido (450 ms) y tras intervalos de 900 y 1400 ms cuando el ritmo previo era lento (950 ms). Así pues, como estos autores indican, dos secuencias rítmicas distintas daban lugar a una modulación en la facilitación de los tiempos de reacción: mientras que en las secuencias rápidas esta facilitación se producía de forma más temprana y se desvanecía antes, en las secuencias lentas la sincronización era más duradera y se desvanecía más tarde. No sólo eso, las

secuencias lentas dieron lugar a tiempos de reacción más rápidos en dos momentos temporales diferentes (tras intervalos tanto de 900 como de 1400 ms). A la vista de los resultados, estos autores concluyeron que la sincronización produce un beneficio en los tiempos de reacción, y que es el resultado de un mecanismo flexible.

Tomando en consideración lo descrito hasta el momento, podemos decir que la sincronización rítmica es el proceso mediante el cual patrones regulares de estímulos generan expectativas temporales de forma persistente y flexible, dando como resultado beneficios comportamentales entre los que se incluyen mayor velocidad de respuesta y mejor discriminación auditiva y de duración temporal.

2.2. Efectos de sincronización a estímulos visuales y auditivos.

En este punto parece interesante resaltar el hecho de que cuando hablamos de patrones regulares de estímulos no hacemos referencia únicamente a estímulos auditivos. Existen diversos estudios que muestran cómo esta sincronización puede producirse también con el empleo de patrones visuales, dando como resultado una mayor velocidad de respuesta al target (Correa & Nobre, 2008; Doherty, Rao, Mesulam & Nobre, 2005; Rohenkol, Coull & Nobre, 2011). Sin embargo, los estudios de discriminación perceptiva no parecen arrojar los mismos resultados cuando se emplean estímulos visuales. Este es el caso del estudio realizado por Doherty y colaboradores (Doherty, Rao, Mesulam & Nobre, 2005), donde los resultados sí mostraron una disminución en los tiempos de reacción derivado de las expectativas temporales inducidas por el ritmo visual, pero no encontraron efectos de facilitación cuando se pidió a los participantes que detectaran un pequeño punto negro en el target. A estos resultados se unen los estudios que informan de un mejor procesamiento temporal en la modalidad auditiva (Glenberg & Jona, 1991; Repp & Penel, 2002). En esta línea, se ha visto que los participantes emiten respuestas más exactas al comparar diferentes secuencias cuando dichas secuencias son presentadas auditivamente. Sin embargo, cabe destacar que las secuencias visuales presentadas en patrones regulares también muestran efectos de facilitación en comparación con las secuencias visuales presentadas en patrones irregulares (Grahn, 2012).

Los estudios de modalidad cruzada, en los que se emplean estímulos visuales y auditivos de forma concurrente, han mostrado que la presentación de secuencias

visuales distractoras no tiene efecto alguno sobre la percepción temporal de secuencias auditivas, mientras que las secuencias auditivas sí que parecen ejercer un efecto distractor sobre el procesamiento de secuencias visuales. A raíz de estos resultados se ha sugerido una codificación automática de los ritmos visuales a una representación auditiva (Guttman, Gilroy, & Blake, 2005). Estos efectos se enmarcan dentro de un fenómeno conocido como *conducción auditiva* (*auditory driving*; Gebhard & Mowbray, 1959; Knox, 1945; Myers, Cotton, & Hilp, 1981; Recanzone, 2003; Shipley, 1964; Welch, 1999), descrito a raíz de los resultados que muestran que, durante la presentación de una secuencia visual, la inclusión de una secuencia auditiva de diferente tempo genera una percepción errónea de sincronización entra ambas secuencias, produciéndose una percepción de desplazamiento de los estímulos visuales hacia los auditivos.

Hemos visto que los ritmos visuales son capaces de generar efectos de facilitación en la discriminación temporal de secuencias (Grahn, 2012) y en los tiempos de reacción, aunque en este caso los ritmos visuales no parecen beneficiar la discriminación perceptiva de un estímulo (Doherty, Rao, Mesulam & Nobre, 2005). No obstante, estos resultados están en contradicción con los resultados obtenidos por Marchant y Driver (2012). Estos autores llevaron a cabo un experimento en el que las secuencias presentadas estaban compuestas por círculos que aparecían y desaparecían en el mismo lugar, generando un patrón similar al de los estudios auditivos. En este caso, los resultados sí que confirmaron una mejor discriminabilidad perceptiva junto con la clásica facilitación en los tiempos de reacción. La diferencia principal entre estos dos estudios aparentemente contradictorios radica en la forma de presentación de los estímulos. Muchos de los estudios sobre sincronización visual emplean estímulos dinámicos para generar las secuencias rítmicas (e.g., una bola que se mueve a lo largo de la pantalla; Correa & Nobre, 2008; Doherty, Rao, Mesulam & Nobre, 2005; Rohenkol, Coull, & Nobre, 2011). En el caso de Marchant y Driver (2012) los estímulos visuales empleados eran estáticos (el ritmo se establecía por los intervalos de aparición y desaparición del estímulo visual en el mismo punto de la pantalla). Cabría plantearse, por tanto, si el empleo de estímulos estáticos es necesario para que se produzcan efectos de facilitación en la discriminación perceptiva en modalidad visual. Sin embargo, tanto estos resultados como este razonamiento pueden resultar confusos a la luz de la investigación realizada comparando estímulos estáticos y dinámicos. Por un lado, se ha

visto como la sincronización motora (golpeteo rítmico) se beneficia en mayor medida de la presentación estímulos visuales dinámicos que de estímulos estáticos (Hove, Fairhurst, Kotz, & Keller, 2013; Hove & Keller, 2010; Hove, Spivey, & Krumhansl, 2010) y que sus efectos son comparables a los de la presentación de estímulos auditivos fijos (tonos; Gan et al., 2015; Iversen, Patel, Nicodemus, Emmorey, 2015). Por otro lado, se ha visto también que, aunque los estímulos visuales dinámicos facilitan la sincronización motora, esta facilitación no se extiende al dominio de la percepción temporal (comparación de dos secuencias rítmicas; Silva & Castro, 2016). Estos resultados serían contradictorios con los obtenidos por Grahn, 2012 (página 34).

Así pues, el conjunto de resultados respecto al efecto de la modalidad sí que confirma la posibilidad de que se den procesos de sincronización en ritmos visuales, sin embargo, queda por esclarecer hasta qué punto estos efectos son comparables a los efectos en la modalidad auditiva. Con todo lo descrito hasta este punto podemos afirmar, en cualquier caso, que la exposición a estímulos tanto visuales como auditivos presentados en secuencias regulares tiene como resultado un efecto de facilitación al nivel comportamental. Cabe plantearse ahora cuáles son los mecanismos que explicarían el efecto de sincronización.

2.3 Mecanismos explicativos de la sincronización.

Hemos visto que las secuencias regulares de estímulos inducen fuertes expectativas temporales, facilitando respuestas más rápidas y exactas en el momento temporal esperado. Desde el punto de vista teórico existen dos líneas argumentales estrechamente relacionadas que explicarían cómo se produce la sincronización. La primera de ellas es la *Teoría de la Atención Dinámica* (DAT) propuesta por Jones y colaboradores (Jones, 1976, 2004; Jones & Boltz, 1989; Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002; Large & Jones, 1999). Estos autores proponen que las oscilaciones atencionales se sincronizan con las secuencias isócronas, facilitando el procesamiento de los estímulos presentes en la misma. La segunda de estas aproximaciones, estrechamente relacionada con la primera, es la propuesta por Lakatos, Schroeder y colaboradores (Calderone, Lakatos, Butler, & Castellanos, 2014; Lakatos et al., 2005, 2007, 2008, 2009; Schroeder & Lakatos, 2009; Schroeder et al., 2008), que explica la

sincronización rítmica en base a ciclos excitatorios e inhibitorios de las oscilaciones neurales, que se sincronizarían con los estímulos rítmicos.

2.3.1. La Teoría de la Atención Dinámica.

La Teoría de la Atención Dinámica parte de la base de que la atención es un proceso dinámico que actúa a través de fluctuaciones (oscilaciones atencionales), dando lugar a picos atencionales que, cuando ocurren al mismo tiempo que los eventos relevantes, tienen como resultado una mejor ejecución. Según los autores responsables de esta teoría (Jones, 1976, 2004; Jones & Boltz, 1989; Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002; Large & Jones, 1999) estas oscilaciones atencionales siguen un patrón intrínseco que se mantiene por sí solo en ausencia de estimulación externa, sin embargo, cuando se presenta una estimulación en forma de secuencias regulares, dichas oscilaciones se sincronizan con los estímulos externos.

Existe un concepto básico que ayuda a explicar el funcionamiento de la atención dinámica: el *pulso atencional*, descrito como la concentración de energía atencional en cada ciclo de la oscilación (para una revisión ver Henry & Herrmann, 2014). La facilitación derivada de la sincronización rítmica se produciría cuando el estímulo relevante coincide con el pico de dicho pulso atencional. Para poder entender cómo se produce dicho emparejamiento entre los estímulos y los pulsos atencionales hay que describir primero los dos componentes principales de este proceso: el *periodo* (intervalo entre los pulsos atencionales) y la *fase* (intervalo entre el pico del pulso atencional y la aparición del estímulo en la secuencia rítmica externa). Según la Teoría de la Atención Dinámica, cuando se presenta una secuencia regular, los periodos se acoplan a dicha secuencia, de manera que el valor de la fase se reduce a cero, o lo que es lo mismo, haciendo que el pico del pulso atencional coincida en el tiempo con los estímulos externos (ver figura 2).

An Entrainment Model

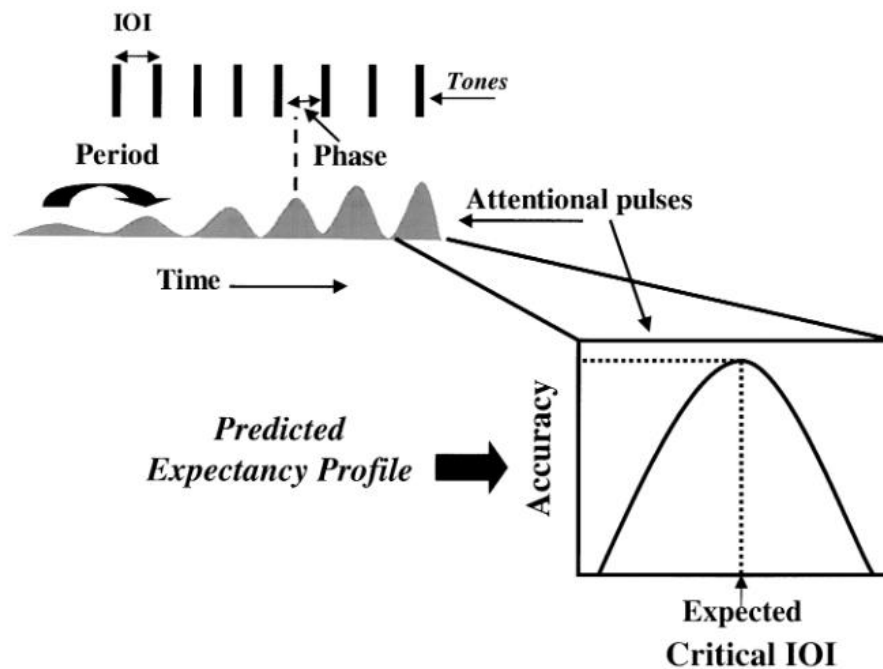


Figura 2. Ilustración esquemática de las oscilaciones atencionales en presencia de una secuencia isócrona externa. Figura tomada de Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002.

Desde este punto de vista, cualquier estímulo que se presente antes del pulso atencional sería percibido como un estímulo temprano en relación al momento temporal en el que se esperaba su aparición; por el contrario, si el estímulo se presenta después de que se haya producido dicho pico, su aparición sería percibida como tardía. Con esto en mente, para estos autores la sincronización rítmica sería el proceso por el cual los periodos y fases oscilatorios realizan un ajuste ante eventos externos que no coinciden con el pico de los pulsos atencionales en una suerte de proceso homeostático, cuya función sería reducir las discrepancias entre los estímulos exógenos y los procesos endógenos.

Una de las evidencias experimentales que parecen apoyar la Teoría de la Atención Dinámica fue proporcionada por estos mismos autores (Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002) en el experimento descrito anteriormente en esta tesis (página 32). En este experimento los participantes realizaban juicios más exactos respecto a la diferencia de tonos cuando el target coincidía temporalmente con la secuencia isócrona previa. Este efecto sería resultado de la coincidencia del pico del pulso atencional con

dicho target. Otro tipo de tareas que se muestran en concordancia con esta aproximación serían las tareas de discriminación temporal. Un ejemplo claro de este tipo de tareas sería la realizada por Barnes y Jones (2000). En este estudio se pedía a los participantes que compararan la duración de dos intervalos presentados tras una secuencia isócrona. Los resultados mostraron que cuando el intervalo estándar (aquel con el que debían comparar el último intervalo) coincidía temporalmente con la secuencia previa, los participantes emitían respuestas más exactas. Según estos autores, esta exactitud sería resultado, una vez más, de un emparejamiento temporal entre el intervalo crítico y el pulso atencional.

A esta aproximación teórica respecto a la sincronización rítmica se ha unido en los últimos años una aproximación que se ha propuesto reflejaría el sustrato neural que se encuentra a la base de dichas oscilaciones atencionales (Bauer et al., 2015; Henry & Herrmann, 2014). A continuación, vamos a profundizar más en la aportación hecha por los estudios de oscilaciones neurales.

2.3.2. Sincronización de las oscilaciones neurales.

Las oscilaciones neurales reflejan las fluctuaciones, normalmente rítmicas, que se producen entre las fases de alta y baja excitabilidad neuronal (Schroeder & Lakatos, 2009). Los estudios con electroencefalograma (EEG) han mostrado que los potenciales evocados que se producen en respuesta a estímulos externos durante las fases de alta excitabilidad neural se ven amplificados en comparación a los potenciales que se observan durante las fases de baja excitabilidad, como consecuencia, se produce una facilitación en la respuesta a estímulos coincidentes con estas fases de alta excitabilidad (Cravo, Rohenkohl, Wyart, & Nobre, 2013; Henry & Herrman, 2014; Henry & Obleser, 2012; Lakatos et al., 2008; Mathewson et al., 2009).

Lo que resulta más interesante, sin embargo, es que se ha visto cómo oscilaciones neurales de baja frecuencia (principalmente en el rango delta-theta, ~ 0.168 Hz, aunque este efecto se ha visto también en rangos alfa, 8612 Hz) se sincronizan con patrones regulares de estímulos (Calderone, Lakatos, Butler, & Castellanos, 2014; Lakatos et al., 2008; Lakatos et al., 2013; Mathewson et al., 2009) del mismo modo que lo harían las oscilaciones atencionales en la Teoría de la Atención Dinámica. La sincronización y coincidencia de las fases de alta excitabilidad con los estímulos rítmicos daría como

resultado respuestas más exactas y tiempos de reacción más rápidos (Lakatos et al., 2008).

El proceso por el que se produce esta sincronización entre oscilaciones neurales y estímulos rítmicos externos daría comienzo desde el momento en el que el primer estímulo saliente es percibido. En este punto, se produciría un reajuste en la fase de las oscilaciones neurales (*phase reset*) en un intento por alinear las fases de alta excitabilidad con dichos estímulos. De este modo, al presentar un segundo estímulo se produciría un segundo reajuste de fase, dotando de ritmo a las oscilaciones y dando como resultado una sincronización de las mismas con la secuencia externa (ver figura 3).

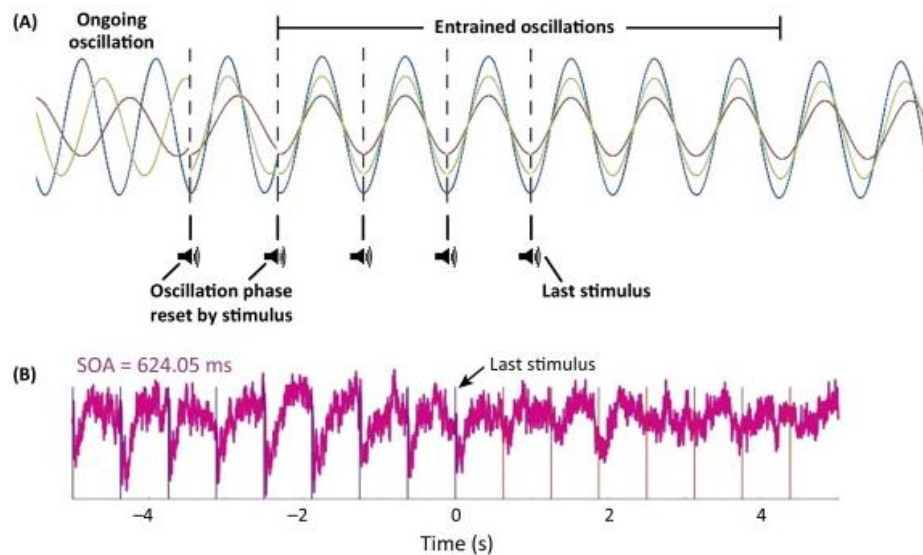


Figura 3. Sincronización de las oscilaciones neurales (A) con una secuencia isócrona externa (B). La aparición de los primeros estímulos da lugar a un reseteo de fase después del cual se produce la sincronización neural. Figura tomada de Calderone, Lakatos, Butler, & Castellanos, 2014.

Esta sincronización puede producirse en respuesta a estímulos tanto auditivos como visuales (Lakatos et al., 2008), más aun, se ha visto que un estímulo visual puede producir reajustes de fase en el cortex auditivo (Thorne, De Vos, Campos Viola, & Devener, 2011). Estos resultados, junto con los múltiples estudios que confirman, no solo la sincronización de las oscilaciones neurales, sino también los efectos de facilitación como consecuencia de este proceso, han llevado a algunos autores a

proponer este fenómeno como un mecanismo de selección atencional (Lakatos et al., 2008). Esta afirmación supone un acercamiento entre esta aproximación y la Teoría de la Atención Dinámica y, aunque no puede probarse que la primera constituya la explicación neural de la segunda, no puede negarse la similitud de ambas aproximaciones.

2.5 Bases neurales de la sincronización.

A continuación vamos a describir los resultados más relevantes en lo que respecta a las bases electrofisiológicas y neuroanatómicas relacionadas con la sincronización. Esto nos ayudará a entender no sólo el funcionamiento de estos procesos sino también la función de los mismos.

2.5.1 Indicadores electrofisiológicos.

Dada la alta resolución temporal que nos ofrecen los métodos electrofisiológicos, los estudios en este campo resultan de especial relevancia para un fenómeno que se mueve en términos de milisegundos como es la sincronización rítmica.

La repetición de estímulos (como en es el caso de las secuencias isócronas) tiene como resultado una predictibilidad creciente. Un estudio que ha analizado los efectos de dicha repetición es el realizado por Costa-Faidella y colaboradores (Costa-Faidella, Baldeweg, Grimm, & Escera, 2011). En este estudio presentaban a los participantes series isócronas y anisócronas de 3, 6 ó 12 tonos. El primer tono de cada serie tenía una frecuencia distinta al último tono de la serie anterior (tono divergente; traducido del inglés, *õdeviantõ*), los tonos subsecuentes se presentaban en la misma frecuencia que este primer tono, de modo que la probabilidad de aparición de los mismos incrementaba con cada presentación. Esta manipulación permite el estudio tanto de los efectos de sincronización temporal (secuencias isócronas y anisócronas) como de probabilidad estimular (tonos estándar y divergentes). De entre los resultados de este estudio, uno de los más consistentes en la literatura es el relacionado con el componente N1 (negatividad que aparece en torno a los 100 ms). En el caso de Costa-Faidella y colaboradores, los resultados en este componente mostraban una disminución en su amplitud que se producía con la repetición únicamente en secuencias isócronas.

La supresión de N1 derivada de la generación exógena de expectativas temporales está en línea con otros resultados obtenidos en diferentes estudios (Correa & Nobre, 2008; Lange, 2009), y su aparición se ha asociado a una reducción en el error de predicción (Baldegweg, 2006). Los resultados obtenidos respecto a N1 también parecen apoyar la idea de que la sincronización es un fenómeno flexible (Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011), dado que la disminución en su amplitud se produce con secuencias de diferentes tempos y, por tanto, no parece venir determinada únicamente por la regularidad en las secuencias, sino que depende de la estructura de la misma y su congruencia con el momento de aparición del target (Sanabria & Correa, 2013).

Algunos autores (Correa & Nobre, 2008) han sugerido que la supresión del N1 podría estar relacionada con el modo en el que se generan las expectativas temporales, siendo resultado de procesos exógenos guiados por la regularidad de las secuencias, en contraste con los estudios que bien no muestran ningún efecto, o bien muestran un aumento de la amplitud en este componente relacionado con las expectativas temporales generadas de forma endógena mediante el uso de pistas simbólicas (e.g. líneas cortas o largas indicando la aparición temprana o tardía del target; Griffin, Miniussi, & Nobre, 2002; Miniussi, Wilding, Coull, & Nobre, 1999). La supresión del N1 generada en función de la duración de intervalos previos (Capizzi, Correa, & Sanabria, 2012) pone en relación este componente con los efectos secuenciales (tiempos de reacción menores cuando un target presentado tras un intervalo corto viene precedido en el ensayo previo por un intervalo también corto; Drazin, 1961; Los and Van Den Heuvel, 2001; Steinborn, Rolke, Bratzke, & Ulrich, 2008; Vallesi and Shallice, 2007). Se ha propuesto que los efectos secuenciales serían resultado de una asociación generada de forma exógena por la secuencia de presentación de los estímulos (Bosse, Jonker, Los, Torre, & Treur; 2007; Los & Van den Heuvel, 2001; Los and Heslenfeld, 2005), lo que supone otro argumento que parece apoyar la idea de una influencia exógena en la actividad de este componente.

Cabe destacar que la supresión en N1 no se limita únicamente a las predicciones temporales, habiéndose observado los mismos resultados ante predicciones en la frecuencia de un tono (Lange, 2009) y ante estímulos auto-generados (predichos) frente a estímulos exógenos (Baess, Jacobsen, & Schröder, 2008; Baess, Horváth, Jacobsen, & Schröger, 2011; Ford et al., 2007; Martikainen, Kaneko, Hari, 2005) o estímulos auto-generados en frecuencias no predichas (Hughes, Desantis, & Waszak, 2013).

En resumen, hemos visto como la supresión de N1 está relacionada no sólo con la generación de expectativas temporales sino también con la generación de otro tipo de predicciones respecto a las propiedades de los estímulos. Estos resultados tomados en su conjunto ponen en relación dicho componente con mecanismos predictivos a un nivel generalizado.

Nótese que hasta este punto no se ha hecho referencia a un aspecto importante de la tarea de Costa-Faidella empleada como ejemplo al comienzo de esta sección: los tonos divergentes. Los estímulos divergentes actúan como violaciones de la regularidad, bien sea por su frecuencia, presentación temporal, duración, etc. (Bendixen, SanMiguel, & Schröder, 2012). Un resultado que se observa con frecuencia en respuesta a estímulos que implican un cambio respecto a la repetición regular previa es lo que se conoce como negatividad de discrepancia (*mismatch negativity*, MMN), una negatividad que ocurre alrededor de los 100-200 ms en áreas fronto-centrales, normalmente acompañada de una positividad posterolateral (para una revisión ver Näätänen, Paavilainen, Rinne, & Alho, 2007; Winkler, 2007). Es el caso del estudio descrito con anterioridad (Costa-Faidella, Baldeweg, Grimm, & Escera, 2011), donde los análisis mostraron una mayor negatividad asociada a los tonos divergentes presentados en condiciones de predictibilidad temporal.

La detección y procesamiento de los estímulos divergentes genera un patrón de potenciales evocados que comienza con la aparición de la MMN y suele ser seguida de un aumento en la positividad en torno a los 300 ms (P3). Son varios los estudios que han encontrado un aumento en P3 cuando estos tonos divergentes se presentan en secuencias isócronas en comparación a cuando son presentados en secuencias anisócronas (Schmidt-Kassow, Schubotz, & Kotz, 2009; Schwartz, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2012). Estos resultados estarían en línea con los estudios en torno al NP3 (*novelty* P3), un aumento en la amplitud del P3 relacionado con la detección de estímulos inesperados y novedosos. Se ha propuesto que este patrón (MMN-NP3) responde a una transmisión de la información hacia áreas frontales derivada de la MMN, cuya función sería la de incrementar la disponibilidad en consciencia de esta información respecto al estímulo inesperado y, como consecuencia, aumentar el control comportamental hacia dicho estímulo (Friedman, Cycowicz, & Gaeta, 2001). Así, se ha propuesto que el NP3 no sería únicamente un indicador de distractibilidad, sino que estaría relacionado con la reorientación atencional hacia dichos

estímulos (SanMiguel et al., 2009). En esta línea, se ha visto cómo es necesaria una intensidad mínima del estímulo distractor para que el NP3 se produzca una vez detectada la MMN (Gaeta, Friedman, Ritter, & Cheng, 2001). Estos resultados ponen de manifiesto, no sólo una disociación entre la MMN y el NP3, sino que el NP3 indicaría una orientación involuntaria de la atención hacia los estímulos distractores, mientras que la MMN no (Friedman et al., 2001). Esta interpretación se apoya también en estudios que miden la respuesta del sistema nervioso autónomo en respuesta a estímulos distractores. Cuando estos estímulos tienen suficiente intensidad resultan en cambios en la conducción eléctrica cutánea. Estos estudios han encontrado una MMN independiente de la aparición o no de dichos cambios en la conducción, por otro lado, el aumento de actividad en NP3 se producía únicamente cuando los estímulos distractores daban lugar a cambios en la conductancia (Lyytinen, Blomberg, & Näätänen, 1992).

Como conclusión a este apartado, podemos hablar de tres tipos de actividad electroencefalográfica que se observan de forma consistente en la literatura sobre sincronización rítmica: 1) el componente N1, relacionado con un sistema de predicción general consecuencia de una disminución en el error de predicción; 2) la MMN, que actuaría como un mecanismo de comparación estimular y que se produciría ante cualquier tipo de estímulos divergentes independientemente de su intensidad; y 3) el P3 (o NP3), indicador de un cambio en la orientación de la atención hacia estímulos distractores o novedosos de suficiente intensidad.

2.5.2. Evidencias neuroanatómicas.

Los estudios mediante el uso de métodos de neuroimagen sobre sincronización rítmica muestran de manera consistente una relación estrecha entre estos procesos y áreas motoras, es más, estos efectos se extienden a tareas de percepción y producción de ritmos así como de discriminación temporal (Coull & Nobre, 2008; Dreher, Koechlin, Ali, & Grafman, 2002; Grahn & Brett, 2007; Sakai et. al., 2000; para una revisión sobre los estudios de neuroimagen en la sincronización rítmica ver Grahn, 2012). La red corticoestriatal, que conecta áreas motoras y sensoriales de la corteza con el cuerpo estriado (caudado y putamen) y que incluye entre sus funciones la ejecución y la planificación motora, ha sido asociada a la percepción temporal (Buhusi & Meck, 2005; Mauk & Buonomano, 2004; Meck, Penney, & Pouthas, 2008). Más concretamente, se

ha visto cómo ganglios basales, corteza premotora y área motora suplementaria muestran mayor actividad durante la percepción del ritmo (Chen, Zatorre, & Penhune, 2006; Grahn & Brett, 2007; Grahn & Rowe, 2009). Sus funciones, sin embargo, parecen extenderse también a la sincronización rítmica. En este sentido, se ha visto que la actividad en los ganglios basales va acompañada de efectos de facilitación inducidos por secuencias isócronas en tareas de discriminación temporal (Geiser, Notter, & Gabrieli, 2012), discriminación tonal (Grahn & Brett, 2007) y tiempo de reacción (Marchant & Driver, 2012). Junto con estas áreas, otra de las regiones que ha recibido mayor atención en la literatura es el cortex parietal inferior izquierdo, cuya actividad parece aumentar en tareas de tiempo de reacción en respuesta al target cuando éste viene precedido de secuencias isócronas que predicen su aparición (Dreher, Koechlin, Ali, & Grafman, 2001; Marchant & Driver, 2012; Sakai et al., 2000).

Es necesario resaltar, sin embargo, que en todos los estudios mencionados hasta el momento las comparaciones se realizan entre secuencias isócronas y anisócronas, por lo que se podría argumentar que los resultados obtenidos podrían ser consecuencia de la mera percepción de regularidad más que de un proceso de sincronización rítmica. Con el objetivo de aclarar esta cuestión, Bolger y colaboradores (Bolger, Coull, & Schön, 2013) realizaron un experimento en el que la secuencia presentada era siempre isócrona y manipularon la frecuencia de los tonos para lograr una mayor energía atencional (siguiendo la terminología de Jones y colaboradores) en puntos concretos de la secuencia (los tonos de mayor intensidad). Sorprendentemente, los resultados no mostraron diferencias significativas en la actividad de ganglios basales o cortex premotor, por lo que estos autores sugieren que estas áreas están más relacionadas con la percepción de la regularidad y no tanto con los efectos facilitadores de la sincronización rítmica. Por otro lado, sí que encontraron resultados positivos en lo referente al cortex parietal inferior izquierdo, cuya actividad se veía aumentada en los targets presentados en los momentos correspondientes a los tonos de mayor saliencia. Junto con este resultado, también se observó una mayor conectividad funcional entre esta área y las cortezas sensoriales, área motora suplementaria y cerebelo. En línea con estos resultados, diversos estudios de orientación temporal mediante el uso de pistas simbólicas también han mostrado una mayor actividad en el cortex parietal inferior izquierdo (Coull & Nobre, 1998; Coull, Frith, Büchel, & Nobre, 2000; Coull, Cotti, & Vidal, 2014).

En cualquier caso, hemos visto que todas las áreas descritas hasta el momento y que muestran relación con la sincronización rítmica en uno u otro sentido forman parte de lo que se considera el sistema motor. Cabe plantearse por tanto cuál es la relación entre la sincronización y la acción. Se ha visto como las expectativas temporales son responsables de modulaciones en áreas motoras incluso cuando las demandas de la tarea son principalmente perceptuales (Grahn & Brett, 2007; Grahn & Rowe, 2013; O'Reilly, Mesulam, & Nobre, 2008). Estos resultados sugieren que el objetivo principal de los procesos de sincronización sería optimizar la respuesta motora (Coull & Nobre, 2008). Es más, algunos autores sugieren una organización predictiva de este sistema que va más allá de la mera disposición motora (Schubotz, 2007).

2.6 El papel de la atención en la sincronización.

Con lo visto hasta este punto podemos definir la sincronización rítmica como el proceso mediante el cual patrones regulares de estímulos generan expectativas temporales de forma persistente y flexible, dando como resultado beneficios comportamentales entre los que se incluyen mayor velocidad de respuesta y mejor discriminación perceptual y temporal. Como hemos comentado al comienzo de la introducción, el objetivo de esta tesis es profundizar en el fenómeno de la sincronización, concretamente, estudiando el papel que tiene la atención en este proceso.

Estudios previos ya han estudiado el papel de la atención en la preparación temporal, definida con anterioridad como la habilidad para anticipar eventos relevantes empleando pistas temporales (Nobre, Correa, & Coull, 2007). Esta definición es mucho más extensa que la empleada para la sincronización rítmica, puesto que además de implicar regularidades del entorno (sincronización rítmica), implica también el uso de pistas simbólicas (*orientación temporal*).

Un estudio particularmente interesante en lo que respecta a esta tesis es el elaborado por Capizzi y colaboradores (Capizzi, Sanabria, & Correa, 2012). Estos autores se plantearon estudiar la posible disociación entre la orientación temporal y los efectos secuenciales (tiempos de reacción más rápidos tras intervalos cortos cuando el intervalo previo también es corto). Este estudio empleó como punto de partida el paradigma de doble-tarea, en el que los participantes realizan dos tareas simultáneamente. Asumiendo que una tarea primaria compite con otra tarea secundaria

por unos recursos limitados, la inclusión de dicha tarea secundaria debiera producir un detrimento en el rendimiento de la primera (Logan, 1978; Logan, 1979). Con esta idea en mente, Capizzi y colaboradores (2012), incluyeron una tarea secundaria de memoria de trabajo (contar el número de estrellas de diferentes colores que aparecían a lo largo de un bloque) que los participantes debían realizar al mismo tiempo que la tarea primaria clásica de orientación temporal. En esta tarea, adaptada de la tarea de orientación espacial de Posner (Posner, Snyder, & Davidson, 1980), las claves simbólicas (líneas cortas o largas) predicen el momento de aparición del target (tras intervalos cortos o largos) con una probabilidad del 75%. Los resultados mostraron que cuando la manipulación de las pistas temporales se hacía bloque a bloque (e.g. todas las pistas temporales de un bloque predicen intervalos cortos), la tarea secundaria no producía un decremento ni en el efecto de orientación temporal (tiempos de reacción más bajos cuando la clave simbólica predice con exactitud el intervalo) ni en los efectos secuenciales. Sin embargo, cuando las pistas temporales aparecían aleatoriamente dentro del mismo bloque, los efectos de orientación temporal se desvanecían, no así los efectos secuenciales. Estos resultados sugieren que mientras que los efectos secuenciales vendrían guiados únicamente por los estímulos externos y serían por tanto independientes del procesamiento arriba-abajo, el efecto de orientación temporal, vendría guiado por unas expectativas que se antojarían difíciles de establecer durante la realización concurrente de una segunda tarea.

El estudio de Capizzi y colaboradores (2012) aporta dos ideas esenciales en lo relativo a esta tesis: 1) se puede medir hasta que punto un proceso relacionado con la preparación temporal resulta independiente del procesamiento arriba-abajo de la información mediante el empleo de una doble tarea; y 2) puesto que el efecto de la tarea secundaria en la tarea de orientación temporal dependía del modo de la presentación de las claves temporales, es posible que dicha independencia del procesamiento arriba-abajo no sea completa sino gradual.

Aunque este estudio es de particular relevancia para esta tesis en lo que se refiere a la manipulación experimental, sin embargo, a pesar de que la sincronización y la orientación temporal forman parte del fenómeno de la preparación temporal a un nivel general, estudios previos apuntan a que nos encontramos ante dos procesos disociados. En esta línea, Rohenkohl y colaboradores (Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011) realizaron una adaptación de la tarea de oclusión desarrollada por Doherty (Doherty, Rao,

Mesulam, & Nobre, 2005). En esta tarea un círculo se mueve por la pantalla hasta llegar a la zona de oclusión. La tarea de los participantes consistía en discriminar la posición de un estímulo en el interior de dicho círculo una vez este reaparecía después de un intervalo temporal. Estos autores realizaron dos tipos de manipulaciones, de forma que la tarea contuviera elementos tanto de orientación temporal (el color del círculo indicaba la duración del periodo de oclusión) como de sincronización rítmica (el movimiento del círculo podía conformar secuencia isócronas, con un patrón temporal correspondiente al periodo de oclusión, o anisócronas). Los participantes recibían instrucciones de atender bien al ritmo, bien al color. Los resultados mostraron efectos facilitadores tanto de orientación temporal como de sincronización. Sin embargo, mientras que el efecto de sincronización se producía independientemente de las instrucciones recibidas, el efecto de orientación temporal sólo se daba cuando a los participantes se les daban instrucciones de atender al color. Estos resultados no sólo apuntan hacia una disociación entre ambos tipos de preparación temporal, sino que nos dan una pista importante sobre el papel que podría estar jugando la atención en la sincronización rítmica. Así, mientras que la sincronización parece suceder independientemente de las instrucciones recibidas y, por tanto, de la atención explícita de los participantes, la orientación temporal parece requerir de procesos atencionales arriba-abajo o endógenos.

Diversos estudios clínicos también han mostrado una disociación entre estos procesos que parece indicar una independencia de la sincronización respecto a la atención explícita que no se produce en la orientación temporal. Se ha visto que en pacientes con lesiones frontales derechas los efectos de orientación temporal tras la presentación de pistas simbólicas se ven mermados, mientras que la facilitación inducida por la sincronización rítmica permanece inalterada. Lo contrario ocurre cuando las lesiones se localizan en el hemisferio izquierdo (Triviño et al., 2011). La relevancia de estos resultados no radica únicamente en el establecimiento de una disociación entre orientación temporal y sincronización rítmica. Así, en pacientes con lesiones frontales izquierdas no sólo se observó un decremento en el efecto de sincronización (medido por los tiempos de reacción), sino también en los efectos secuenciales. La posible independencia de los efectos secuenciales y la atención endógena (Bosse, Jonker, Los, Torre, & Treur; 2007; Capizzi, Sanabria, & Correa, 2012; Los & Van den Heuvel, 2001; Los and Hesefeld, 2005), junto con el papel común del hemisferio izquierdo en efectos secuenciales y sincronización parece indicar que la sincronización rítmica vendría

también guiada por los estímulos exógenos y no por las predicciones endógenas de los pacientes.

Resultados similares a los descritos en el párrafo anterior se han visto tras la aplicación de estimulación magnética transcraneal (TMS) en zonas prefrontales derechas, mostrando una resistencia de los efectos secuenciales a esta manipulación (Vallesi, Shallice, & Walsh, 2007). Finalmente, cabe destacar que algunos estudios no han mostrado esta lateralización. Sería el caso del estudio de Correa y colaboradores (Correa et al., 2014), donde la aplicación de TMS en zonas frontales, tanto izquierdas como derechas, tuvo efectos en orientación temporal, no así en la sincronización rítmica. Independientemente de las posibles explicaciones a esta contradicción (e.g., reorganización mediante mecanismos de plasticidad en el caso de los pacientes, no así tras la aplicación de TMS), lo cierto es que los resultados respecto a la resistencia de los efectos de sincronización en este estudio resulta de especial relevancia a la hora de esclarecer el papel de la atención en este fenómeno.

La resistencia del efecto de sincronización se ha mostrado incluso en pacientes con *õsordera al ritmo* (Bégel et al., 2017), una anomalía congénita que se produce en ausencia de daño cerebral asociada a una percepción del ritmo alterada así como a problemas en la sincronización motora (Phillips-Silver et al., 2011; Sowi ski & Dalla Bella, 2013). Esta anomalía resulta especialmente interesante en lo que respecta a la sincronización, puesto que se ha visto como algunos pacientes son capaces de mantener una adecuada sincronización motora a un metrónomo, pero incapaces de moverse al ritmo de la música (Phillips-Silver et al., 2011), lo que se ha sugerido es resultado de un problema perceptivo que dificulta la extracción de regularidades en señales auditivas complejas (e.g. música), pero no simples (e.g. metrónomo). Por otro lado, también se han visto casos en los que la sincronización motora permanece inalterada, mientras que se observa una pobre percepción del ritmo (Dalla Bella & Sowi ski, 2015; Sowi ski & Dalla Bella, 2013). Esto resulta relevante a la hora de establecer una disociación entre percepción y producción del ritmo, pero el estudio de Bégel y colaboradores (Bégel et al., 2017) va un paso más allá, mostrando que, a pesar de una pobre percepción del ritmo, no sólo los pacientes con una correcta sincronización motora muestran efectos de facilitación en los tiempos de reacción derivados de la sincronización rítmica, sino que estos efectos también se dan en pacientes con problemas en ambos tipos de tareas (perceptivas y motoras).

Atendiendo al conjunto de estos resultados, la sincronización rítmica parece constituir un proceso altamente resistente, independiente de las instrucciones e incluso de lesiones cerebrales y otras anomalías relacionadas con la percepción temporal. Sin embargo existen también resultados que parecen indicar lo contrario. En esta línea, Schwartz y colaboradores (Schwartz, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2012) condujeron un experimento en el que se presentaban secuencias isócronas y anisócronas a los participantes, dentro de las cuales se incluían tonos divergentes distribuidos de forma aleatoria. Los participantes realizaron la tarea bajo dos tipos de condiciones: 1) pre-atencional, donde se les pedía que ignoraran la secuencia y prestaran atención a un video sin sonido, y 2) atencional, donde se les pedía que prestaran atención a la secuencia y contaran los tonos divergentes. Los resultados mostraron un aumento en la amplitud de P3 para los tonos divergentes presentados en las secuencias isócronas, pero este efecto se producía únicamente en la condición atencional. En base a estos resultados, estos autores concluyeron que el procesamiento de la regularidad tenía componentes dependientes de la atención explícita a las secuencias presentadas.

Así pues, son muchos los estudios que parecen indicar que una independencia de la sincronización rítmica respecto a la atención endógena, sin embargo, en todos estos estudios el objetivo principal no era el estudio de la atención *per se*, sino el establecimiento de disociaciones entre sincronización rítmica y orientación temporal (Correa et al., 2014; Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011; Triviño et al., 2011) o la disociación entre la sincronización rítmica y la percepción y producción de ritmos (Bégel et al., 2017). Por otro lado, el único estudio mencionado cuyo objetivo era el estudio del papel de la atención en este proceso ha mostrado resultados en contra de esta independencia (Schwartz, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2012). Parece necesario, por tanto, profundizar más en el papel de la atención en la sincronización, para ello, el trabajo expuesto en esta tesis se centró en el estudio específico de la atención en la sincronización, empleando como base el paradigma de tarea dual (Logan, 1978; Logan, 1979) expuesto al comienzo de esta sección (página 46).

El estudio que conforma el punto de partida de esta tesis fue el realizado por De la Rosa y colaboradores (De la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012). Estos autores realizaron una adaptación del estudio de tarea dual realizado por Capizzi (Capizzi, Sanabria, & Correa, 2012), en la que se presentaba a los participantes una tarea secundaria de memoria de trabajo consistente en recordar el número de veces que un

color de entre tres posibles había aparecido a lo largo del ensayo. La adaptación clave de este estudio consistió en la sustitución de la tarea de orientación temporal por una tarea de sincronización con ritmos isócronos y anisócronos. Al contrario de los resultados obtenidos por Capizzi y colaboradores (2012), en este caso la tarea secundaria, a pesar de producir un efecto de interferencia en la tarea primaria (tiempos de reacción globales), no tuvo efecto alguno sobre el efecto de sincronización, es decir, los participantes seguían mostrando tiempos de reacción más rápidos tras secuencias regulares independientemente de si debían realizar una tarea concurrente de memoria de trabajo (figura 4). La tarea de memoria empleada, sin embargo, implicaba un aumento de la carga en memoria a lo largo del bloque, por lo que los autores se plantearon que la falta de interferencia sobre la tarea primaria podría ser resultado de los primeros ensayos del bloque en lo que apenas había elementos que recordar. Con la intención de eliminar esta posibilidad, sustituyeron la tarea secundaria por una tarea tipo Sternberg (Sternberg, 1966), consistente en identificar la presencia o ausencia de una letra en una serie presentada al comienzo de cada ensayo. Una vez más, la tarea de sincronización y sus efectos se mostraron resistentes a la inclusión y manipulación de tareas secundarias de memoria de trabajo.

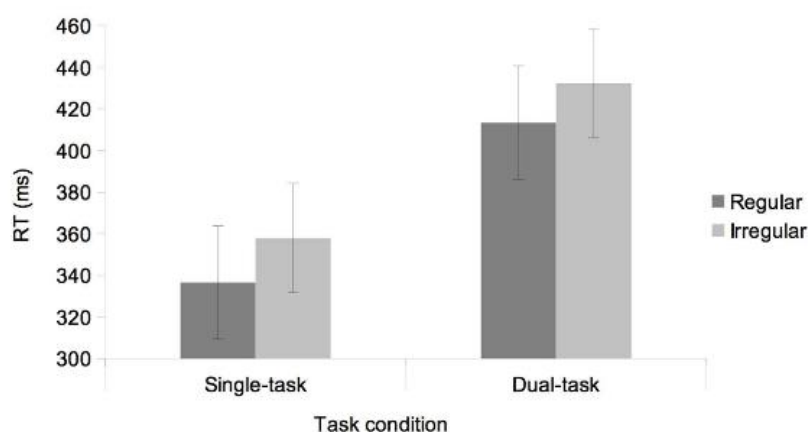


Figura 4. Resultados obtenidos por De la Rosa y colaboradores, donde se muestra un efecto de tarea (tiempos de reacción más lentos en condiciones de doble tarea que en tarea simple) y un efecto de sincronización (tiempos de reacción más rápidos tras secuencias isócronas que anisócronas). El efecto de sincronización no se vio afectado por la introducción de una tarea secundaria. Figura tomada de De la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012.

Siguiendo la línea comenzada por De la Rosa (De la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012), a lo largo de esta tesis vamos a estudiar el papel de la atención en la sincronización de manera específica. Más aún, en este primer capítulo introductorio se han planteado otra serie de cuestiones que parecen relevantes y sobre las que trataremos de profundizar. ¿Cuál es el papel de la modalidad? Hemos visto efectos de sincronización a estímulos visuales, pero sigue sin estar claro si existe un beneficio auditivo a la presentación de secuencias isócronas. La sincronización rítmica se ha mostrado como un mecanismo altamente resistente, persistente y flexible. ¿Existe un límite en esta resistencia? ¿Hasta dónde se extiende esta flexibilidad? A lo largo del siguiente capítulo se exponen los objetivos y motivaciones de esta tesis, encaminada a ofrecer un conocimiento más exhaustivo en lo referente a la dependencia o independencia de la sincronización rítmica respecto al procesamiento atencional arriba-abajo, así como a proporcionar más información acerca de las características propias de este proceso. Todo esto con la finalidad última de establecer el papel de la sincronización dentro de un sistema general de predicción.

CAPÍTULO III. Objetivos

A lo largo de la Introducción hemos descrito las características de la sincronización rítmica, así como los estudios que apoyan o desmienten la independencia de este proceso respecto a la atención endógena. El objetivo principal de esta tesis es determinar el papel de la sincronización dentro del sistema predictivo, para lo cual hemos estudiado el papel de la atención en el proceso bajo un paradigma de tarea dual. En primer lugar estudiamos la resistencia de la sincronización a estímulos auditivos a dos tipos de tareas de memoria de trabajo. Posteriormente incluimos diversas condiciones de anisocronía que nos permitirán estudiar una posible gradación en la automaticidad de la sincronización rítmica así como ofrecernos un patrón comportamental de los efectos de la sincronización a estímulos tanto auditivos como visuales. Con el objetivo de contrastar nuestros datos con los estudios que parecen desmentir la independencia de la sincronización respecto a la atención endógena y de profundizar en el estudio de las bases neurales de este proceso, realizamos un estudio de potenciales evocados con electroencefalograma. Finalmente, estudiamos la resistencia de la sincronización a tareas que requieren de un procesamiento temporal similar. A continuación se describen estos objetivos de manera más detallada.

Serie experimental I. Sincronización inducida por ritmos durante la realización concurrente de tareas de memoria de trabajo en modalidad auditiva.

Como punto de partida de esta serie experimental tomamos el estudio previo de De la Rosa y colaboradores (de la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012) relativo a la resistencia de la sincronización rítmica a tareas secundarias de memoria de trabajo. Estos autores mostraron cómo la realización secundaria de una tarea de memoria de trabajo no producía una interferencia en el efecto de sincronización (i.e., tiempos de reacción más cortos tras secuencias isócronas que tras secuencias anisócronas). Sus resultados apuntan, por tanto, a una independencia de dichos procesos de sincronización respecto al procesamiento atencional de arriba-abajo. Sin embargo, una limitación de dicho estudio fue que las tareas presentadas no compartían la misma modalidad sensorial. Así, mientras que las secuencias en la tarea primaria de sincronización se presentaron auditivamente, los estímulos empleados en la tarea concurrente de memoria de trabajo se presentaron en modalidad visual. Este hecho podría reducir drásticamente la competición por recursos cognitivos (Wickens, 1980, 1984) y, por tanto, dar cuenta de la nula interferencia entre la sincronización rítmica y las tareas de memoria de

trabajo empleadas en el estudio. Más aún, parecen existir diversas regiones neurales relacionadas tanto con el procesamiento temporal de secuencias isócronas (Grahn & Brett, 2007, giro frontal y putamen; Geiser, Notter, & Gabrieli, 2012, putamen) como con la memoria de trabajo en su dimensión auditiva (Protzner & McIntosh, 2007, giro frontal; Scheneiders et al., 2012, putamen). Por tanto, en esta primera serie experimental fuimos un paso más allá de cara a corroborar si la sincronización rítmica es realmente independiente del procesamiento atencional arriba-abajo. Manteniendo como base el procedimiento de tarea dual, manipulamos la presentación de los estímulos de manera que tanto la tarea primaria como la secundaria compartiesen la misma modalidad sensorial.

En el Experimento 1, la tarea de sincronización rítmica fue la misma previamente descrita durante la Introducción de este trabajo (de la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012), mientras que la tarea secundaria se adaptó de modo que los estímulos presentados fueran auditivos, coincidiendo así con la modalidad sensorial de la tarea primaria, en la que todas las secuencias eran presentadas auditivamente. Con esta manipulación pretendíamos aumentar la interferencia generada entre ambas tareas, siendo nuestra hipótesis principal que si la sincronización rítmica no dependía de procesos atencionales arriba-abajo, tal y como sugieren los estudios previos (Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011; de la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012), entonces el efecto de sincronización no se vería afectado por la realización concurrente de una tarea de memoria de trabajo presentada en la misma modalidad sensorial.

En el Experimento 1 mantuvimos el tipo de tarea de memoria de trabajo tipo Sternberg empleado por De la Rosa y colaboradores (2012), presentado al comienzo de cada ensayo una serie de seis letras que los participantes debían memorizar y retener durante la realización de la tarea de sincronización y hasta el final de dicho ensayo. En el Experimento 2 empleamos como tarea secundaria una tarea tipo *n-back*, en la que se requiere de una permanente actualización de la información. Parece importante resaltar que la tarea de memoria de trabajo empleada en el Experimento 1 implica una labor de mantenimiento y recuperación de la información, sin embargo, tradicionalmente se ha establecido una distinción entre este tipo de tareas y aquellas otras que requieren una actualización de la información a memorizar. La actualización de la información en memoria no sólo ha sido propuesta por diversos autores como un proceso ejecutivo (Miyake et al., 2000; Salmon et al., 1996), sino que además se ha demostrado que el

procesamiento de intervalos temporales se ve afectado cuando se realiza simultáneamente una tarea de actualización en memoria, pero no cuando dicha tarea secundaria implica únicamente mantenimiento y recuperación (Rammsayer & Ulrich, 2011). Así pues, con el objetivo de optimizar la posible interferencia entre la tarea primaria y la secundaria, incluimos una tarea de actualización en la memoria de trabajo (*n-back*) en el Experimento 2.

Serie experimental II. Doble tarea y manipulación paramétrica de la anisocronía: estudio de las diferencias en modalidad sensorial y del papel de la atención en los procesos de sincronización.

Los resultados de los Experimentos 1 y 2 de esta tesis mostraron que el efecto de sincronización y sus beneficios sobre los tiempos de reacción no se veían afectados por la realización simultánea de una tarea de memoria de trabajo secundaria aun habiendo incrementando la posible interferencia por medio tanto de la modalidad de presentación estimular como de la introducción de una tarea de actualización en memoria. Estos hallazgos llevan a pensar, una vez más, que la sincronización rítmica se nutre de procesos atencionales automáticos. Sin embargo, la conceptualización de la automaticidad como un fenómeno puramente dicotómico en el que solo se contemplan los extremos automático-controlado ha sido cuestionada con anterioridad (MacLeod & Dunbar, 1988; Capizzi, Sanabria, & Correa, 2012). Del mismo modo, es necesario tener en cuenta que la sincronización rítmica ha sido tradicionalmente estudiada incluyendo únicamente condiciones de isocronía perfecta frente a secuencias anisócronas extremas (e.g., Lange, 2010; Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011; de la Rosa et al., 2012; Cutanda et al., 2015). La idea de la automaticidad como un continuo nos llevó a plantearnos la imposibilidad de estudiar la independencia real de la sincronización rítmica del procesamiento atencional arriba-abajo si el estudio de dicha sincronización incluía únicamente condiciones dicotómicas. La pregunta que surgía era hasta qué punto la interferencia de una tarea secundaria podría manifestarse de manera gradual ante una tarea de sincronización.

De cara a estudiar la posibilidad de una interferencia gradual frente a los estudios dicotómicos clásicos, en esta segunda serie experimental realizamos una manipulación paramétrica de la anisocronía en las secuencias de la tarea de sincronización, dando

como resultado una variedad de condiciones de anisocronía, desde la isocronía perfecta hasta la anisocronía más extrema. Este tipo de diseño permitía, no sólo estudiar la posible gradación de la automaticidad en la sincronización rítmica, sino también ofrecernos un patrón comportamental del efecto de las diversas secuencias rítmicas en dicha sincronización. La posibilidad de establecer un patrón relativo a la sincronización rítmica abría las puertas a una segunda cuestión, la de si se podrían observar diferentes patrones en función de la modalidad de presentación de dichos estímulos. Como se ha comentado en la Introducción, la sincronización a patrones rítmicos no está únicamente ligada a la modalidad auditiva, siendo diversos los estudios que muestran la existencia de una sincronización a ritmos visuales (Doherty, Rao, Mesulam & Nobre, 2005; Rohenkol, Coull & Nobre, 2011; Marchant and Driver, 2013). Aunque parece que no existen estudios previos que comparen directamente la sincronización rítmica en su modalidad auditiva con la visual, sí que parece existir evidencia de una ventaja en el procesamiento temporal cuando las claves empleadas son auditivas (Glenberg & Jona, 1991; Repp & Penel, 2002; Guttman, Gilroy, & Blake, 2005; Welch, Dutton Hurt, & Warren, 1986). Esta evidencia lleva a pensar que las ventajas de la sincronización rítmica a nivel comportamental debieran ser mayores si los estímulos que dan pie a dicha sincronización se presentan auditivamente.

Así pues, dos son las cuestiones que nos llevaron a diseñar los Experimentos 3 y 4 de esta tesis: 1) la cuestión de la modalidad (¿existen diferencias entre la sincronización auditiva y la sincronización visual?) y 2) la cuestión de la gradación (¿es la sincronización rítmica totalmente automática o existe un componente controlado?). En el Experimento 3, presentamos a los participantes los diversos tipos de secuencias que habíamos obtenido tras la manipulación paramétrica de la anisocronía. Esta presentación se realizó tanto en modalidad auditiva como visual con el objetivo, por tanto, no solo de obtener los patrones de sincronización, sino también de poder realizar una comparación entre ambas modalidades. En el Experimento 4, se incluyó una tarea simultánea de memoria de trabajo (n-back). Con esta manipulación pretendíamos observar si la resistencia de la sincronización a una tarea secundaria, y por ende su independencia del procesamiento atencional arriba-abajo, seguía un patrón gradual o si, por el contrario, la automaticidad del proceso era tan evidente como los estudios previos parecen haber demostrado.

Serie experimental III. Evidencia electrofisiológica de la influencia de una tarea secundaria de memoria de trabajo sobre la sincronización a ritmos auditivos.

De los experimentos previos de esta tesis se desprenden dos conclusiones importantes: 1) la sincronización a ritmos isócronos no depende de procesos atencionales de arriba-abajo, y 2) esta sincronización se manifiesta del mismo modo independientemente de si los estímulos que dan pie a la misma son auditivos o visuales. Llegados a este punto parece interesante plantearse el modo en que estos procesos se manifiestan a nivel neural, más aun, la inclusión de herramientas como el electroencefalograma y el análisis de potenciales evocados puede ofrecernos una mayor sensibilidad que los estudios puramente comportamentales a la hora de establecer la posible automaticidad de los procesos de sincronización. Ni la inclusión de numerosas condiciones de isocronía ni la presentación de secuencias visuales en el estudio previo arrojaron resultados distintos a los hallados con anterioridad, de modo que, con la intención de simplificar el diseño experimental, en el Experimento 5 realizamos una adaptación de la tarea presentada en el Experimento 2 de esta tesis, que incluía una tarea primaria de sincronización con dos tipos de ritmos (isócronos y anisócronos) y una tarea secundaria de memoria de trabajo que requería actualización de la información (n-back).

De cara al análisis de los datos nuestra atención se centró principalmente en la actividad de dos componentes: N1 y P3. La investigación sobre preparación y orientación temporal se ha centrado de manera consistente en los efectos diferenciales del potencial N1. Mientras que en los estudios de orientación temporal los resultados indican una mayor amplitud de este potencial cuando el estímulo a responder se presenta en el momento esperado (Lampar & Lange, 2011; Lange, Rösler, & Röder, 2003; Lange & Röder, 2006), los estudios de sincronización rítmica muestran una menor amplitud cuando el target se presenta en un momento temporalmente consistente con la secuencia isócrona previa (Sanabria & Correa, 2012; Lange, 2009; Correa & Nobre, 2008). Sin embargo, el interés principal de este estudio se centra en el potencial P3. Diversos autores han encontrado un aumento en su amplitud en la detección de tonos divergentes presentados en secuencias isócronas respecto a aquellos presentados en secuencias anisócronas (Schmidt-Kassow, Schubotz, & Kotz, 2009; Schwartze, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2011), lo que se podría explicar en base a los estudios que muestran un aumento en la actividad de este componente ante estímulos inesperados (Friedman, Cycowicz, & Gaeta, 2001; Vuust, Ostergaard, Pallesen, Bailey,

& Roepstorff, 2008). Más concretamente, Schwartze y colaboradores (2011) encontraron que este aumento en la actividad requería de la atención explícita de los participantes a las secuencias presentadas, lo que sugiere la participación necesaria de procesos atencionales arriba-abajo en la sincronización. Por otro lado, y aun no siendo nuestro objetivo principal, existen contradicciones respecto al papel de este componente en tareas de memoria de trabajo. El papel de este componente se ha asociado a la recuperación en memoria (Donchin, 1981; Polich, 2007; Saliasi, Geerlings, Lorist, & Maurits, 2013), sin embargo, mientras que algunos estudios muestran un aumento en su actividad conforme aumenta la carga en memoria (Saliasi, Geerlings, Lorist, & Maurits, 2013) otros autores han mostrado resultados opuestos (Watter, Geffen, & Geffen, 2001).

En cualquier caso, dado que el interés principal de nuestra investigación se centra en la sincronización rítmica, los análisis se centraron en el target auditivo presentado tras las secuencias. Teniendo en cuenta la evidencia de los estudios mencionados, esperábamos encontrar una menor amplitud en el componente N1 tras secuencias isócronas. Respecto al componente P3, esperábamos arrojar algo de luz al papel de la atención en la sincronización, dadas las incongruencias entre los estudios que sugieren la independencia de la atención endógena y los que sugieren la necesidad de atención explícita en el proceso. Por último, a nivel comportamental, esperábamos replicar los efectos obtenidos en el Experimento 2 de esta tesis, véase, una interferencia nula de la doble tarea sobre el efecto de sincronización.

Serie experimental IV. El efecto de sincronización rítmica no se ve afectado por la inclusión de una tarea secundaria de golpeteo sincrónico que implica sincronización motora.

En ninguno de nuestros estudios previos la tarea secundaria interfirió en el efecto de sincronización, no obstante, se podría argumentar que las tareas secundarias empleadas con anterioridad se encuentran lejos del dominio de procesamiento de la sincronización rítmica. Con la intención de llevar la competición entre la tarea primaria y la secundaria a su máximo exponente, en este último estudio decidimos sustituir la tarea de memoria de trabajo por una tarea de sincronización motora. Durante la realización de la tarea experimental se les presentaba a los participantes una secuencia isócrona y se les pedía que presionaran una tecla al ritmo de dicha secuencia. Una vez

finalizada la misma, los participantes debían tratar de mantener dicho ritmo durante un periodo de silencio y, finalmente, se introducía una segunda secuencia (secuencia de sincronización rítmica) igual a las presentadas como tarea primaria en los Experimentos 1 y 3 y que los participantes tenían que ignorar al tiempo que mantenían el ritmo de la primera secuencia presentada. Finalmente se presentaba el target, coincidiendo, al igual que en los casos anteriores, con el ritmo isócrono de esta última secuencia.

A diferencia de lo que ocurre con la memoria de trabajo, la sincronización motora mediante golpeteo sincrónico está estrechamente ligada con la sincronización rítmica (tema central de esta tesis), no sólo por requerir un procesamiento similar de la información auditiva, sino porque ambos procesos activan las mismas regiones neurales, entre las que se incluyen el cortex parietal, corteza premotora, ganglios basales, cerebelo y área motora suplementaria (ver Grahn, 2012 para una revisión sobre las áreas neurales implicadas en la sincronización cognitiva; ver Witt, Meyenard, & Laird, 2008 para un meta-análisis de los estudios de neuroimagen de tareas de sincronización motora). La amplia cantidad de estudios que han mostrado actividad en estas áreas durante las tareas de sincronización ha llevado a algunos autores a sugerir que nos encontraríamos delante de una red de predicción más que de una red puramente motora (Schubotz, 2007).

Así pues, la inclusión de una tarea de sincronización motora como tarea secundaria, parece ser la mejor opción a la hora de comprobar la posible independencia de los procesos de sincronización respecto a la atención arriba-a-abajo, o dicho de otro modo, si la generación explícita de expectativas temporales es necesaria para que se produzca un efecto de sincronización. En caso de existir un componente atencional arriba-a-abajo en dichos procesos, esperábamos que la inclusión de esta tarea secundaria produjera una interferencia en el efecto de sincronización rítmica y, por tanto, esperábamos que las diferencias de tiempo de reacción entre condiciones isócronas y anisócronas desaparecieran o se redujeran en condiciones de tarea dual. En caso de no existir dicho componente atencional, la introducción de una tarea secundaria de golpeteo sincrónico no debería ejercer ningún tipo de influencia sobre dicho efecto de sincronización.

CAPÍTULO IV. Auditory temporal preparation induced by rhythmic cues during concurrent auditory working memory tasks

The content of this chapter has been published as Cutanda, D., Correa, Á., & Sanabria, D. (2015). Auditory temporal preparation induced by rhythmic cues during concurrent auditory working memory tasks. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 41(3), 790-797. <https://doi.org/10.1037/a0039167>

ABSTRACT

The present study investigated whether participants can develop temporal preparation driven by auditory isochronous rhythms when concurrently performing an auditory working memory task. In Experiment 1, participants had to respond to an auditory target presented after a regular or an irregular sequence of auditory stimuli while concurrently performing a Sternberg-type working memory task. Results showed that participants responded faster after regular compared to irregular rhythms and that this effect was not affected by working memory load; however, the lack of a significant main effect of working memory load made it difficult to draw any conclusion regarding the influence of the dual-task manipulation in Experiment 1. In order to enhance dual-task interference, Experiment 2 combined the auditory rhythm procedure with an auditory N-Back task, which required working memory updating (monitoring and coding of the information) and was presumably more demanding than the mere rehearsal of the working memory task used in Experiment 1. Results now clearly showed dual-task interference effects (slower RTs in the high vs. the low load condition). However, such interference did not affect temporal preparation induced by rhythms, with faster RTs after regular than after irregular sequences in the high load and low load conditions. These results revealed that secondary tasks demanding memory updating, relative to tasks just demanding rehearsal, produced larger interference effects on overall RTs in the auditory rhythm task. Nevertheless, rhythm regularity exerted a strong temporal preparation effect that survived the interference of the working memory task even when both tasks competed for processing resources within the auditory modality.

INTRODUCTION

Temporal preparation reflects the ability to generate expectations about when a relevant event is going to occur (Nobre, Correa, & Coull, 2007). These expectations are based on information provided by our environment, enabling us to respond at the appropriate moment in time. Temporal preparation can be induced by regular sequences of stimuli (e.g., rhythms). Regular sequences would implicitly orient our attention to a certain point in time corresponding to the temporal pattern of the sequence, resulting in an enhancement of response accuracy and speed (e.g., Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002; Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011; Sanabria & Correa, 2013; Teki and Griffiths, 2014). This type of temporal preparation can be considered as exogenous or stimulus-driven, since temporal expectations would be based on the sequential pattern of the rhythm. The Dynamic Attending Theory (Jones, 1976; Large & Jones, 1999) suggests that internal attentional oscillations are synchronized with the temporal patterns formed by the recurrent onset of external events. Thus, if the target onset coincides with the peak of an attentional oscillation, its processing would be facilitated (anticipatory attending). Attention, then, seems to operate in a rhythmic mode when relevant stimuli are presented within a rhythmic structure. In these situations, neural oscillations are re-set so that attentional peaks occur at the onset of the relevant stimuli, amplifying these inputs and suppressing irrelevant ones (Schoroeder & Lakatos, 2009). For instance, Mathewson et al. (2012) conducted an EEG experiment to test whether neural oscillations remained phase-locked to rhythmic visual sequences. Results showed that target detection was enhanced when targets were presented during one phase of the alpha EEG oscillations and that target detection decreased during the opposite phase. Similar results were also found by Rohenkohl and Nobre (2011) for the visual modality, with enhancement of the alpha power in rhythmic condition. Synchronization processes can also be observed spontaneously, for example, when an audience applauds after a performance, people are progressively entrained to clap their hands following the same rhythm (Néda, Ravasz, Brechet, Vicsek, & Barabási, 2000). Other authors have theorized that a flexible internal clock is generated while listening to temporal structures and that this clock can adapt itself to the patterns in order to produce a more accurate perception and better responses (Povel & Essens, 1985).

It has been proposed that rhythmic stimuli induce exogenous temporal preparation (Triviño, Arnedo, Lupiañez, Chirivella, & Correa, 2011; de la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012; Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002; Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011; Sanabria & Correa, 2012), contrary to endogenous temporal orienting that involves predictive symbolic cues (Capizzi, Sanabria, & Correa, 2012, Coull & Nobre, 1998; Nobre, Correa, & Coull, 2007). For example, Rohenkohl and colleagues (Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011) showed that the presence of an isochronous rhythm enhanced participants' performance regardless of task instructions to focus on the temporal structure of the rhythm. In contrast, symbolic cues were only effective when participants were instructed to voluntarily orient their attention to the time predicted by the cue. However, a closer look to Rohenkohl et al.'s study reveals that the pace of the rhythm predicted the onset of the target (i.e., a fast rhythmic pace predicted that the target would appear early). Therefore, the effect of isochronous rhythms on participants' performance in their study could be attributable either to exogenous temporal preparation driven by the rhythms, to top-down processes sensitive to the a priori probability of target appearance, or both.

In light of the extant research, de la Rosa and colleagues (de la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012) devised a study for further research to test the temporal preparation effect on rhythmically presented sequences under dual-task conditions. In the single-task condition of their study, participants had to perform an RT task in which the target onset was preceded by a regular or irregular auditory sequence. In the dual-task condition, participants performed the same RT task, together with a secondary working memory (WM) task presented in the visual modality. The results showed that participants' responses were faster after regular sequences than after irregular sequences, which converged with previous studies (Lange, 2010). Moreover, this effect was significant and of a similar magnitude in single-task and dual-task conditions, showing that the temporal preparation effect was resistant to the working memory task.

In the present study, we report two experiments designed to further investigate the relationship between temporal preparation driven by rhythms and working memory processing. The temporal preparation task based on auditory rhythms was combined with an auditory WM task, in contrast to de la Rosa et al. (2012) who used a visual working memory task. That way we went a step further by combining two tasks that shared the sensory modality of stimulus presentation, increasing the degree of

interference. Indeed, several neural regions have been associated with both auditory working memory and the processing of temporally regular sequences. Activation in the putamen and inferior frontal gyrus seems to be related to both temporal processing of rhythmic sequences (Grahn & Brett, 2007, frontal gyrus and putamen; Geiser et al., 2012, putamen) and working memory tasks dealing with auditory material (Schneiders et al., 2012, frontal gyrus; Protzner & McIntosh, 2007, putamen). Maintenance of auditory material in working memory as well as pitch memory and tonal working memory have been related to activity of the inferior frontal gyrus (Zatorre et al., 1994; Griffiths et al., 1999; Gaab et al., 2003). Thus, by using auditory stimuli in both the temporal preparation task and the working memory task, we expected to increase the interference between the primary and the secondary task in the dual-task procedure due to an overlap in neural structures involved in both tasks.

The aim of the current research was to determine whether simultaneous performance of a WM task sharing the same modality could interfere with the effect of rhythmic regularity on behavioural performance. We hypothesized that temporal preparation effect (faster RTs after regular sequences) would resist the dual-task interference even if a demanding secondary task (within the same modality of the rhythmic cue) increased the overall RTs. In Experiment 1, we adapted de la Rosa et al. (2012) working memory Sternberg-like task which demands memory rehearsal. In Experiment 2, we increased the working memory demands using an auditory N-back task demanding memory updating.

EXPERIMENT 1

In Experiment 1, temporal preparation was measured by means of participants' RTs in response to an auditory stimulus (target), which occurred after either a regular or an irregular auditory sequence. In order to measure response facilitation or interference of regular and irregular rhythms, respectively, we included a baseline condition in which only the first and the last tones of the sequence were presented (non-rhythm condition). We expected to find both facilitation of regular rhythms (i.e., faster RTs after regular rhythms) and interference of irregular rhythms (i.e., slower RTs after irregular rhythms), always in respect to the non-rhythm condition.

We presented the WM task in the auditory modality to enhance competition for resources by ensuring the involvement of the same sensory modality in both tasks. The concurrent WM task was adapted from Sternberg (1966) and the memory load was manipulated by the auditory presentation of either different letters (high-load condition) or the same letter (low-load condition) in the memory list. The temporal preparation task was performed during the retention interval, between the memory list and the presentation of the memory probe. In line with our previous work (de la Rosa et al., 2012), we predicted the regular rhythm to facilitate RTs when compared with irregular rhythm regardless of the memory load even if stimuli in the WM task were presented in the same sensory modality.

Method

Participants

Thirty-three students (three men) from the University of Granada aged between 18 and 46 years (mean age: 20.97; standard deviation: 4.83) voluntarily took part in Experiment 1 in exchange for course credits. Data from one participant in one of the experimental conditions was missing after the data collection (due to a technical issue), so we dropped that participant from the analyses. They did not report any history of neuropsychological impairments. The experiment was conducted according to the ethical standards laid down in the Declaration of Helsinki (1964) and approved by the ethics committee of the University of Granada.

The larger number of female participants in our study was due to the gender composition of the Psychology Department at the University of Granada, being similar to other Psychology Departments worldwide (Cynkar, 2007).

Apparatus and stimuli

Experiment 1 was run on an Intel Core 2 Duo PC connected to a 17" LCD monitor. The E-prime software (Schneider, Eschman, & Zuccolotto, 2002) was used for stimuli presentation and to record participants' responses. The viewing distance was approximately 60 cm. All auditory stimuli were presented via headphones at 60 dB. In

the temporal preparation task, participants had to respond to a target tone with a frequency of 400 Hz and 100 ms duration (5 ms smooth rising and falling time). This stimulus was preceded by an auditory sequence of six tones of 700-Hz for a period of 250 ms (5 ms smooth rising and falling time). In the memory task, the list consisted of six letters that were chosen randomly from a set of 20 alphabetic letters. All stimuli were presented orally by a male voice and had a duration of 500 ms. The letters were recorded and edited using Audacity 2.0.2 (The Audacity Team, 2012). All letters were consonants in order to keep the memory load constant through the trials and avoid syllable-grouping strategies. In the low-load condition, the same letter was presented in the memory list (e.g., öSSSSSSö). In the high-load condition, all letters were different (e.g., öSDCBMTö). For the memory probe a single letter was also orally presented. This letter was presented previously in the memory list in half of the trials. All auditory stimuli were presented at a clearly audible sound intensity.

Procedure and task

Participants were tested in a silent and dimly illuminated room. They were first familiarized with the stimuli and tasks and were provided with both written and spoken instructions. They were informed that, before the auditory target, a sequence of tones irrelevant to the task would be presented. They could also listen to the target as many times as they wanted before performing the task. Each trial began with the presentation of a fixation point (plus sign, 1.5° x 1.5°) in the centre of the screen that remained on and steady until the target presentation at the end of every trial. After 500 ms the memory list was presented. Next, after 550 ms, the auditory sequence was presented. The interval time between the ending of the previous tone and the onset of the next one (inter-stimulus interval, ISI) was fixed to 550 ms in the regular sequence. In the irregular sequence, this interval could vary between five durations: 150, 350, 550, 750 and 950 ms, such that the order of these five intervals varied randomly across trials (see Figure 5). Both sequences included the same number of tones (6 tones) and the same total duration (4250 ms). In the non-rhythm condition only the first and the last tones of the sequence were presented to ensure that the interval time between the ending of the last tone and the target was the same in all conditions and, thus, temporal uncertainty was not larger in the non-rhythm condition. The target tone occurred after a fixed

foreperiod of 1100 ms and, thus, it was consistent with the temporal structure of the regular sequence, since it was twice as long as the interval between each tone in this sequence (see Lange, 2010, and Jones et al., 2002, for a similar procedure). Participants should then respond as fast as possible to the auditory target by pressing the spacebar key with their right hand. After the response to the target stimulus (or after 1000 ms, in case of a missed response) the memory probe was displayed. Participants had to press the ãö key with their left hand if the letter was previously presented in the memory list or the özö key if it was not presented.

Each participant completed 1 practice and 6 experimental blocks of 24 trials each, resulting in 24 trials per experimental condition. Irregular, regular and non-rhythm conditions in the temporal preparation task, as well as high-load and low-load conditions in the memory task, were randomly presented on each block of trials and with the same probability of occurrence.

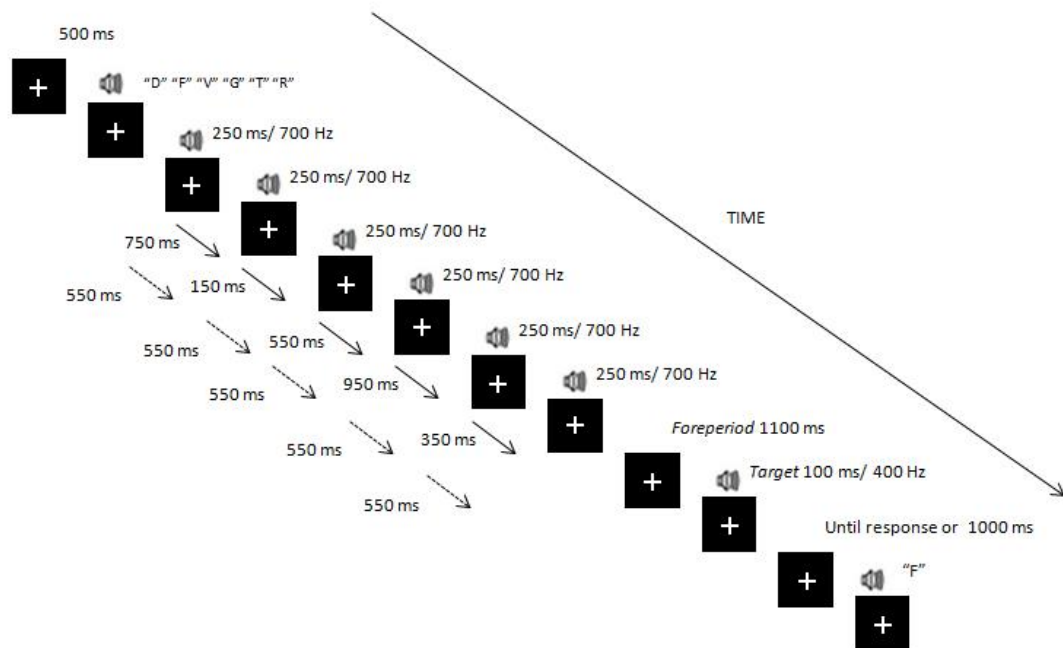


Figure 5. Schematic representation of events in a trial of Experiment 1. In the irregular condition the duration of each interval (150, 350, 550, 750 and 950 ms) was randomly presented.

Design and data analysis

The experiment constituted a 2x3 design with the independent variables of memory load (high-load and low-load) and rhythm (irregular, no-rhythm and regular) as within participant factors. The dependent variables were the mean RT to respond to the target in the temporal preparation task, and the mean percentage of correct responses to the probe in the WM task. They were analyzed by repeated-measures analyses of variance (ANOVAs). The individual memory load effect (RT in high load condition minus RT in the low load condition) was introduced as a continuous predictor in a subsequent analysis to investigate its effect on the relationship between rhythmic entrainment and memory load.

Data from the practice block, trials involving anticipated response, i.e., responses before target onset, or without response (4.19%) and trials involving premature responses (RT < 100 ms: 0.74%) were not included in the RT analysis. In order to make sure that participants were indeed engaged in the memory task, only trials involving correct responses in the memory task were included in the analysis of the temporal preparation task (10.12% rejected; standard deviation: 15.14%).

Results

The ANOVA with participants' mean RTs in the temporal preparation task showed a significant main effect of rhythm, $F(2, 62) = 20.9, p < .001, \eta^2 = .40$. Planned comparisons revealed that participants were faster in the irregular rhythm condition (367 ms, $SD = 83.4$) than in the non-rhythm (408 ms, $SD = 98.2$), $t(31) = -3.43, p < .01$, faster in the regular (339 ms, $SD = 76.6$) than in the non-rhythm condition, $t(31) = -5.09, p < .001$, and also faster in the regular than in the irregular condition, $t(31) = 6.31, p < .001$. There was not a significant main effect of memory load on RTs, $F(1, 31) = 1.93, p < .18, \eta^2 = .06$.

The interaction between memory load and rhythm was not significant, $F < 1$ (see Figure 6). Most relevant was the effect of rhythm was significant for both high-load and low-load conditions. In the high-load condition, responses were significantly faster in the regular than in the irregular rhythm, $t(31) = -4.49, p < .001$, faster in the regular rhythm than in the non-rhythm, $t(31) = -5.43, p < .001$, and faster in the irregular

rhythm than in the non-rhythm, $t(31) = -3.36$, $p < .01$. In the low-load condition, RTs were faster in the regular than in the irregular rhythm, $t(31) = -3.66$, $p < .001$, in the irregular than in the non-rhythm, $t(31) = -3.05$, $p < .01$, and also faster in the regular rhythm than in the non-rhythm, $t(31) = -4.32$, $p < .001$.

The analysis including the memory load effect as a continuous predictor also showed a main effect of rhythm, $F(2, 60) = 20.8$, $p < .001$, that did not depend on the memory load effect ($F < 1$). Neither the interaction between rhythm and memory load, $F < 1$, nor the interaction between rhythm, memory load, and the continuous predictor reached statistical significance, $F(2, 60) = 2.58$, $p = .08$.

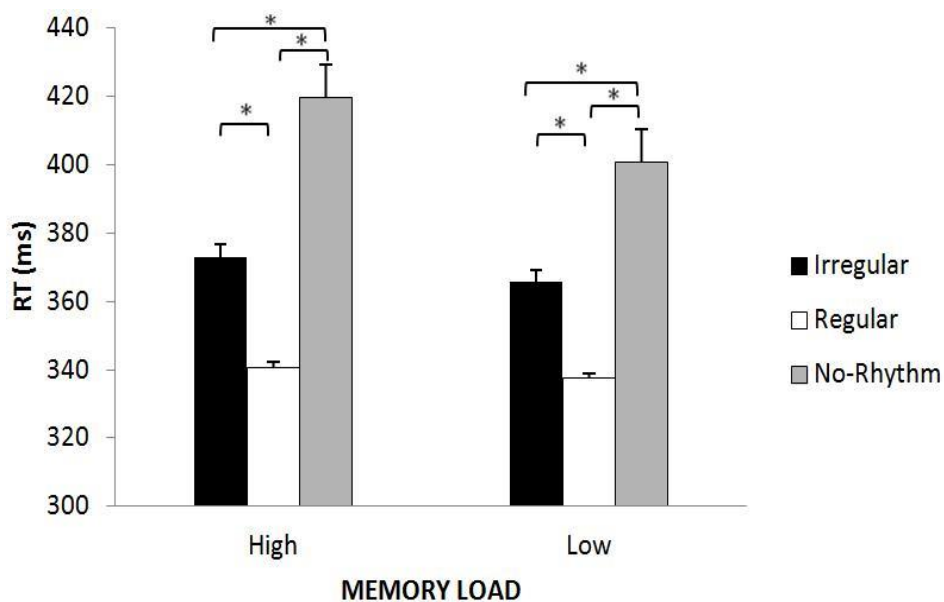


Figure 6. Mean RTs in temporal preparation task as a function of rhythm (irregular, regular, no-rhythm) and memory load (high, low) conditions in Experiment 1. Error bars represent the standard error of the mean.

Accuracy in the WM task was analyzed as a dependent variable in a Rhythm x Memory load ANOVA. Results showed a main effect of memory load, $F(1, 31) = 84.17$, $p < .001$, $\eta^2 = .73$ (see Figure 7), revealing that participants' responses were more accurate in the low-load condition (97.8%) than in the high-load condition (84%). The main effect of rhythm, $F(2, 62) = 5.53$, $p < .01$, $\eta^2 = .15$, and the interaction between rhythm and memory load, $F(2, 62) = 7.15$, $p < .005$, $\eta^2 = .19$, also reached statistical significance. This interaction was mainly caused by low accuracy in the non-rhythm

condition, since no significant differences in accuracy were found between regular and irregular rhythms, $t(31) = -1.22$, $p = 0.23$. Specifically, participants' accuracy was higher in the irregular condition than in the non-rhythm condition, $t(31) = 2.84$, $p < .01$, and also higher in the regular than in the non-rhythm condition, $t(31) = 2.76$, $p < .01$. In effect, the interaction between rhythm and memory load was not significant, $F(1, 31) = 1.17$, $p = .29$, when the non-rhythm condition was excluded from the analysis.

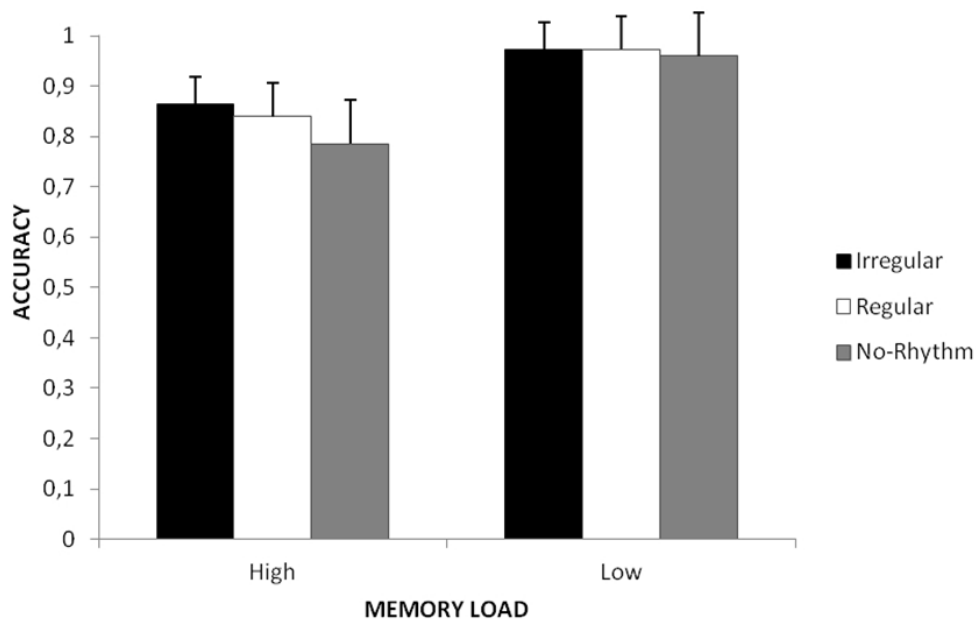


Figure 7. Mean accuracy (correct proportion) in the working memory task as a function of rhythm (irregular, regular, no-rhythm) and memory load (high, low) conditions in Experiment 1. Error bars represent the standard error of the mean.

Discussion

The analysis of Experiment 1 confirmed that participants were faster after regular rhythms as compared to the irregular rhythm and non-rhythm conditions. Firstly, the finding of slower RTs in the non-rhythm than in the irregular condition did not confirm our prediction of interference by irregular rhythms compared to the non-rhythm condition. Accuracy in the WM task was also lowest in the non-rhythm condition. Compared to the regular and irregular rhythms, the non-rhythm condition did not provide any stimulus between the first and the last tone of the sequence and it seems,

thus, that the sequence of stimuli in the regular and irregular rhythm conditions could have helped participants to keep focus on the task, enhancing their performance. This result is in keeping with the outcome of a recent study conducted by Mathewson et al. (2012) in which participants had to respond to a target presented after either a rhythmic sequence (regular), a variable sequence (irregular) or a control condition (non-rhythm). As in our Experiment 1, only the first and the last stimulus of the sequence were presented in the control condition before the target onset. Results showed that detection was lower in the control condition with respect not only to the rhythmic condition but also to the variable condition. Nevertheless, the main purpose in this experiment was to test whether participants would be faster after regular than after irregular rhythms regardless of the Memory load condition. This hypothesis was confirmed by the finding of a rhythm effect in both low load and high load WM conditions.

The memory load manipulation proved to be effective only partially. Although participants' accuracy in the WM task was impaired with increasing memory load, this load effect did not transfer to the primary temporal preparation task. Thus, it could still be argued that the lack of interference effects in Experiment 1 was due to low WM demands even in the high load condition. This seemed to be the case of a subgroup of participants ($N = 7$), who did not show interference effects, thus increasing variability in our data. However, further analyses revealed that both the effect of rhythm and the lack of interaction with memory load were not dependent on whether participants showed the overall memory load effect or not.

The working memory task in Experiment 1 only required working memory maintenance and rehearsal. However, an important distinction has been made in the literature between information maintenance-rehearsal and updating contents in WM (monitoring and coding information in the working memory so that new items can replace old irrelevant information; Morris and Jones, 1990). Memory updating has been widely proposed as an executive process (Salmon et al., 1996; Miyake et al., 2000). For instance, Rammsayer and Ulrich (2011) found interference in temporal processing of intervals when updating was involved in a secondary task, but not when this task only involved the mere maintenance of information. Thus, the memory task used in Experiment 1 might not have been demanding enough to interfere with the temporal preparation task. Experiment 2 was designed to address this issue.

EXPERIMENT 2

In Experiment 2 we used the N-back procedure requiring memory updating (Smith and Jonides, 1997; Jonides et al, 1997). This task allowed us to test whether a secondary task involving memory updating would interfere with the temporal preparation.

Method

Participants

Twelve students (two men) from the University of Granada with ages between 18 and 28 (mean age: 22; standard deviation: 3.13) took part in Experiment 2 in exchange for course credits. None of these participants took part in Experiment 1.

Apparatus and stimuli

As in Experiment 1, the temporal preparation task consisted of a rhythmic sequence of six 700-Hz and 250-ms tones followed by a target of 400 Hz and a duration of 100 ms. A N-back procedure was used for the working memory task so only one spoken letter was presented in each trial. Four letters (M, R, S and V) were chosen from the same set of letters used in Experiment 1. All visual stimuli were presented in silver background, 18-point Courier New, black colour font, in the centre of the screen. All auditory stimuli were presented at the same intensity as in Experiment 1.

Procedure and task

The procedure and task were the same as in Experiment 1 except for the following. The non-rhythm condition was not presented in Experiment 2 for the sake of simplicity. Each trial began with the presentation of a fixation point (plus sign, 1.5° x 1.5°) in the centre of the screen with a duration of 500 ms. After this, a single letter was orally

presented. The memory load was manipulated (block-wise) by asking participants to remember the first letter presented within each block (0-back, low-load condition) or the letter presented two trials before the current one (2-back, high-load condition). Next, the sequence (regular or irregular) was presented followed by the target as in Experiment 1. After the participants' response to the auditory target or after 1000 ms, a question mark appeared at the centre of the screen for 3000 ms or until participants' response. Participants had to press the *o* key with their left hand if the letter was the same one presented in the first trial of the block (0-back) or two trials ago (2-back) and the *z* key if it was different. Feedback on the WM performance was provided for 550 ms at the end of each trial. The inter-trial interval was set to 550 ms. In order to make sure that participants were equally engaged in both tasks, feedback (550 ms) was also provided after the temporal preparation task informing participants of their RTs as well as omissions or anticipations.

Each participant completed 1 practice and 3 experimental blocks of 24 trials each in both WM conditions. The order of presentation of 0-back and 2-back blocks was counterbalanced across participants. Regular and irregular conditions in the temporal preparation task were randomly presented on each block of trials and with the same probability of occurrence.

Design and data analysis

The experiment constituted a 2x2 design with the independent variables of memory load (high-load and low-load) and rhythm (regular and irregular) as within-participants factors. Dependent variables were mean RT to the target in the temporal preparation task and accuracy percentage in the WM task.

As in Experiment 1, data from the practice block, anticipations (2.55%) and omissions (1.68%) as well as premature responses (RT < 100 ms: 4.08%) were not included in the analysis.

Trials involving incorrect responses in the WM task were rejected. Mean accuracy in this task was 93.38% (standard deviation: 9.09%). Mean RTs in the temporal preparation task were submitted to a repeated-measures ANOVA.

Results

The ANOVA on the RTs in the temporal preparation task showed a significant main effect of rhythm, $F(1, 11) = 54.95, p < .001, \eta^2 = .83$, revealing that participants were faster after regular (265 ms, $SD = 68.3$) than after irregular rhythms (310 ms, $SD = 69.2$). A significant main effect of the memory load was also found, $F(1, 11) = 8.48, p = .014, \eta^2 = .44$, with faster RTs in the low-load condition (269 ms) than in the high-load condition (305 ms).

The interaction between memory load and rhythm was not significant $F < 1$ (see Figure 8). The effect of rhythm was significant for both high-load and low-load conditions, with faster RTs after regular rhythms than after irregular rhythms in the low-load condition, $t(11) = 5.66, p < .001$, as well as in the high-load condition, $t(11) = 3.87, p < .01$.

As in Experiment 1, we included memory load effect (RT in the high-load condition ó RT in the low-load condition) as a continuous predictor in a subsequent analysis. Once again, the main effect of Rhythm, $F(1, 10) = 39, p < .001$ was significant, and did not interact with the continuous predictor, $F < 1$. The interaction between Rhythm and Memory load and between rhythm, memory load, and the continuous predictor did not reach statistical significance either, both $F < 1$.

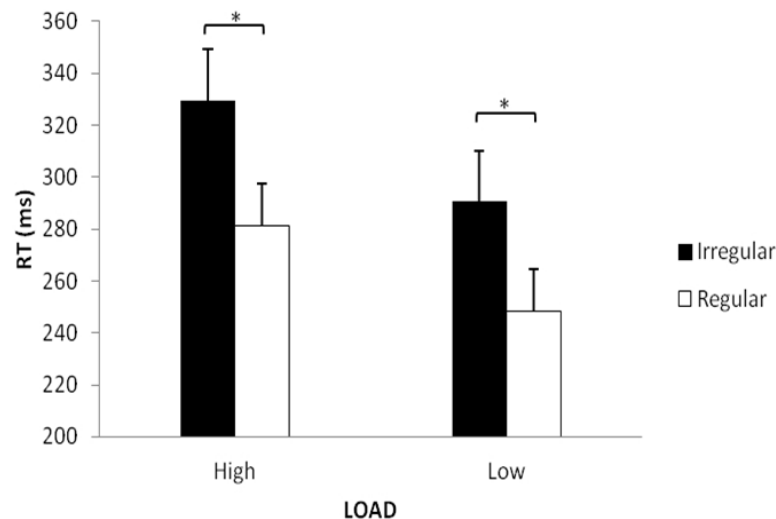


Figure 8. Mean RTs in temporal preparation task as a function of Rhythm (irregular, regular) and Memory load (high, low) conditions in Experiment 2. Error bars represent the standard error of the mean.

The ANOVA on the accuracy in the WM task showed no significant effects of Rhythm or interaction (both p s > .45). There was a significant main effect of the Memory load, $F(1, 11) = 10.03$, $p < .01$, $\eta^2 = .48$, which confirmed that participants were more accurate in the low load (98.1%) than in the high load (88.4%) condition (see Figure 9).

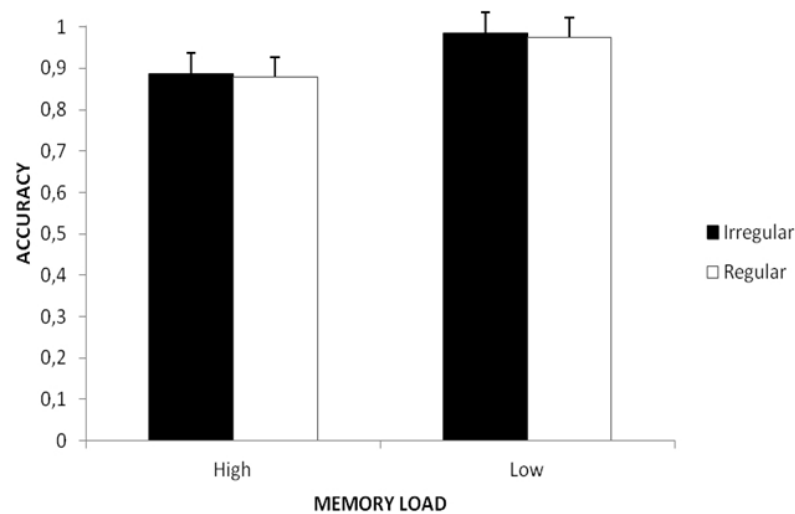


Figure 9. Mean accuracy (correct proportion) in the working memory task as a function of rhythm (irregular, regular, non-rhythm) and memory load (high, low) conditions in Experiment 2. Error bars represent the standard error of the mean.

Discussion

In Experiment 2 we used an N-Back task compelling participants to update the working memory content on a trial-by-trial basis. Strengthening the results obtained in Experiment 1, we now found a significant main effect of Memory load on RTs from the primary task, with participants being faster in the low load condition than in the high load condition. Most important, the temporal preparation effect did not rely on the Memory load condition, since we replicated a robust rhythm effect, with participants responding faster after regular than after irregular rhythms, regardless of memory load.

GENERAL DISCUSSION

Previous studies of temporal preparation had shown that people can orient their attention as a function of rhythmic sequences of stimuli (Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002; Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011; Triviño, Arnedo, Lupiañez, Chirivella, & Correa, 2011; Sanabria & Correa, 2012). Several of the previous research suggests that temporal preparation effects driven by rhythmic cues are so strong that they should be present under dual task conditions (Jones et al, 2002; Rohenkohl et al, 2011; De la Rosa et al, 2012). However, other studies found the opposite results. In particular, Schwartz and colleagues (2011) found a larger P3b for deviant tones within the regular sequences compared to the irregular sequences in the attentive session (participants were told to concentrate on the tonal sequence) but not in the pre-attentive session (participants were told to ignore the sequence and to concentrate on a silent video clip). These results, contrarily to our hypothesis, suggest the participation of top-down (attention-dependent) mechanisms in the temporal preparation induced by rhythms. De la Rosa and colleagues (2012) designed an experiment to test the automaticity of temporal preparation driven by auditory rhythms and found that temporal preparation was not affected by the concurrent performance of a secondary visual working memory task. In our Experiment 1, we went a step further by presenting auditory instead of visual stimuli in the working memory task. Moreover, in Experiment 2, we used an N-back task in order to increase WM load further by demanding memory updating. The N-back task has been classically used in literature to compel participants to encode incoming information and update working memory contents. Working memory updating has been related to executive processes (Salmon et al., 1996; Miyake et al., 2000), and, moreover, previous studies found that temporal processing of intervals is affected when concurrently performed with a secondary task involving updating of information, but not when only passive storage is required (Rammsayer and Ulrich, 2011). Temporal preparation driven by symbolic predictive cues, i.e. temporal orienting, is also impaired by updating WM tasks (Capizzi, Correa, & Sanabria, 2013; Capizzi et al., 2012). Crucially, the experiments reported here revealed faster RTs after regular rather than irregular rhythms regardless of WM load. Temporal preparation induced by rhythms also resisted different demands of WM, maintenance and rehearsal in Experiment 1, and updating in Experiment 2. These results therefore provide strong

support of the involvement of bottom-up processing in temporal preparation exogenously driven by auditory rhythms.

Our results seem to be in line with previous studies (de la Rosa et al., 2012; Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011; Triviño, Arnedo, Lupiañez, Chirivella, & Correa, 2011; Bolger, Trost, & Schön, 2013). For example, Triviño et al. found that patients with right prefrontal lesions did not show impairments in temporal preparation driven by rhythms, whereas they showed difficulties when temporal orienting, symbolic cues were used. In this vein, a recent transcranial magnetic stimulation (TMS) study has confirmed this dissociation by showing that TMS on the dorsolateral prefrontal cortex selectively influenced temporal orienting driven by endogenous cuing, while the preparatory effects of regular rhythms remained intact (Correa et al., 2014). Since these prefrontal structures are related to controlled attentional processes, these findings suggest that temporal preparation driven by rhythms should be associated with more bottom-up processing not related to these areas. In the same line, other studies have found that the perception of regular sequences can induce adjustments in spontaneous motor behavior in infants. For example, Bobin-Bègue and colleagues (Bobin-Bègue, Provasi, Marks, & Pouthas, 2006) recorded infants' sucking while they were listening to a rhythmic sequence. The results showed that two-month-old infants adapt their sucking rhythm to an external auditory pattern when these rhythmic sequences were faster than their spontaneous rhythm. These results suggest that processing and responses to auditory rhythms are mediated by exogenous/bottom up processing, in contrast to endogenous temporal orienting.

Our data seems to point to an independence between temporal preparation induced by rhythmic cues and WM at the behavioural and, presumably, at the neural level, even if previous research has pointed to overlapping brain areas (i.e., putamen and inferior frontal gyrus; Griffiths et al., 1999; Gaab et al., 2003; Protzner & McIntosh, 2007; Granh & Brett, 2007; Geiser et al., 2012). However, any argument in that sense remains speculative since brain activity was not measured in the current study. Further studies measuring brain activity should be conducted in order to clarify this issue.

To sum up, the current research has provided two novel findings revealing the power of regular rhythms to enhance temporal preparation irrespective of whether a concurrent working memory task was performed. First, auditory regular rhythms can

enhance preparation under strong dual task competition for resources within the same modality. Second, rhythm preparatory effects survive WM interference not only under competition with a rehearsal Sternberg task, but also when a more demanding task involving memory updating, the N-back, is used. Future research might unveil whether other tasks (e.g. involving rhythmic stimulation) could interfere with temporal preparation driven by rhythms.

CAPÍTULO V. Cognitive entrainment to isochronous rhythms is independent of both sensory modality and top-down attention

The content of this chapter is under revision as Cutanda, D., Sanabria, D., & Correa, Á. Cognitive entrainment to isochronous rhythms is independent of both sensory modality and top-down attention. *Cognition*

ABSTRACT

We investigated whether rhythmic entrainment is stronger in the auditory modality than in the visual modality (Experiment 3), and whether it relies on top-down attention (Experiment 4). In Experiment 3, participants had to respond to a target presented after a sequence of either visual or auditory stimuli. We manipulated the anisochrony of this sequence, ranging from smaller to larger deviations of the isochrony (0, 10, 20, 50, 100, 150 and 200 ms) to compare the rhythmic entrainment patterns for auditory and visual modalities. Results showed a peak of optimal entrainment for both isochrony and deviations of isochrony up to 50 ms (i.e., participants were equally fast both after the isochronous sequences and after 10, 20 and 50 ms deviations), suggesting that anisochronous sequences can also produce entrainment. Beyond this entrainment window the reactions times became progressively slower. Interestingly, no differences were found in the entrainment patterns between auditory and visual modalities. In Experiment 4, we used a dual-task methodology by adding a working memory n-back task to the procedure in Experiment 3. Results did not show interference of the secondary task in either the auditory or the visual modalities, with participants showing the same pattern of entrainment as in Experiment 3. Taken together, these results suggest that the rhythmic entrainment constitutes a cognitive amodal process that occurs by default (automatically), regardless of top-down attention, to generate behavioural benefits.

INTRODUCTION

Environment provides us with many sources of temporal regularity to which we are exposed from an early age. Two and a half-year-old children can both synchronize their tapping to a regular tempo and anticipate beats, adjusting their motor response if the given tempo becomes slower (Provasi & Bobin-Bègue, 2003). External regular rhythms can both facilitate motor synchronization and provide information about when relevant events are going to occur.

The generation of temporal expectancies can be, thus, exogenously induced by regular patterns of stimuli (Nobre, Correa, & Coull, 2007). These temporal predictions result in behavioural benefits in response to the events matching the temporal structure, such as an enhancement of the reaction time (RT; Correa & Nobre, 2008; Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011; Sanabria & Correa, 2013), time judgement (Barnes and Jones, 2000) or pitch judgment accuracy (Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002).

This synchronization with external rhythms, known as rhythmic entrainment, is not only restricted to auditory stimuli. Several studies have found entrainment, resulting in behavioral benefits, using both dynamic visual stimuli (e.g., a ball moving across the screen; Doherty, Rao, Mesulam & Nobre, 2005; Rohenkol, Coull & Nobre, 2011) and sequences of stationary visual stimuli (Marchant and Driver, 2013). However, previous research has revealed behavioural advantage of auditory over visual rhythms, showing that stimulus duration is more accurately perceived in the auditory modality, as measured by discrimination and judgment tasks (Glenberg & Jona, 1991; Repp & Penel, 2002; Guttman, Gilroy, & Blake, 2005). Auditory dominance for temporal information processing has been shown, for example, in studies where a repetitive sound is presented simultaneously with a flickering light (e.g., Welch, Dutton Hurt, & Warren, 1986). In line with these studies, one could expect stronger entrainment for the auditory rhythms. However, to our knowledge, no study has directly compared auditory with visual rhythmic entrainment.

Regardless of the sensory modality in which the stimuli are presented, several studies have focused on the role of attention in the rhythmic entrainment. It has been shown, for example, that participants' responses to target stimuli presented after an isochronous rhythm are faster than to those presented after an anisochronous rhythm

(e.g. stimuli presented at random intervals) even when participants are specifically instructed to ignore the rhythm (Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011). Results like this suggest that attentional focus is not necessary for the rhythm to produce entrainment. In this line, de la Rosa and colleagues (de la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012) tested the resistance of auditory rhythmic entrainment under a dual-task paradigm, engaging the rhythmic entrainment process in a competition for attentional resources with a secondary task. In these experiments, participants had to perform an RT task concurrently with a working memory (WM) Sternberg type task. Results showed that participants' RTs were faster after the isochronous than after the anisochronous sequences and that the secondary task had no influence on this effect. More recently Cutanda and colleagues (Cutanda, Correa & Sanabria, 2015) went a step further to test the resistance of the entrainment processes under more demanding conditions of the secondary task. Unlike in de la Rosa et al. (2012), in Cutanda et al.'s study, all tasks were presented in the same modality (auditory) to increase the resource competition. Moreover, the secondary task performed concurrently with the RT task required an updating in the WM (n-back task). Once again, results showed that the entrainment effect (faster RT after isochronous than after anisochronous sequences) was not affected by the task, since the RT benefit induced by the isochronous rhythm was similar for both, the high-load and the low-load conditions. If there was a competition for common limited resources between both tasks, the addition of the secondary task would interfere with the primary task (Logan, 1979). The resistance of the entrainment effect to this interference suggested that the rhythm entrainment is an automatic process.

The manipulation of regularity in previous studies has usually included two extreme conditions, perfect isochrony and full anisochrony (e.g. Lange, 2010; Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011; de la Rosa et al., 2012; Cutanda et al., 2015). Results arising from these designs can only provide dichotomic information regarding the automatic nature of rhythmic entrainment depending on whether this effect is resistant or not to an attention demanding secondary task, however, automaticity of cognitive processing can be understood as a continuum (MacLeod & Dunbar, 1988; Capizzi, Sanabria, & Correa, 2012).

With the purpose to overcome the limitation arisen from previous designs, in the present study we used a parametric manipulation of the isochrony in the stimulus sequences presented before the target. This sequences could be either isochronous or anisochronous, the latest ranging from either smaller to larger deviations of the isochrony and, thus, resulting in a range of different anisochronous sequences. This manipulation had two objectives: 1) to obtain and compare the entrainment patterns for both, auditory and visual entrainment (Experiment 3); and 2) to test the resistance of rhythmic entrainment to a WM secondary task (Experiment 4).

In Experiment 3, participants were assigned randomly to either an auditory or visual rhythm condition. We expected to observe a progressive RT slowing as the deviations from isochrony increased (i.e., the entrainment effect), that is, we will analyze participants' RT to detect a target occurring at a fixed interval as a function of the level of the anisochrony of the entraining rhythm. We further expected this entrainment effect to be larger for auditory than for visual rhythms.

METHOD

Participants

Participants gave written consent before taking part in the experiment in return for monetary compensation (10 Euro). They were randomly assigned to the auditory and visual conditions of Experiment 3 and 4.

In Experiment 3 (single task), twenty-four students (11 men) from the University of Granada aged between 20 and 24 years (mean age = 20.75, SD = 1.22) were assigned to the auditory group. Five of the participants reported having formal musical training for at least the last 24 months prior to the experiment. Twenty-four students (10 men) from the University of Granada with ages between 19 and 25 years (mean age = 20.88; SD= 1.62) were assigned to the visual group. None of the participants reported having formal musical training in the past 24 months prior to the experiment.

In Experiment 4 (dual task), twenty-four students (8 men) from the University of Granada with ages between 19 and 29 years (mean age = 20.92; SD= 2.21) were assigned to the auditory group. Twenty-four students (11 men) from the University of Granada with ages between 19 and 34 years (mean age = 20.96; SD= 3.17) were

assigned to the visual group. Four of the participants in the auditory group and two in the visual group reported having formal musical training in the past 24 months prior to the experiment.

Results from participants who had formal musical training did not differ from the rest of the participants and their inclusion or exclusion from the analysis did not change the results significantly.

None of the participants reported history of neuropsychological disorders or uncorrected hearing and visual impairments. The experiment was conducted according to the ethical standards laid down in the Declaration of Helsinki (1964) and approved by the ethics committee of University of Granada.

Apparatus and stimuli

The experiment was run on an Intel Core i7 computer connected to a 19-in. LCD monitor. The E-prime software (Schneider, Eschman, & Zuccolotto, 2002) was used for stimuli presentation and to record participants' responses. The viewing distance was approximately 60 cm. In the auditory task participants had to respond to a target tone with a frequency of 400 Hz and 50 ms duration. This stimulus was preceded by an auditory sequence of 17 tones of 700 Hz and 50 ms duration. All auditory stimuli were presented via headphones at a clearly audible sound intensity. In the visual task the stimuli in the rhythmic sequence prior to the target consisted of a set of 17 identical visual stimuli: the letter 'O' presented in the centre of the screen during 50 ms, in uppercase, 280-point Courier New, black colour font. The target to which participants had to respond, presented after this sequence, was a 50 ms black and white 96 x 96 pixels Gabor patch. All stimuli were presented on a grey background.

In Experiment 4, four letters (M, R, S and V) were chosen for the N-Back task. One of the letters was randomly presented at the beginning of each trial. In the auditory task all letters were orally presented by a male voice which was previously recorded and edited using Audacity 2.0.2 software (The Audacity Team, 2012). All auditory stimuli were presented at the same intensity as in Experiment 3. In the visual task the letters

were visually presented in uppercase, 18-point Courier New, black colour font. In both experiments all letters were presented during 500 ms.

Procedure and task

Experiment 3

Participants were tested in a silent and dimly illuminated room. They were first familiarized with the stimuli and task and were also provided with both written and spoken instructions. They were informed that a sequence of tones (auditory task) or visual stimuli (visual task) irrelevant to the task would be presented before the target. To make sure that participants could clearly recognize the target they could also listen to it or see it as many times as they wanted before performing the task. Each trial began with the presentation of a fixation point (plus sign, $1.5^\circ \times 1.5^\circ$) in the centre of the screen that remained on and steady until the target presentation at the end of each trial. After 500 ms, the sequence was presented. In the isochronous sequence, 17 stimuli (50 ms each) were presented on each trial with a fixed interstimulus interval (ISI) of 300 ms. For each of the seven conditions a value of 0, 10, 20, 50, 150, or 200 ms was either added or subtracted to 300 ms at each interval within the sequence, producing rhythms that could range between isochrony (0ms deviation) to the largest anisochrony (200ms deviation) (See Figure 10). For each condition, one of these values was randomly added to 300 ms in half of the intervals and subtracted in the remaining half so that all the sequences had the same duration. A fixed foreperiod of 650 ms was presented after the sequence and prior to the target onset. Foreperiod duration was consistent with the temporal structure of the fully isochronous sequence, since it was twice as long as the interval between each stimulus plus the duration of one of the stimuli that would occur between intervals. All trials had a total duration of 6350 ms from the first stimulus of the sequence to the target onset. Participants should respond as quickly as possible to the target by pressing the spacebar key with their right index finger. Feedback message informing participants of their RT was displayed for 500 ms and also if no response was given within 1000 ms after the target onset (örespond fasterö).

Each participant completed 1 practice and 6 experimental blocks of 35 trials each, resulting in 30 trials per experimental condition in both, auditory and visual tasks.

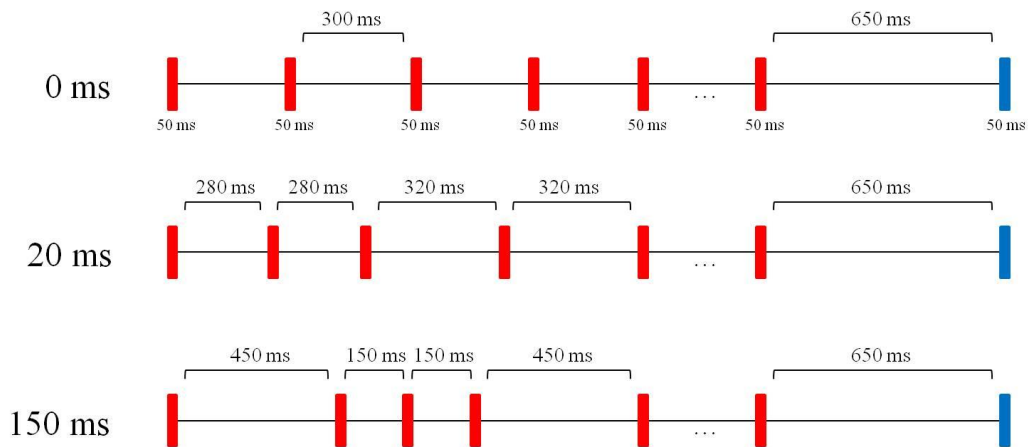


Figure 10. Schematic representation of events in Experiment 3 with examples of three of the seven anisochrony conditions.

Experiment 4

For the rhythmic entrainment task the procedure was the same as in Experiment 3. For the n-back task, participants were provided with both spoken and written instructions and were also familiarized with the stimuli before the performance of the task. Each trial began with the presentation of a fixation point (plus sign, 1.5° X 1.5°) during 500 ms followed by the oral (auditory task) or visual (visual task) presentation of a letter with a duration of 500 ms. After this, a question mark appeared in the centre of the screen during 3000 ms. At this point, participants were asked to press the 'a' key if the letter was the same one presented in the first trial of the block (0-back blocks) or two trials ago (2-back blocks) and the 'z' key if the letter was different. Feedback on the WM performance was presented after the response for 300 ms. The rhythmic entrainment task was presented after this, being the same as in Experiments 3. All trials had a total duration of 10150 ms.

Each participant completed 1 practice block and 3 experimental blocks of 35 trials each in both WM load conditions, resulting in 15 trials per experimental condition in both auditory and visual tasks.

Design and data analysis

Experiment 3

The mean RT to respond to the target was obtained for each one of the seven anisochrony conditions (0, 10, 20, 50, 100, 150 and 200 ms). With the purpose of comparing rhythmic entrainment between visual and auditory modalities, we performed between-groups analyses for the RT, including modality (visual and auditory) as between-participants factor and anisochrony (0, 10, 20, 50, 100, 150 and 200 ms) as within-participants factor. Data were analyzed by two-way analysis of variance (ANOVA).

Data from the practice block and trials in which participants responded before the target onset (during the foreperiod) or in which no response was given were not included in the analysis. Premature responses (responses given during the first 100 ms after the target onset) were also excluded from the analysis.

Experiment 4.

The experiment constituted a 2x7x2 design with the independent variables of modality (auditory and visual) as between-participants factor and anisochrony (0, 10, 20, 50, 100, 150 and 200 ms deviations) and memory load (0-back and 2-back) as within-participants factors. From here we conducted two ANOVAS with the dependent variables of mean RT to the target and accuracy in the WM task.

As in Experiment 3, data from the practice block and trials in which participants responded during the foreperiod or without response and premature responses were not included in the RT analysis. To make sure that participants were engaged in the WM task, trials with incorrect responses in the WM task were also discarded for the analysis of the mean RT.

Significant main effects and interactions were further analyzed by multiple paired t-test and corrected by Holm-Bonferroni test for multiple comparisons. Greenhouse-Geisser's corrected p-values and degrees of freedom are reported when the Mauchly's test indicated a violation of sphericity. Cohen's d was obtained for each comparison as well as partial eta-squared for the size of main effects and interactions. The 0.95 confidence intervals were also obtained and reported in the Figures.

RESULTS

Experiment 3

In the ANOVA with participants as a factor, mean RT, as expected, results showed a significant main effect of modality, $F(1, 46) = 6.7, p = .013, \eta^2 = .13$, revealing that participants responded faster in the auditory condition (228 ms) than in the visual condition (261 ms). The main effect of anisochrony was also significant, $F(4.29, 197.51) = 60.68, p < .001, \eta^2 = .57$ (Figure 11). Holm-Bonferroni test revealed significant differences between the 0 ms condition and the 100, 150 and 200 ms conditions (all $ps < .001$). Interestingly, no differences were found between the 0, 10, 20 and 50 ms conditions. RTs progressively increased after the 100 ms anisochrony, showing significant differences between 100 and 150 ms and 150 and 200 ms (both $ps < .001$) (Table 1). Interestingly, the interaction between modality and anisochrony was far from significant, $F < 1$.

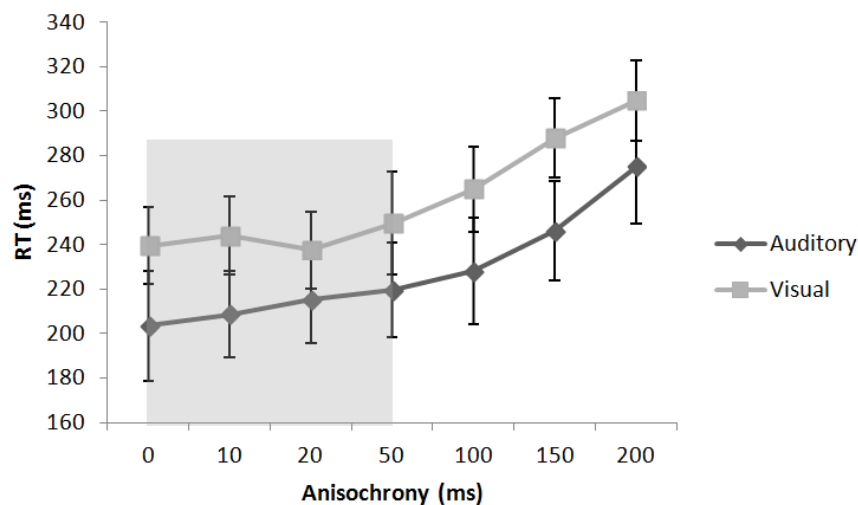


Figure 11. Mean reaction times (RT) as a function of the anisochrony (0, 10, 20, 50, 100, 150 and 200 ms) and modality (auditory and visual) in Experiment 3. Shaded area indicates the entrainment window where no significant differences were shown between anisochrony conditions. Vertical bars represent 95% confidence intervals.

| | | Anisochrony (ms) | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|-----|----------------------------|----------|----------------------------|----------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------|----------------------------|----------|----------------------------|----------|----------------------------|----------|
| | | 0 | | 10 | | 20 | | 50 | | 100 | | 150 | | 200 | |
| | | <i>p</i> | <i>d</i> | <i>p</i> | <i>d</i> | <i>p</i> | <i>d</i> | <i>p</i> | <i>d</i> | <i>p</i> | <i>d</i> | <i>p</i> | <i>d</i> | <i>p</i> | <i>d</i> |
| Anisochrony (ms) | 0 | | | 0.48 | -0.10 | 0.48 | -0.10 | 0.09 | -0.24 | <10⁻³ | -0.47 | <10⁻³ | -0.87 | <10⁻³ | -1.28 |
| | 10 | 0.48 | 0.10 | | | 0.99 | <10⁻² | 0.23 | -0.16 | <10⁻³ | -0.40 | <10⁻³ | -0.84 | <10⁻³ | -1.28 |
| | 20 | 0.48 | 0.10 | 0.99 | -0.00 | | | 0.23 | -0.16 | <10⁻³ | -0.40 | <10⁻³ | -0.83 | <10⁻³ | -1.28 |
| | 50 | 0.09 | 0.24 | 0.23 | 0.16 | 0.23 | 0.16 | | | 0.12 | -0.22 | <10⁻³ | -0.61 | <10⁻³ | -1.02 |
| | 100 | <10⁻³ | 0.47 | <10⁻³ | 0.40 | <10⁻³ | 0.40 | 0.12 | 0.22 | | | <10⁻³ | -0.39 | <10⁻³ | -0.80 |
| | 150 | <10⁻³ | 0.87 | <10⁻³ | 0.84 | <10⁻³ | 0.83 | <10⁻³ | 0.61 | <10⁻³ | 0.39 | | | <10⁻³ | -0.43 |
| | 200 | <10⁻³ | 1.28 | <10⁻³ | 1.28 | <10⁻³ | 1.28 | <10⁻³ | 1.02 | <10⁻³ | 0.80 | <10⁻³ | 0.43 | | |

Table 1. Corrected *p*-values and effect size, as expressed by Cohen’s *d* for each comparison between anisochrony conditions in Experiment 3. The significant differences appear highlighted in bold.

Experiment 4

The analysis of the RTs showed a significant main effect of anisochrony, $F(6, 276) = 31.4, p < .001, \eta^2 = .41$. Holm-Bonferroni test showed significant differences between the 0 ms condition and the 100 ms ($p = .002$), 150 ms ($p < .001$) and 200 ms conditions ($p < .001$) and also between the 200 ms and the 100 ms and 150 ms conditions (both $ps < .001$). There were not significant differences between the 0 ms condition and the 10 ms, 20 ms and 50 ms conditions (Table 2). The main effect of memory load was also significant, $F(1, 46) = 16.17, p < .001, \eta^2 = .26$, with faster RTs in the 0-back task (285 ms) than in the 2-back task (307 ms) but it did not interacted with anisochrony. None of the other terms in the ANOVA reached statistical significance (main effect of modality, interaction between modality and memory load, interaction between modality and anisochrony, interaction between task and anisochrony, and interaction between memory load, anisochrony and modality; all $F_s < 1$) (See Figure 12).

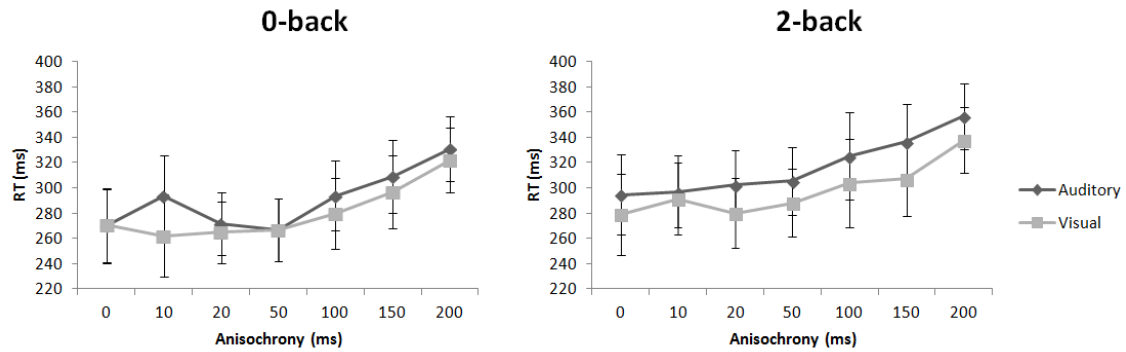


Figure 12. Mean reaction times (RT) as a function of the anisochrony (0, 10, 20, 50, 100, 150 and 200 ms), modality (auditory and visual) and memory load (0-back and 2-back) in Experiment 4. Vertical bars represent 95% confidence intervals.

| | | Anisochrony (ms) | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|-----|----------------------------|----------|----------------------------|----------|----------------------------|----------|----------------------------|----------|----------------------------|----------|----------------------------|----------|----------------------------|----------|
| | | 0 | | 10 | | 20 | | 50 | | 100 | | 150 | | 200 | |
| Anisochrony (ms) | | <i>p</i> | <i>d</i> | <i>p</i> | <i>d</i> | <i>p</i> | <i>d</i> | <i>p</i> | <i>D</i> | <i>p</i> | <i>D</i> | <i>p</i> | <i>d</i> | <i>p</i> | <i>d</i> |
| | 0 | | | 1.00 | -0.12 | 1.00 | -0.02 | 1.00 | -0.05 | <10⁻² | -0.33 | <10⁻³ | -0.52 | <10⁻³ | -0.96 |
| | 10 | 1.00 | 0.12 | | | 1.00 | 0.11 | 1.00 | 0.07 | 0.09 | -0.23 | <10⁻² | -0.44 | <10⁻³ | -0.91 |
| | 20 | 1.00 | 0.02 | 1.00 | -0.11 | | | 1.00 | -0.04 | <10⁻² | -0.33 | <10⁻³ | -0.54 | <10⁻³ | -1.01 |
| | 50 | 1.00 | 0.05 | 1.00 | -0.07 | 1.00 | 0.04 | | | <10⁻² | -0.30 | <10⁻³ | -0.51 | <10⁻³ | -0.98 |
| | 100 | <10⁻² | 0.33 | 0.09 | 0.23 | <10⁻² | 0.33 | <10⁻² | 0.30 | | | 0.15 | -0.17 | <10⁻³ | -0.57 |
| | 150 | <10⁻³ | 0.52 | <10⁻² | 0.44 | <10⁻³ | 0.54 | <10⁻³ | 0.51 | 0.15 | 0.17 | | | <10⁻³ | -0.41 |
| | 200 | <10⁻³ | 0.96 | <10⁻³ | 0.91 | <10⁻³ | 1.01 | <10⁻³ | 0.98 | <10⁻³ | 0.57 | <10⁻³ | 0.41 | | |

Table 2. Corrected *p*-values and size effect, as expressed by Cohen's *d* for each comparison between anisochrony conditions in Experiment 4. The significant differences appear highlighted in bold.

The analysis of the accuracy data in the WM task showed a significant main effect of memory load, $F(1, 46) = 79.51, p < .001, \eta^2 = .63$, with a higher accuracy in the 0-back (.95) than in the 2-back (.85) task. The main effect of modality was also significant, $F(1, 46) = 10.33, p = .002, \eta^2 = .18$, with participants being more accurate in the visual (.93) than in the auditory (.88) modality. Finally, there was a significant interaction between memory load and modality, $F(1, 46) = 5.95, p = .019, \eta^2 = .11$, showing a larger difference in accuracy between modality conditions in the 2-back (auditory, .82;

visual, .89) than in the 0-back task (auditory, .94; visual, .96). None of the other terms reached statistical significance (anisochrony, $F < 1$; interaction between anisochrony and modality, $F(6, 276) = 1.2, p = .31, \eta^2 = .03$; interaction between memory load and anisochrony, $F(6, 276) = 1.19, p = .31, \eta^2 = .03$; and interaction between memory load, anisochrony and modality, $F < 1$).

DISCUSSION

Research has shown that rhythmic entrainment results in behavioural benefits such as faster RT (Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011; Sanabria & Correa, 2013) or better time and pitch discrimination (Barnes and Jones, 2000; Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002), and that the entrainment processes can also be observed in the visual modality (Doherty, Rao, Mesulam & Nobre, 2005; Rohenkol, Coull & Nobre, 2012; Marchant and Driver, 2013). Moreover, rhythmic entrainment has proven to be resistant to demanding secondary tasks (de la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012; Cutanda, Correa, & Sanabria, 2015). Taken together, all these results suggest that the rhythmic entrainment is a strong highly automatic process, and that can be triggered by both auditory and visual rhythmic stimuli. However, two main issues can be drawn from the mentioned studies: first, the entrainment had been only studied under extreme dichotomic conditions, making it impossible to dismiss a gradation of the competition for cognitive resources; and second, to our knowledge, visual and auditory entrainment had not been directly compared and thus, it cannot be claimed that these processes are completely amodal. Experiments 3 and 4 were designed to address these issues, studying the potential differences between auditory and visual modalities in the rhythmic entrainment (Experiment 3) and testing the resistance of the entrainment processes under dual-task conditions (Experiment 4).

The analysis of both Experiments 3 and 4, confirmed that participants were faster at the smaller than at the larger deviations from isochrony. The RT results of the present study showed two different periods of entrainment that depend on the anisochrony conditions. First, the peak of the entrainment effect (fastest RTs) was observed in the three smallest deviations (10, 20 and 50 ms conditions) and not only in the full isochrony condition. Second, beyond this "entrainment window", participants' RT became progressively slower as the deviations from isochrony increased suggesting a

progressive disentrainment. These results suggest, thus, that sequences with small anisochronies can also lead to an entrainment effect as strong as pure isochronic sequences.

This entrainment effect (faster responses for the more isochronous sequences) was similarly found for auditory and visual rhythmic cues. Previous research has shown entrainment after both auditory (Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002; Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011; Cutanda, Correa, & Sanabria, 2015) and visual sequences (Doherty, Rao, Mesulam, & Nobre, 2005; Correa & Nobre, 2008; Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011; Marchant and Driver, 2013), however, the effects of the auditory and visual rhythms on participants' responses were measured separately. To our knowledge, our study is the first to compare auditory to visual rhythmic entrainment directly in the same experiment.

In line with several studies showing an auditory advantage in temporal processing (Glenberg & Jona, 1991; Repp & Penel, 2002; Guttman, Gilroy, & Blake, 2005; Grahn, 2013) we expected differences in the RT entrainment function between auditory and visual stimuli. Moreover, visuo-motor synchronization has proven to be more stable than audio-motor synchronization when motion stimuli are used, whereas stationary stimuli seem to benefit the audio-motor synchronization (Hove, Fairhurst, Kotz, & Keller, 2013). Given that all the stimuli in Experiment 3 and 4 were stationary stimuli, one could expect to find differences in the rhythmic entrainment, with auditory rhythms showing a stronger entrainment effect. However, this hypothesis was not confirmed since the isochrony of the sequences led to faster responses and followed the same pattern regardless of the modality in which these sequences were presented.

In Experiment 4, no significant differences were found in the rhythmic entrainment as a function of the memory load, in line with our previous study (Cutanda, Correa, & Sanabria, 2015). Moreover, the entrainment window in Experiment 4 was the same as in Experiment 3. Taken together, these results suggest a strong resistance of the entrainment to the simultaneous performance of a secondary task, pointing once again to a high degree of automaticity. These results would be in line with previous studies showing that top-down attention does not seem to play an important role in the rhythmic entrainment (Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011). In this same line, recent research on

auditory predictive processing suggests that attentional control is not required to generate predictions (see Bendixen, SanMiguel, & Schröger, 2012, for a review). This would not only explain the lack of influence of the secondary task in the entrainment in Experiment 4, but also supports the idea that visual isochronous sequences can generate temporal predictions as strongly as auditory sequences, since the dual-task had neither influence on our auditory task and nor on the visual task.

Several authors have considered the neural oscillations to explain the mechanism by which regular rhythms improve behavioural performance (Lakatos et al., 2008; Schroeder & Lakatos, 2009; for a review see Arnal & Giraud, 2012). Results suggest an entrainment of neural oscillations to an external isochronous rhythm, synchronizing (phase-locking) with the pattern of the temporal structure and, in consequence, aligning the high-excitability phases of the brain dynamics with the expected stimuli. According to these studies this synchronization would occur when the rhythm is detected in a task and would explain, thus, that our participants showed an entrainment effect not only in the auditory tasks but also in the visual tasks. Interestingly, it has been shown that isochronous visual sequences can also entrain neural oscillation, phase-locking to the visual stimuli (Mathewson et al., 2012). Finally, and regardless of the neural oscillations, it has also been shown that temporal predictability of a visual isochronous sequence results in an enhancement of several structures previously reported in auditory temporal processing (Marchant & Driver, 2013). These findings, together with our RT results, suggest that the entrainment of neural oscillations to these sequences would result in a temporal prediction of when the target is going to appear, and that this prediction would occur in both auditory and visual domains.

In summary, results of both Experiments 3 and 4, confirm that the rhythmic entrainment would constitute a highly automatic cognitive process that can be triggered not only by purely isochronic rhythmic stimuli but also by sequences with a certain degree of anisochrony. Moreover, the rhythmic entrainment has proven to be resistant to demanding secondary tasks and does not seem to show any gradation of automaticity, suggesting that it constitutes a strong and probably basic cognitive process not dependent either on top-down attention or on the modality in which the stimuli are presented.

CAPÍTULO VI. Electrophysiological evidence of the influence of a secondary working memory task on the rhythmic entrainment

INTRODUCTION

Experiments 1, 2 and 4 of the present thesis have shown resistance of the entrainment effect to WM tasks. Although these results would be in line with other studies that have suggested that rhythmic entrainment is not dependent of top-down attention (Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011; Triviño et al., 2011; Correa et al., 2014), they seem to be in contradiction with results showing an enhancement on the P3 component in isochronous sequences only when participants were explicitly attending to the sequences (Schwartz, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2011). In Experiment 5 we aimed not only to clarify this contradiction, but also to study the resistance of the rhythmic entrainment to secondary WM tasks with electroencephalographic methods.

Previous research has found activity in the N1 and P3 potentials related to the rhythmic entrainment. For example, it has been showed an enhancement on the N1 amplitude when the target to respond is presented at the expected time or is consistent with the temporal structure of the previous sequences (Correa & Nobre, 2008; Lampar & Lange, 2011; Lange & Röder, 2006; Lange, Rösler, & Röder, 2003; Sanabria & Correa, 2012; Lange, 2009). On the other hand, an enhancement on the P3 has been found for the detection of deviants in isochronous sequences (Schmidt-Kassow, Schubotz, & Kotz, 2009; Schwartz et al., 2011) and also in RT task when the target is presented at the expected time (Lange, 2009, 2010).

In line with these results, we expected to find an enhancement on both, the N1 and the P3 components, for the targets presented after isochronous sequences. Regarding the role of top-down attention in the rhythmic entrainment, we expected to clarify the contradictions between our previous results and the results showed by Schwartz et al. (2011). This is, if top-down attentional mechanisms are necessary in the rhythmic entrainment, the P3 component should not show different activity to the targets presented after isochronous and anisochronous sequences during the concurrent performance of a WM task. On the other hand, if rhythmic entrainment is independent of top-down attention, the different activity on this component between isochronous and anisochronous conditions should be observed regardless of the memory load.

METHOD

Participants

Eighteen students from the University of Granada took part in the experiment in return for monetary compensation (10 Euro). All participants gave written consent prior to their participation in the study and none of them reported history of neuropsychological disorders or uncorrected hearing and visual impairments. The experiment was conducted according to the ethical standards laid down in the Declaration of Helsinki (1964). Data from two participants were discarded because of excessive artifacts. The remaining sixteen participants (age range from 19 to 26 years old, 8 men) were included in both, behavioural and ERP analysis.

Stimuli and task

We used an Intel Core 2 Duo personal computer connected to a 17-in LCD monitor for both the stimulus presentation and the response collection. The task was the same as in Experiment 2 of this thesis (page 70), with the only exception that more experimental trials were added to the task in order to signal-to-noise ratio in the ERP analysis. Specifically, the experimental task consisted in 7 experimental blocks for each memory load condition and 24 trials per block (12 for each entrainment condition), resulting in 84 trials per experimental condition.

EEG recording

Participants were instructed to avoid eye blinks and movements during the stimulus presentation. A 128-channel Geodesic Sensor NetTM (Tucker, Liotti, Potts, Russell, & Posner, 1994) connected to an AC-coupled high-input impedance amplifier (200 Má , Net AmpsTM, Electrical Geodesics, Eugene, Oregon) was used for the EEG recording. The net included sensors lateral and below eyes to monitor both horizontal and vertical eye movements (electrooculogram, EOG electrodes). Prior to the recording impedances for each channel were adjusted and kept below 50 ká . Gain and zero calibration were performed prior to the start of every recording. All electrodes were referenced to the vertex (Cz) during the recording and were algebraically re-referenced off-line to calculate the average reference. The EEG was amplified with a band pass of 0.1ó100 Hz (elliptic filter) and digitised at a sampling rate of 250 Hz.

Behavioural analysis

The experiment constituted a 2 x 2 design with the independent variables of entrainment (isochronous and anisochronous) and memory load (0-back and 2-back). The dependent variables were the mean RT to the target in the entrainment task and the accuracy in the WM task.

Data from the practice block, anticipations and omissions (2.3 %), premature responses (RT < 100 ms, 6.71 %) and trials with incorrect responses in the WM task (6.21 %) were not included in the analysis.

ERP analysis

In order to process and analyse the ERP data we used Matlab software (Matlab 2013a, Mathworks Inc.), and a combination of Matlab-scripts, EEGLab toolbox (version 13.2.2b, Delorme & Makeig, 2004) and ERPLab toolbox (version 4.0.2.3, Lopez-Calderon & Luck, 2014). Continuous data were re-referenced offline to the average of all electrodes and noisy scalp electrodes were identified via visual inspection and then replaced by the average voltage of the closest three neighbor electrodes. Data were high-pass-filtered with a cut-off frequency of 0.1 Hz before applying independent component analysis (ICA, Delorme & Makeig, 2004; Hoffman & Falkenstein, 2008) to correct eye-blink artifacts. To identify all the independent components responsible for ocular artifacts and make sure that they were temporally consistent with eye movements and blinks, we performed a visual inspection of the raw EEG data before removing the prototypical components (average of two independent components per participant).

Once the ocular artifacts were removed from the data, separate epochs were constructed for targets (between -200 and 1000 ms relative to the target onset). The 200 ms period prior to the target onset was used for baseline correction. The segmented epochs were then filtered with a 30Hz low-pass cutoff. Remaining artifacts exceeding $\pm 100 \mu\text{V}$ were detected and the epochs including those artifacts were discarded from further analysis. To ensure a sufficient signal-to-noise ratio we excluded all participants for whom more than 25% of the epochs were rejected, resulting in the exclusion of two

participants. Finally, separate grand averages were obtained by averaging all participants' waveforms.

For all analyses, amplitude was calculated as the mean voltage in a specified temporal window and electrodes site. The temporal windows were chosen on the basis of visual inspection of the grand average waveforms, whereas the electrodes selection was based on the topographical distribution of the scalp activity for each potential of interest (see Figure 13). The P3 potential was represented at central and posterior sites (electrodes 32, 38, 43, 48, 52, 53, 54, 55, 60, 61, 62, 79, 80, 81, 86, 87, 88, 93, 94 and 99; see Figure 14), with maximal amplitude between 352 and 392 ms ($M=376$ ms). Unfortunately, the activity on the N1 was not clear, probably due to excessive noise in the signal.

A repeated measures ANOVA with the factors of entrainment (isochronous, anisochronous) and memory load (0-back, 2-back) was performed on the mean amplitude voltages within a time window from 350 ms to 410 ms.

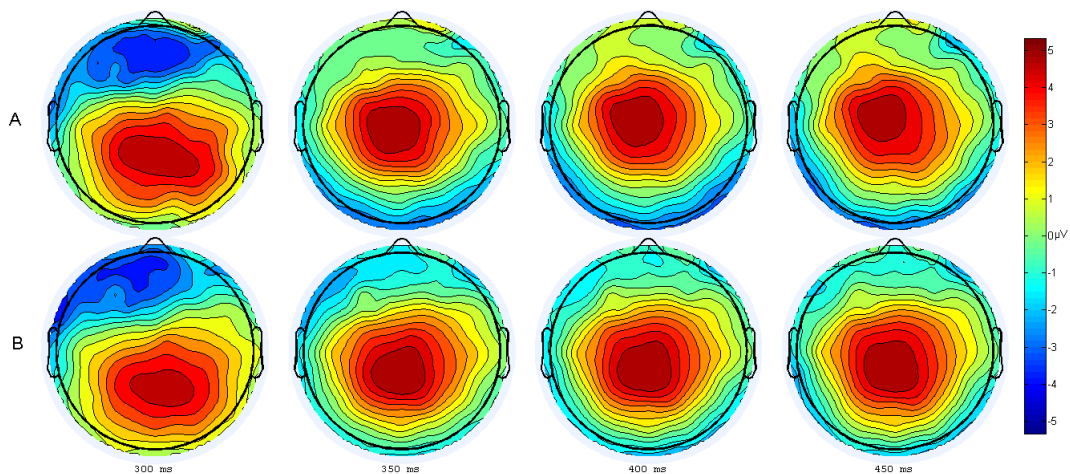


Figure 13. Grand average topographic scalp distribution of the P3 as a function of the entrainment condition (A: isochronous, B: anisochronous).

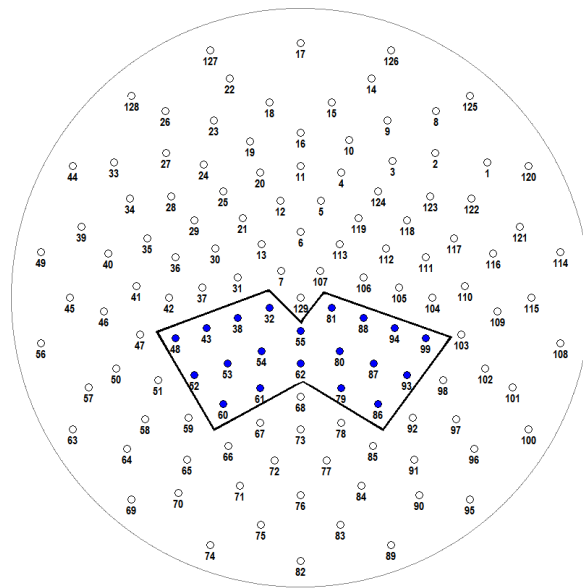


Figure 14. Electrode sites include in the analysis of the P3 potential.

RESULTS

Behavioural results

In the ANOVA with participants ϕ mean RT to the target, results showed a main effect of entrainment, $F(1, 15) = 45.66, p < .001, \eta^2 = .75$, with participants being faster after the isochronous (244 ms) than after the anisochronous sequences (282 ms) in both memory load conditions (0-back, $t(15) = 3.99, p = .001$; and 2-back, $t(15) = 8.57, p < .001$). Neither the main effect of memory load, $F(1, 15) = 1.88, p = .19, \eta^2 = .11$, nor the interaction between entrainment and memory load, $F < 1$, reached statistical significance (see Figure 15).

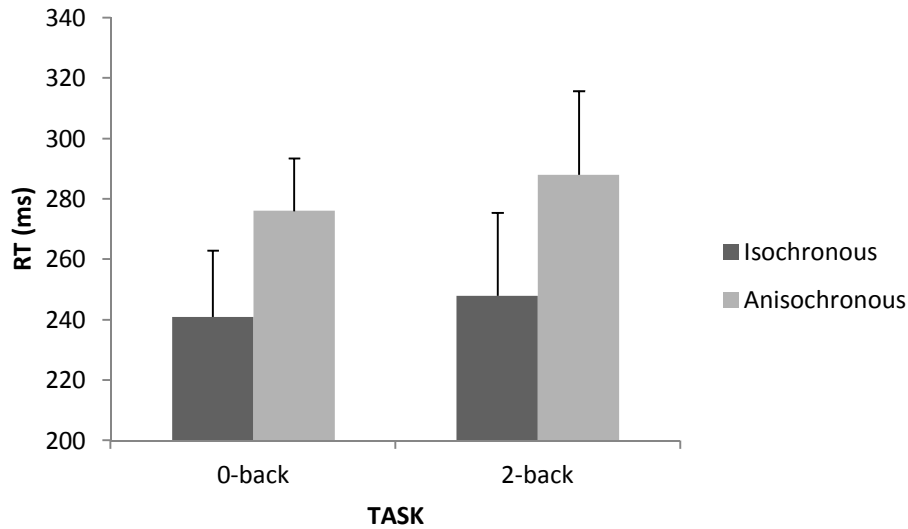


Figure 15. Mean reaction times (RT) as a function of entrainment (isochronous, anisochronous) and memory load (0-back, 2-back). Error bars represent the standard error of the mean.

The ANOVA on participants' accuracy in the WM task showed a main effect of memory load, $F(1, 15) = 16.71, p < .001, \eta^2 = .53$, revealing that participants' responses were more accurate in the 0-back (98%) than in the 2-back task (90%). The main effect of entrainment, $F(1, 15) = 3.1, p = .1, \eta^2 = .17$, and the interaction between entrainment and memory load, $F < 1$, were not significant.

ERP Results

The ANOVA on the mean amplitude voltages showed a main effect of entrainment, $F(1, 15) = 22.73, p < .001, \eta^2 = .60$, revealing an enhancement of the P3 potential following the anisochronous sequences (3.44) as compared to the isochronous sequences (2.03 μV). The main effect of memory load was also significant, $F(1, 15) = 5.83, p = .03, \eta^2 = .28$, showing a higher P3 amplitude in the 2-back condition (2.95 μV) than in the 0-back condition (2.51 μV). Finally, there was not significant interaction between entrainment and memory load, $F < 1$ (See Figure 16).

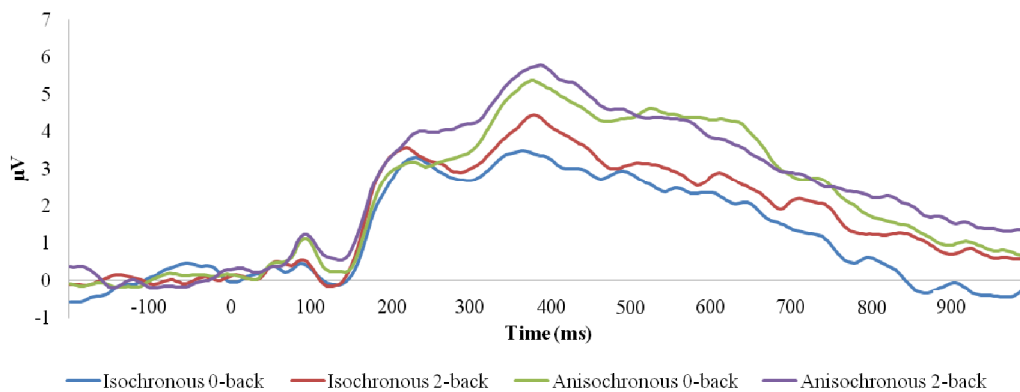


Figure 16. Mean amplitude voltages (μV) over time in a representative electrode (54) as a function of the entrainment (isochronous and anisochronous) and memory load conditions (0-back and 2-back).

DISCUSSION

In the present study, we investigated the rhythmic entrainment under dual-task conditions using EEG. According to the results in Experiments 1, 2, and 4 of this thesis, we expected to find an entrainment effect (faster RT after isochronous than after anisochronous sequences), regardless of the concurrent performance of a secondary WM task. As expected, participants' RTs remained faster after the isochronous sequences in both, 0-back and 2-back conditions, although note that unlike in Experiments 2 and 4 of this thesis, results did not show a memory load effect (participants' overall RTs remained the same in both, 0-back and 2-back conditions), and thus, we cannot confirm that the secondary task was demanding enough to fully engage participants' attention. Crucially, ERP analysis supported our prediction, since the amplitude of the P3 potential showed no interaction between entrainment and memory load, whereas the main effects of both, entrainment and memory load, were statistically significant.

Regarding the entrainment effect and according to previous research (Lange, 2009, 2010; Schmidt-Kassow et al., 2009; Schwartze et al., 2011), we expected an enhancement of the target-locked P3 potential when the target was presented after an isochronous sequence. However, contrary to what we expected, our results showed that the P3 was attenuated in the isochronous condition. One explanation to these findings

could rely on participants' expectancy about the target onset. It has been shown that the P3 response is elicited by unexpected sounds (Friedman, Cycowicz, & Gaeta, 2001; SanMiguel et al., 2010) and violations of the rhythmic congruency (Besson & Faita, 1995; Jongsma, Meeuwissen, Vos, & Maes; 2007). In line with these studies, our participants could have experienced the targets presented after the anisochronous sequences as unexpected or incongruent when compared with the isochronous condition (in which temporal predictions can be easily drawn). Following this logic, it should be relevant to note that in the mentioned studies (Schmidt-Kassow et al., 2009; Schwartz, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2011), deviant tones or temporal violations of the rhythm were introduced within or after the entrainment sequences. This would explain the enhancement of the P3 amplitude in the isochronous conditions due to the violation of the expectancies, which would be stronger in the isochronous than in the anisochronous conditions. Since no violations of the isochrony were introduced in our experiment, the target following the anisochronous sequences would be perceived as more unexpected, eliciting an enhanced P3 response as a result. Results obtained by Correa and colleagues (Correa, Lupiáñez, Madrid, & Tudela, 2006) also seem to support this conclusion, since they found an enhancement of the P3 in invalid trials in a temporal orienting task. However, our results are still in contradiction with those showed by Lange (2009, 2010). More importantly, unlike in Schwartz et al.'s study (2011) our results do not seem to confirm that endogenous attention is necessary for an enhancement on the P3 amplitude, and although this is in line with our predictions about the role of attention on the rhythmic entrainment, these results are in contradiction with those showed by Schwartz et al. (2011). New entrainment studies focused on the P3 component should be conducted in order to clarify these contradictory results.

The main effect of memory load also showed a significant effect, with an enhancement of the P3 in the 2-back condition when compared with the 0-back condition. This result is in agreement with research associating an enhancement of the P3 potential with memory recovery and the performance of working memory tasks (Donchin, 1981; Polich, 2007; Saliassi, Geerlings, Lorist, & Maurits, 2013). However, results on n-back tasks are contradictory. While some studies have shown an enhancement on the P3 as the memory load increases (Saliassi, Geerlings, Lorist, & Maurits, 2013), other authors have found the opposite (P3 amplitude decreasing with

the memory load; Watter, Geffen, & Geffen, 2001). Due to these contradictions our results have to be taken cautiously.

Dual-task studies have shown that the P3 component may reflect attentional resources allocation, since its amplitude usually decrease for the secondary task when the primary task difficulty is increased (Wickens, Kramer, Vanasse, & Donchin, 1983; Strayer & Kramer, 1990; Kramer, Strayer & Buckley, 1991; Pratt, Willoughby, & Swick, 2011). Since participants considered the n-back task to be the primary task, one could expect a smaller amplitude in the P3 for the entrainment task during the 2-back task, however, both the behavioural and the ERP analysis did not show any interaction between our primary and our secondary task, and thus, it does not seem probable that a reallocation of attentional resources was necessary. Moreover, the activity on the P3 on both, memory load and entrainment, could be the result of the same process, this is, the role of participants' attention was greater for the 2-back task, but also for the detection of targets presented after anisochronous sequences.

In conclusion, with this experiment we wanted to study if the addition of a secondary WM task interfered with the entrainment effect. The study of EEG activity could provide novel information regarding this matter, since none of our previous Experiments (1, 2 and 4) have shown any influence on the secondary task. However, this study confirmed once again that the rhythmic entrainment is resistant to WM tasks not only in the behavioural aspect (as has been shown in previous research) but also at the neural level, since the P3 showed significant effects of entrainment and memory load but no interaction. However, even if the activity on the P3 was greater for the anisochronous condition, the P3 was still clear after the isochronous sequences, and thus, although the resistance to the WM task is confirmed, we cannot rule out the possibility that top-down attention is somehow involved in rhythmic entrainment.

Since the different WM tasks used in Experiments 1, 2, 4 and 5 did not show any influence on the entrainment effect, in Experiment 6 we went a step further by including a secondary task that requires temporal processing of an external rhythm. With this, we expected to finally clarify the participation or independence of top-down attentional processes in the entrainment.

**CAPÍTULO VII. The rhythmic entrainment is
resistant to the inclusion of a sensorymotor
synchronization task as a secondary task**

INTRODUCTION

In Experiments 1, 2, 3 and 4 of this thesis, we showed that both auditory and visual rhythmic entrainment are resistant to the concurrent performance of a secondary WM task. In Experiments 1 and 2, we increased task competition by adding a secondary WM task in the same sensory modality and that required updating of the memory content. The results did not show any effect of this manipulation on the rhythmic entrainment, suggesting that this process is not dependent of top-down attention. In the Experiments 3 and 4 we introduced a parametric manipulation of the isochrony in order to study the gradation of the automaticity. Once more, rhythmic entrainment remained unaffected by the secondary WM task.

The findings summarized above suggest that the rhythmic entrainment is an automatic process. However, it could be argued that the WM tasks are vaguely related to the rhythmic entrainment. In the present work, we went a step further by including a sensorymotor synchronization task as a secondary task. This way, participants would be engaged in two different entrainment tasks, requiring processing of temporal information in a similar fashion. Moreover, several studies have shown that the rhythmic entrainment and temporal expectations, as well as rhythm perception and production, and duration discrimination processes, are highly associated with action-related areas (Sakai et. al., 2000; Dreher, Koechlin, Ali, & Grafman, 2002; Grahn & Brett, 2007; Coull & Nobre, 2008; see Grahn, 2012 for a review). The connection between timing and motor system seems to be so robust that it has been suggested that this network could be better described as a predictive system (Schubotz, 2007). The sensorymotor synchronization task would imply, thus, a strong activation in the same neural regions involved in the rhythmic entrainment (parietal cortex, premotor cortex, basal ganglia, cerebellum and supplementary motor area (SMA) (Grahn, 2012; see Witt, Meyenard, & Laird, 2008 for a meta-analysis of neuroimaging studies of SMS tasks). In this study, we asked participants to synchronize their tapping to an isochronous rhythm, then, we introduced a second sequence with a different tempo (the entrainment sequence) that participants had to ignore in order to maintain the timing of their tapping. Unlike the WM, the sensorymotor synchronization requires temporal attention and processing and, thus, if there is a top-down component in the rhythmic entrainment, the

inclusion of a secondary task requiring rhythmic synchronization seems more proper to test whether it would interfere with the entrainment effect. On the other hand, if rhythmic entrainment is, as it has been suggested, independent from top-down attention, not even the inclusion of the sensorymotor synchronization task would produce an interference.

METHODS

Participants

Twelve participants (2 men) from University of Granada aged between 19 and 24 years (mean age = 21.42, SD = 1.96) took part in Experiment 6 in return for monetary compensation (10 Euro). All of the participants gave written consent before taking part in the experiment and none of them reported history of neuropsychological disorders or uncorrected hearing. The experiment was conducted according to the ethical standards laid down in the Declaration of Helsinki (1964).

Apparatus and stimuli

The experiment was run on an Intel Core i7 computer connected to a 19-in. LCD monitor. The E-prime software (Schneider, Eschman, & Zuccolotto, 2002) was used for stimuli presentation and to record participants' responses. The viewing distance was approximately 60 cm. All participants had to respond to a target tone with a frequency of 400 Hz and 50 ms duration. This stimulus was preceded by two sequences of 10 tones and 6 tones of 2000 and 700 Hz respectively. All auditory stimuli were presented via headphones at a clearly audible sound intensity.

Procedure and task

Participants were tested in a silent and dimly illuminated room. They were first familiarized with the stimuli and task and were also provided with both written and spoken instructions. Each trial began with the presentation of a fixation point (plus sign, 1.5° X 1.5°) in the centre of the screen that remained on and steady until the target presentation at the end of each trial. After 500 ms, a sequence of 10 tones (50 ms each) was presented (exogenous tapping sequence). The interstimulus interval (ISI) was fixed at 411 ms.

In the dual-task condition participants had to tap the space-bar of the keyboard with the index finger of their dominant hand, trying to synchronize each tap with each one of the tones (synchronization section). This sequence was followed by a silence interval of 4200 ms in which participants had to continue tapping at the same tempo (continuation section). Finally, a sequence of 6 tones (50 ms each), that participants were told to ignore, appeared before the target (continuation+entrainment section). In the isochronous sequence the ISI was fixed at 550 ms. In the anisochronous sequence the ISI was of 150, 350, 550, 750 and 950 ms and the order of these intervals was randomly assigned across trials. The target tone appeared after a fixed foreperiod of 1150 ms (equal to two intervals in the isochronous sequence plus the duration of one tone). Participants had to remain tapping at the rhythm of the exogenous tapping sequence during the whole trial until the target onset. In the single-task condition participants were told to ignore both sequences and to just respond to the target. Single and dual-task conditions were counterbalanced between subjects. To make the three sections of the task as similar as possible, the synchronization sequence had a duration of 4199 ms, and both the interval between the sequences and the entrainment sequence had a duration of 4200 ms. All trials had a total duration of 13149 ms from the fixation point display until the target onset. Participants were told to respond to the target as fast as possible by pressing the *õ* (left-handed participants) or *ö* keys (right-handed participants) with their not dominant hand. If no response was given within 1200 ms after the target onset or if there was a response during the foreperiod, a feedback message was displayed for 500 ms (*õ*respond faster*ö* or *ö*wait for the stimulus*ö* respectively) (See Figure 17).

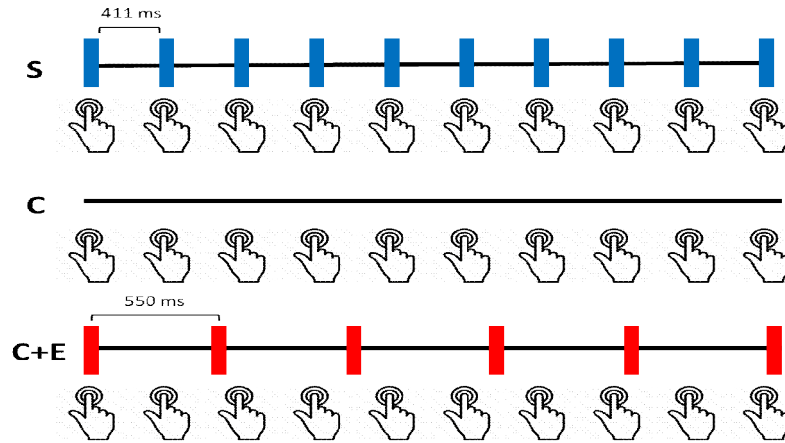


Figure 17. Schematic representation of events on a trial for all three sections (S = synchronization, C = continuation and $C+E$ = continuation+entrainment) in the isochronous entrainment condition.

Each participant practiced the tapping during 4 exogenous tapping sequences. After this, they completed 1 practice block of 6 trials and 3 experimental blocks of 20 trials each in both task conditions (single and dual tasks), resulting in 30 trials per experimental condition.

Design and data analysis

The experiment constituted a 2x2 design with the independent variables of entrainment rhythm (isochronous and anisochronous) and task (single and dual task). The mean RT to the target was analyzed as the dependent variable in an analysis of variance (ANOVA). Responses given during the first 100 ms after the target onset as well as trials with no response, were not included in the analysis (6.9%).

For the tapping condition, we conducted three 2x3 ANOVAs with the independent variables of entrainment rhythm (isochronous and anisochronous) and tapping section (synchronization, continuation and continuation+entrainment). The dependent variables were: 1) asynchrony, which is the difference between the time of a tap and the time of the corresponding event onset in the external synchronization rhythm, see Repp & Su, (2013), 2) the standard deviation of asynchronies in order to assess the tapping stability and, 3) the coefficient of variation of the intertap intervals (ITIs) which is the ratio of the SD to the mean.

RESULTS

In the ANOVA with participants as a factor, mean RT, results showed a main effect of entrainment rhythm, $F(1, 11) = 8.21, p = .02, \eta_p^2 = .43$, revealing that participants were faster after the isochronous (320 ms) than after the anisochronous sequence (360 ms). As expected, a main effect of task was also found, $F(1, 11) = 10.4, p = .008, \eta_p^2 = .49$, with participants being faster in the single task (316 ms) than in the dual task condition (364 ms) (see Figure 18). The interaction between rhythm and task was not significant, $F < 1$.

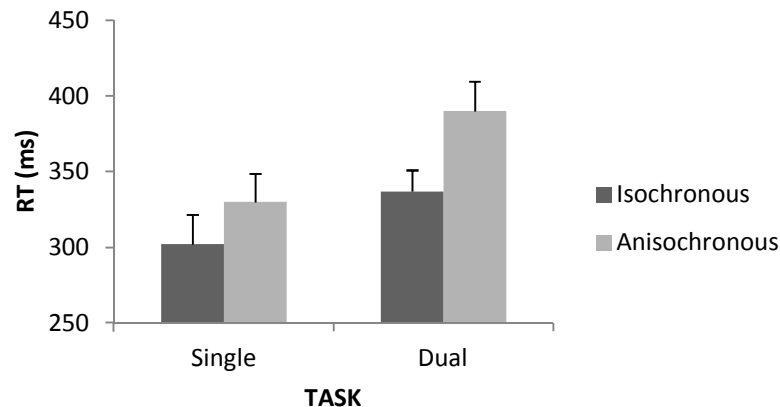


Figure 18. Mean reaction times (RT) as a function of entrainment rhythm (isochronous and anisochronous) and task (single: entrainment task and dual: entrainment + SMS task). Error bars represent the standard error of the mean.

The analysis of the tapping asynchrony revealed a main effect of section, $F(2, 22) = 5.32, p = .013, \eta_p^2 = .33$. Bonferroni test revealed that participant's asynchrony was smaller in the continuation ($M = -22$ ms, $SD = 29.9$) than in the synchronization condition ($M = -8$ ms, $SD = 40.2, p = .018$). The difference between continuation and continuation+entrainment sections ($M = -20$ ms, $SD = 41$) failed to reach significance, $p = .056$. The main effect of entrainment rhythm as well as interaction between entrainment rhythm and section were not significant, $F < 1$ and $F(2, 22) = 1.13, p = .34, \eta_p^2 = .1$ respectively (see Figure 19).

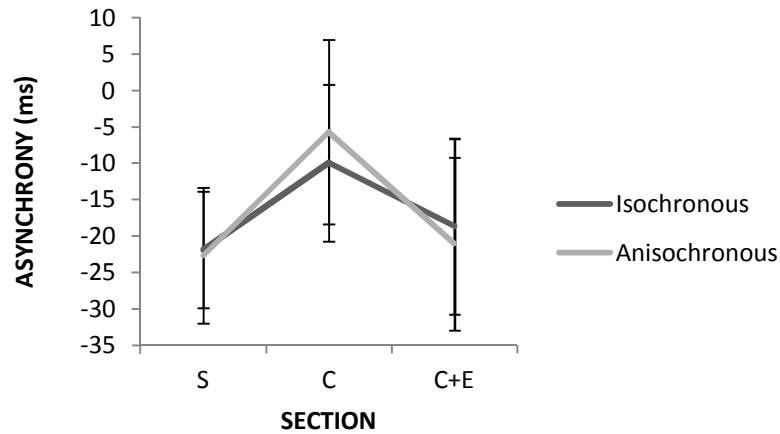


Figure 19. Mean asynchrony as a function of entrainment rhythm (isochronous and anisochronous) and section (S = synchronization, C = continuation and $C+E$ = continuation+entrainment). Error bars represent the standard error of the mean.

The analysis of the coefficient of variation did not show any significant difference in either entrainment rhythm, $F < 1$, section, $F(2, 22) = 1.38$, $p = .27$, $\eta^2 = .11$, or the interaction between entrainment rhythm and section, $F(2, 22) = 1.65$, $p = .21$, $\eta^2 = .13$ (see Figure 20).

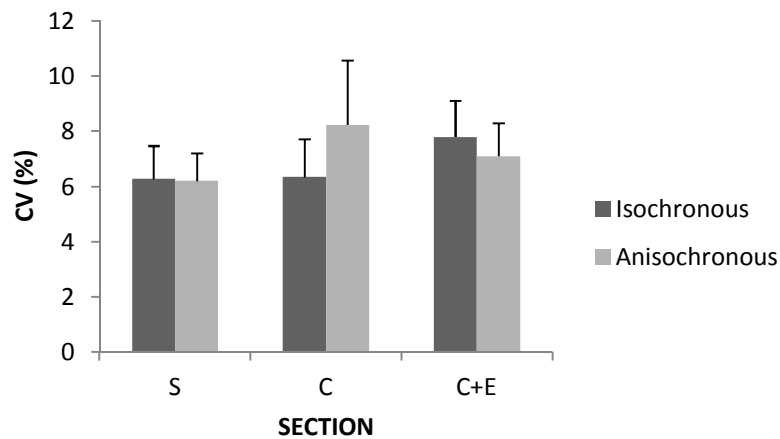


Figure 20. CV as a function of entrainment rhythm (isochronous and anisochronous) and section (S = synchronization, C = continuation and $C+E$ = continuation+entrainment). Error bars represent the standard error of the mean.

Finally, similar results were found for the SD of the asynchrony (entrainment rhythm, $F < 1$; section, $F(2, 22) = 1.23$, $p = .31$, $\eta^2 = .1$; and interaction between entrainment rhythm and section, $F(2, 22) = 1.51$, $p = .24$, $\eta^2 = .13$) (see figure 21).

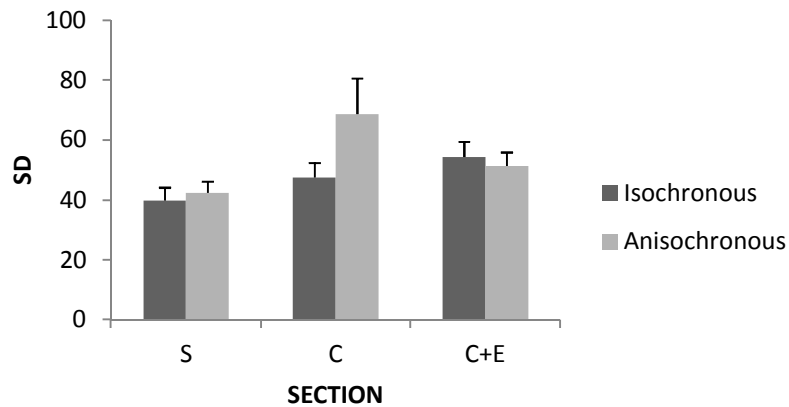


Figure 21. SD of asynchrony as a function of of entrainment rhythm (isochronous and anisochronous) and section (S = synchronization, C = continuation and $C+E$ = continuation+entrainment). Error bars represent the standard error of the mean.

DISCUSSION

In Experiment 6 we investigated whether auditory rhythmic entrainment is resistant to a sensorimotor synchronization secondary task. Results did not show any evidence of entrainment of the self-paced tapping to the distractor sequence, since there were no differences in asynchrony between the synchronization and the continuation+entrainment sections, moreover, the analysis of the tapping stability did not show any difference between the section conditions. This suggests that participants were able to ignore the entrainment rhythm. Moreover, the entrainment effect was not affected by the performance of the sensorimotor synchronization task. Taken together these results and all the previous dual-task studies, we can conclude that the rhythmic entrainment constitutes an automatic process, moreover, the robustness of the findings and the strength of its effects suggests that this process could be identified as a basic cognitive process.

CAPÍTULO VIII. Discusión general

8.1. Resumen de los resultados

El objetivo principal de esta tesis era estudiar el papel de la sincronización rítmica dentro de un sistema general de predicción. En concreto, pretendíamos responder a la siguiente pregunta: ¿es la sincronización rítmica un proceso independiente de la atención endógena? Estudios previos indican que los beneficios de la sincronización a secuencias isócronas se producen independientemente de las instrucciones (Rohenkohl, Coull, & Nobre, 2011), del daño en áreas cerebrales frontales (Triviño et al., 2012) e incluso a pesar de alteraciones en la percepción del ritmo (Bégel et al., 2017). Más aún, estudios bajo el paradigma de tarea dual, según el cual si dos tareas compiten por recursos limitados la inclusión de una tarea secundaria produciría un decremento en la tarea primaria (Logan, 1978; Logan, 1979), habían mostrado que el efecto de sincronización (tiempos de reacción más rápidos tras secuencias isócronas) es resistente a la interferencia de una tarea secundaria de memoria de trabajo (De la Rosa, Sanabria, Capizzi, & Correa, 2012).

En nuestra primera serie experimental nos planteamos incrementar la competición entre ambas tareas, primero igualando la modalidad (Experimento 1) y posteriormente sustituyendo la tarea de memoria que requería únicamente mantenimiento y recuperación de información (tarea tipo Sternberg) por otra tarea (*n-back*) que requería de una actualización permanente de la información a recuperar (Experimento 2). En ninguno de los casos se produjo una interferencia en el efecto de sincronización, si bien la sustitución de la tarea de memoria en el Experimento 2 provocó un aumento en los tiempos de reacción globales. Estos resultados indican claramente que la tarea *n-back* supone un incremento en la demanda en comparación a la tarea tipo Sternberg, pero este incremento no parece tener efecto alguno en el beneficio comportamental derivado de las secuencias isócronas respecto a las anisócronas.

Los resultados de los Experimentos 1-2 ofrecen una primera aproximación en el estudio del papel de la atención en la sincronización, sugiriendo que nos encontramos ante un proceso independiente de la atención endógena a los estímulos y altamente automático. Sin embargo, la descripción del proceso como altamente automático puede resultar vaga. ¿Significa que la sincronización va a darse en cualquier circunstancia? ¿existe un límite a esta automaticidad? Como ya hemos comentado en la

introducción de esta tesis, la automaticidad puede entenderse como un continuo (MacLeod & Dunbar, 1988; Capizzi, Sanabria, & Correa, 2012), y dicha continuidad parece difícil de estudiar si la manipulación empleada es dicotómica. Para solventar esta cuestión realizamos una nueva manipulación en la tarea de sincronización (Experimentos 3 y 4) que incluía diferentes desviaciones de la regularidad.

La manipulación utilizada en los Experimentos 3 y 4 no sólo nos permitía estudiar la automaticidad del proceso de sincronización, sino también las características propias del mismo. En relación a las características de la sincronización rítmica, por un lado, diversos estudios han mostrado que la sincronización es persistente y flexible, tal y como ya hemos descrito con detalle anteriormente (páginas 32 y 33; Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002; Sanabria, Capizzi, & Correa, 2011). Por otro lado, los estudios que han empleado estímulos visuales muestran que la sincronización en esta modalidad también es posible (Doherty, Rao, Mesulam & Nobre, 2005; Correa & Nobre, 2008; Rohenkol, Coull & Nobre, 2011). Sin embargo, los resultados respecto a la posible ventaja de una u otra modalidad (visual o auditiva) son contradictorios (ver página 34).

La manipulación realizada en el Experimento 3 de esta tesis permitía estudiar en profundidad la flexibilidad de la sincronización a través de ritmos con diferente nivel de anisocronía y ofrecernos un patrón más claro de la extensión de sus beneficios comportamentales. Junto a la manipulación en la anisocronía de las secuencias, incluimos también dos condiciones de modalidad sensorial, presentando las secuencias visual o auditivamente, con el objetivo de comparar el patrón de resultados obtenidos. Los resultados mostraron que los beneficios de la sincronización se extendían más allá de la influencia de las secuencias isócronas, mostrando una ventana de sincronización que resultaba en tiempos de reacción más rápidos a pesar de pequeñas desviaciones de la isocronía. Más aún, el aumento en los tiempos de reacción más allá de la ventana de sincronización era progresivo, lo que sugiere que los participantes podían extraer ciertos patrones de regularidad aun en condiciones altamente anisócronas.

En lo referente a la modalidad, no encontramos diferencias en el efecto de sincronización tras estímulos visuales o auditivos. La ventana de sincronización era similar en ambas modalidades, si bien es cierto que los tiempos de reacción fueron más rápidos tras las secuencias presentadas auditivamente. Estos resultados indican una alta

flexibilidad del proceso de sincronización, mostrando cómo los beneficios derivados de la misma se producen indistintamente aun a pesar de que las secuencias no sean estrictamente isócronas e independientemente de la modalidad. La inclusión de una tarea secundaria (n-back) en el Experimento 4 tenía el objetivo de estudiar si la independencia de la sincronización respecto a la atención endógena era total o parcial. Una vez más, la doble tarea no moduló el efecto de sincronización rítmica. Las ventanas de sincronización y el incremento progresivo en los tiempos de reacción se dieron en condiciones de alta y baja carga en memoria y tanto en condición visual como en auditiva.

Los resultados vistos hasta aquí parecen indicar que la sincronización no necesita de la atención endógena. Sin embargo, existen estudios que parecen indicar lo contrario. Se ha mostrado, por ejemplo, un aumento en la amplitud del componente P3 en respuesta a estímulos divergentes en secuencias isócronas, que fue dependiente de la atención explícita de los participantes (Schwartz, Rothermich, Schmidt-Kassow, & Kotz, 2012). En el Experimento 5 de esta tesis dimos un paso más allá para establecer el papel de la atención en la sincronización y tratar de aclarar esta aparente contradicción entre nuestros datos comportamentales con los datos de Schwartz et al. Para ello realizamos una adaptación del Experimento 2 (secuencias isócronas y anisócronas, tarea secundaria 0-back y 2-back) para su estudio mediante la electroencefalografía.

Contrariamente a lo que esperábamos, los resultados no mostraron ningún efecto de de sincronía en el componente N1, entendido como un indicador de la generación de predicciones. El componente P3, sin embargo, sí que mostró un aumento en su amplitud en respuesta a targets presentados tras secuencias anisócronas. Este aumento en amplitud, a su vez, no era dependiente de la condición de carga en memoria, produciéndose tanto en condiciones de baja carga (0-back), como de alta carga (2-back). Estos resultados contradicen los obtenidos por Schwartz y colaboradores (2012) y sugieren que la actividad en P3 no es dependiente de la atención endógena. Es necesario resaltar, sin embargo, que al contrario de los resultados obtenidos en los Experimentos 2 y 4, no encontramos un efecto comportamental en función de la condición de carga, es decir, no hubo un aumento de los tiempos de reacción globales en la condición de 2-back. No obstante, la actividad en el componente P3 sí mostró diferencias significativas en función de la tarea secundaria, siendo su amplitud mayor en la condición de alta

carga (2-back) y sugiriendo, por tanto, que los participantes estaban concentrados en la tarea de memoria. En cualquier caso, es necesario ser cautos ante estos resultados dada la falta de una línea base en el Experimento 5. Del mismo modo que podemos explicar el aumento de amplitud en P3 en condiciones anisócronas en función de la falta de predictibilidad del estímulo objetivo y la orientación de la atención hacia el mismo, también es posible que nos encontremos ante una disminución de su amplitud relacionado con un procesamiento más eficiente de las secuencias isócronas. Más aún, la actividad en el P3, aunque menor, también se observa claramente tras secuencias isócronas, por lo que no podemos asegurar una total independencia atencional respecto a los procesos de sincronización. En cualquier caso, la resistencia a la interferencia de la tarea secundaria parece apuntar en esta dirección.

Aun a pesar de las evidencias mostradas hasta este punto, se podría argumentar que los recursos necesarios para la realización de una tarea de memoria están difícilmente relacionados con aquellos necesarios para que se produzca la sincronización. Para abordar esta cuestión, en el Experimento 6 sustituimos la tarea de memoria por una tarea de golpeteo sincrónico (*tapping*). El golpeteo sincrónico requiere de una sincronización motora que implica un procesamiento de la información auditiva muy similar al de la sincronización rítmica y a su vez, activa las mismas regiones neurales, por lo que se esperaría una mayor interferencia entre ambas tareas. Sin embargo, la inclusión de esta tarea tampoco supuso un decremento en el efecto de sincronización, mostrando, una vez más y con mayor fuerza si cabe, la independencia de la sincronización rítmica del procesamiento arriba-abajo de la información.

8.2 Conclusiones

A continuación vamos a discutir las implicaciones de los resultados que acabamos de resumir. En primer lugar vamos a discutir el papel de la modalidad en la sincronización, para posteriormente centrarnos en los resultados en torno al papel de la atención y a la sincronización dentro de un sistema general de predicción.

8.2.1. Sincronización a ritmos visuales.

Estudios previos ya habían mostrado que la presentación de secuencias isócronas con estímulos visuales tiene efectos beneficiosos en los tiempos de reacción (Doherty,

Rao, Mesulam & Nobre, 2005; Correa & Nobre, 2008; Rohenkol, Coull & Nobre, 2011), la discriminabilidad temporal (Grahn, 2013) y la discriminabilidad perceptiva de estímulos (Marchant & Driver, 2012). No obstante, ningún estudio había comparado directamente la sincronización visual y auditiva en un único experimento. Los estudios de golpeteo sincrónico indican un beneficio de los estímulos visuales cuando se presentan de forma dinámica, sin embargo, cuando se presenta de forma estática el beneficio recae en la modalidad auditiva (Hove & Keller, 2010; Hove, Spivey, & Krumhansl, 2010; Hove, Fairhurst, Kotz, & Keller, 2013). Teniendo en cuenta que los estímulos empleados en el Experimento 3 eran estáticos y sumándole los resultados vistos en la literatura sobre conducción auditiva (Knox, 1945; Gebhard & Mowbray, 1959; Shipley, 1964; Myers, Cotton, & Hilp, 1981; Welch, 1999; Recanzone, 2003) y sobre un mejor procesamiento temporal en modalidad auditiva (Glenberg & Jona, 1991; Repp & Penel, 2002), podría esperarse una ventaja de las secuencias auditivas en nuestro experimento. Sin embargo, el patrón de sincronización obtenido fue similar para ambas modalidades.

Si la sincronización a estímulos auditivos tiene un beneficio respecto a los estímulos visuales, se podría esperar: 1) bien una ventana de sincronización mayor (resultado de una mejor extracción de la regularidad en las secuencias anisócronas), con tiempos de reacción más rápidos en secuencias con mayor anisocronía en comparación a la ventana en modalidad visual; 2) bien una ventana de sincronización menor (resultado de una mayor agudeza en la discriminabilidad temporal y un procesamiento más exacto de la regularidad), sin esto implicar un decremento mayor en los tiempos de reacción conforme aumenta la anisocronía en comparación con la modalidad visual. No obstante, las ventanas en ambas modalidades eran las mismas, lo que sugiere que no existe una ventaja auditiva ni en el procesamiento de los estímulos ni en la sincronización rítmica. Más aún, la inclusión de una tarea de memoria secundaria en el Experimento 4 tampoco produjo efectos diferenciales entre modalidades.

La única diferencia encontrada tras la presentación de secuencias auditivas y visuales radica en los tiempos de reacción globales, siendo más rápidos tras las secuencias auditivas. Los estudios de golpeteo sincrónico que han mostrado cómo la sincronización motora se beneficia en mayor medida de la presentación estímulos visuales dinámicos que estáticos (Hove & Keller, 2010; Hove, Spivey, & Krumhansl,

2010; Hove, Fairhurst, Kotz, & Keller, 2013) podrían explicar esta diferencia. Cabría plantearse, por tanto si los tiempos de reacción en modalidad visual hubieran sido más rápidos que los auditivos en caso de que las secuencias hubieran estado conformadas por estímulos dinámicos. Teniendo en cuenta esta argumentación, es imposible afirmar que la ventaja auditiva en lo que a tiempos de reacción se refiere deriva de una mejor sincronización general en esta modalidad, más aún, la ausencia de diferencias en el patrón de sincronización sugiere que nos encontramos ante un proceso con características amodales. Estudios futuros empleando estímulos dinámicos ayudarían a confirmar o rechazar esta afirmación.

8.2.2. Independencia de la sincronización de la atención endógena

La evidencia de una independencia de la sincronización respecto a la atención endógena se pone de manifiesto a lo largo de todos los experimentos presentados en esta tesis. En tres de las cuatro series experimentales de esta tesis (Experimentos 2, 4 y 5) empleamos una tarea secundaria que implica actualización constante de la información en memoria (n-back). Al comparar sus efectos con los de otra tarea que requiere únicamente de mantenimiento de la información en memoria (Experimento 1) se observa un efecto sobre los tiempos de reacción globales (Experimentos 2 y 4) que no mostraba la tarea que no necesita de dicha actualización. Sin embargo, a pesar de este coste por doble tarea en los tiempos de reacción, la tarea secundaria no interfirió en modo alguno con el efecto de sincronización, manteniéndose la diferencia en los tiempos de reacción tras secuencias isócronas y anisócronas. El tipo de tarea empleado es relevante, puesto que la actualización constante de la información ha sido propuesta como un proceso ejecutivo que requiere, al contrario de lo que sucede con las tareas de mero mantenimiento, de una manipulación activa del contenido a retener en memoria (Lehto, 1996; Morris & Jones, 1990; Miyake et al., 2001). La manipulación activa junto con los resultados en exactitud y en los tiempos de reacción globales, indican que la atención de los participantes debía estar dirigida a la tarea secundaria y que, muy posiblemente, estaban ignorando las secuencias rítmicas.

Aún a pesar de la circularidad a la hora de interpretar los resultados del Experimento 5 (más actividad en P3 en condiciones anisócronas o menor actividad en condiciones isócronas), este experimento supone otra evidencia a favor del argumento

anterior, mostrando efectos diferenciales en el componente P3, tanto en función de la carga en memoria como en función de la regularidad de las secuencias. Este efecto en el P3, sin embargo, mostraba la misma resistencia que se ha mostrado a niveles comportamentales, y los cambios en su amplitud ligados a la sincronía rítmica no dependían de la tarea secundaria.

Las tareas que requieren de actualización de la información en memoria sí que han mostrado, no obstante, una interferencia en los efectos de orientación temporal (Capizzi, Sanabria, & Correa, 2012), demostrando así su idoneidad como tareas secundarias para interferir en la generación de expectativas temporales. Pero en cualquier caso, defender un resultado negativo resulta complicado en ocasiones, dado que numerosas variables podrían dar cuenta de la falta de un resultado significativo. La mayor resistencia de la sincronización respecto a la orientación temporal se ha mostrado tanto en estudios comportamentales (Capizzi, Sanabria, & Correa, 2012) como neurales (Triviño et al., 2012; Correa et al., 2014), pero una mayor resistencia no implica necesariamente una independencia absoluta de la sincronización respecto a la atención endógena de los participantes.

Cabe plantearse, por tanto, si esta independencia de la atención endógena es total o parcial y si, en consecuencia, podríamos encontrarnos ante un proceso altamente automático que se desencadena independientemente del contexto o de las características situacionales de los participantes. Se ha mostrado, por ejemplo, que efectos clásicamente descritos como automáticos pueden desaparecer bajo ciertas circunstancias relativas a las estrategias de los participantes o la dificultad de la tarea (ver Ruz & Lupiañez, 2002, para una revisión al respecto). En el Experimento 4 pusimos a prueba una posible gradación de esta independencia, planteándonos que, si bien la tarea secundaria no había mostrado interferencia alguna ante secuencias isócronas, era posible que sí lo hiciera ante secuencias cercanas a esa isocronía, que quizás si requirieran de una mayor atención explícita a la hora de extraer la regularidad en las mismas. Sin embargo, los resultados mostraron una resistencia de los efectos de sincronización independiente tanto de la carga en memoria como de pequeñas desviaciones de la isocronía.

Llegados a este punto, hay dos conclusiones principales que se pueden extraer de los resultados de esta tesis: 1) la sincronización rítmica es un proceso efectivamente independiente de la atención endógena, ó 2) pese a la aparente idoneidad de la tarea secundaria, es posible que esta no resulte suficientemente demandante a la hora de interferir con un proceso altamente resistente a la interferencia. Los resultados del último experimento de esta tesis (Experimento 6) apuntan claramente a la primera de estas conclusiones. La inclusión de una tarea de sincronización motora (golpeteo sincrónico) como tarea secundaria resulta de especial relevancia a la hora de defender la automaticidad de la sincronización rítmica por varios motivos. En primer lugar, en ambas tareas se requiere de un procesamiento temporal de la regularidad, en segundo lugar, hemos visto cómo los mecanismos neurales que se encuentran a la base de la sincronización rítmica dependen casi en su totalidad de áreas motoras. Más aún, se ha visto que estas áreas motoras son las mismas que muestran activación durante las tareas de golpeteo sincrónico. La falta de interferencia en el Experimento 6 fue en las dos direcciones, puesto que el golpeteo sincrónico no tuvo ningún efecto sobre la tarea de sincronización, y viceversa, la aparición de la secuencia de sincronización rítmica no interfirió sobre el ritmo auto-producido por los participantes. Esto resulta relevante, puesto que supone una evidencia de que los participantes estaban ignorando de forma activa la secuencia de sincronización rítmica de forma que esto no interfiriera en lo que ellos consideraban ser la tarea primaria, es decir, el golpeteo sincrónico.

Durante el diseño de cada uno de los experimentos en esta tesis se puso un especial empeño en encontrar una tarea secundaria suficientemente demandante, sin embargo, los efectos de sincronización rítmica se han mostrado de manera consistente. En base al conjunto de los resultados obtenidos, parece que podemos asegurar que nos encontramos ante un proceso automático, independientemente de la atención endógena y cuyos mecanismos dependerían de un procesamiento abajo-arriba y, por tanto, puramente exógeno y guiado por los estímulos.

8.2.3. La sincronización rítmica como un mecanismo básico de predicción.

La aparición de estímulos externos con ciertos componentes de regularidad pone en marcha mecanismos de extracción de regularidad que permiten no sólo detectar las características de estos estímulos, sino, más importante, establecer predicciones respecto

a los mismos (ver Bendixen 2014 para una revisión). Cuando escuchamos una secuencia regular, bien isócrona, bien rítmica (como sería por ejemplo una canción), de algún modo somos capaces de predecir cómo la secuencia va a continuar. Esta extracción de regularidad va más allá de la mera predicción de continuidad, puesto que hemos visto que también nos permiten generar predicciones respecto a eventos futuros. Se ha propuesto que esta codificación predictiva de los estímulos externos responde a un mecanismo de disminución de la entropía cerebral, o dicho de otro modo, la forma en la que el cerebro organiza la información de la forma más eficiente posible en una suerte de proceso de ahorro de energía (Friston, 2010).

En esta línea, hemos discutido al comienzo de la introducción cómo nuestra percepción del mundo vendría determinada por los intentos del sistema predictivo de lograr una concordancia entre los estímulos externos y nuestras propias expectativas, bien sea a través de un ajuste en estas expectativas (codificación predictiva) o mediante la acción sobre el entorno (inferencia activa). A lo largo de esta tesis hemos visto que la sincronización es resistente a una gran diversidad de tareas. La predicción de la aparición del estímulo objetivo en nuestros experimentos ha sido consistente y los efectos de las secuencias isócronas se han dado independientemente del contexto en el que se presentaban. En base a estos resultados y poniendo en conjunto el marco teórico de la codificación predictiva y los modelos que explican la sincronización en base a oscilaciones atencionales, parece que las secuencias isócronas orientarían nuestra atención hacia los momentos temporales relevantes, actuando como un mecanismo de atención selectiva que nos permitiría ignorar cualquier estímulo intrascendente y reduciendo así los errores de predicción con el objetivo de dar una respuesta óptima. Estaríamos hablando de un mecanismo de selección que actuaría por defecto y cuyo papel sería sesgar la atención hacia estos momentos temporales. Si nos trasladáramos de nuevo a nuestro patio de butacas, ahora nos daríamos cuenta de que la directora de la orquesta de música no es otra que la propia regularidad del entorno. Esta regularidad sería, por tanto, la responsable de poner ñen faseñ las oscilaciones atencionales.

Tras los resultados observados y situándonos en un marco teórico como el que acabamos de describir, la sincronización rítmica sería la manifestación de un sistema complejo, automático y básico de predicción. Más aún, su conexión con el sistema motor parece apoyar la idea de que la extracción de la regularidad, más allá de su

función en la optimización de recursos, tendría un papel adaptativo y preparatorio, permitiéndonos responder con mayor precisión y velocidad cuando la situación lo requiere.

Llegados a este punto, parece necesario plantearse por qué hemos centrado nuestro interés en la atención y cuál es su papel dentro del proceso que acabamos de describir. La similitud entre la sincronización rítmica y la atención parece obvia si entendemos la atención como el proceso que selecciona aquellos estímulos relevantes de entre la multitud de estímulos a los que nuestros sistemas perceptivos están expuestos y que, consecuentemente, ignora otros (Desimone & Duncan, 1995; Luck & Gold, 2008). En otras palabras, la atención sería el proceso mediante el cual filtramos la información relevante. Así pues, ¿es la sincronización independiente de la atención? Parece, más bien, que nos encontramos ante un proceso atencional en sí mismo, tan básico que resulta imposible de anular. Ruego al lector disculpe mi osadía al afirmar que la sincronización *es* atención y, quizás, la única independencia de la que podemos hablar es la referente al control activo del proceso por nuestra parte.

Si observamos el conjunto de los resultados expuestos hasta este punto, la sincronización rítmica se ha mostrado como un proceso resistente a cualquier interferencia y automático por defecto. Sus efectos se dan independientemente de la modalidad en la que los estímulos se presentan y además se ha mostrado una amplia flexibilidad en la extracción de regularidades en secuencias anisócronas. Así, si tuviéramos que definir la sincronización rítmica en una sola idea, parece adecuado definirla como un mecanismo básico de predicción que se basa en la extracción de la regularidad temporal para optimizar la conducta.

CAPÍTULO IX. General Conclusions

The main aim of this thesis was to investigate whether rhythmic entrainment is independent of top-down attention and to clarify its role for the predictive system. To address this issue we have studied the phenomenon under the dual-task paradigm in order to test its resistance to the concurrent performance of different secondary tasks. Along with this objective we have also shed light about some of its properties. The general conclusions of the present thesis are:

- 1) Rhythmic entrainment is resistant to the concurrent performance of working memory secondary tasks presented within the same modality. Tasks involving memory updating of the information result in overall RTs increments, although the entrainment behavioural benefit remains the same regardless of the increase of the memory load.
- 2) Rhythmic entrainment is not an all-or-none phenomenon as temporal regularities can be extracted even after stimulus sequences with a certain degree of anisochrony.
- 3) There are no differences in entrainment effect after either auditory or visual stimuli, suggesting that the rhythmic entrainment constitutes an amodal process.
- 4) ERPs results, particularly the P3, support the idea of independence between rhythmic entrainment and attention.
- 5) The concurrent processing of temporal isochronous sequences along with motor synchronization to them does not affect the extraction of regularities from isochronous sequences presented in different tempos, resulting in precise temporal predictions that are generated automatically and regardless attention.

On the basis of our findings, we conclude that the rhythmic entrainment constitutes an amodal, flexible and basic process that would be a key for the predictive system to direct selective attention towards temporal moments in time efficiently. This way, attentional fluctuations would fall in line with the temporal predictions, allowing the brain to ignore the irrelevant information between the predicted moments.

Referencias bibliográficas

- Arnal, L. H., & Giraud, A.-L. (2012). Cortical oscillations and sensory predictions. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(7), 390-398.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.05.003>
- Baess, P., Horváth, J., Jacobsen, T., & Schröger, E. (2011). Selective suppression of self-initiated sounds in an auditory stream: An ERP study. *Psychophysiology*, *48*(9), 1276-1283. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2011.01196.x>
- Baess, P., Jacobsen, T., & Schröger, E. (2008). Suppression of the auditory N1 event-related potential component with unpredictable self-initiated tones: Evidence for internal forward models with dynamic stimulation. *International Journal of Psychophysiology*, *70*(2), 137-143.
<https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2008.06.005>
- Baldeweg, T. (2006). Repetition effects to sounds: evidence for predictive coding in the auditory system. *Trends in Cognitive Sciences*, *10*(3), 93-94.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.01.010>
- Barnes, R., & Jones, M. R. (2000). Expectancy, Attention, and Time. *Cognitive Psychology*, *41*(3), 254-311. <https://doi.org/10.1006/cogp.2000.0738>
- Bauer, A.-K. R., Jaeger, M., Thorne, J. D., Bendixen, A., & Debener, S. (2015). The auditory dynamic attending theory revisited: A closer look at the pitch comparison task. *Brain Research*, *1626*, 198-210.
<https://doi.org/10.1016/j.brainres.2015.04.032>
- Bégel, V., Benoit, C.-E., Correa, A., Cutanda, D., Kotz, S. A., & Dalla Bella, S. (2017). "Lost in time" but still moving to the beat. *Neuropsychologia*, *94*, 129-138.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.11.022>
- Bendixen, A. (2014). Predictability effects in auditory scene analysis: a review. *Frontiers in Neuroscience*, *8*. <https://doi.org/10.3389/fnins.2014.00060>
- Bendixen, A., SanMiguel, I., & Schröger, E. (2012). Early electrophysiological indicators for predictive processing in audition: a review. *International Journal of Psychophysiology: Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, *83*(2), 120-131.
<https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2011.08.003>
- Besson, M., & Faita, F. (1995). An event-related potential (ERP) study of musical expectancy: Comparison of musicians with nonmusicians. *Journal of*

Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 21(6), 12786-1296.

- Bobin-Bègue, A., Provasi, J., Marks, A., & Pouthas, V. (2006). Influence of auditory tempo on the endogenous rhythm of non-nutritive sucking. *European Review of Applied Psychology*, 56(4).
- Bolger, D., Coull, J. T., & Schön, D. (2014). Metrical Rhythm Implicitly Orients Attention in Time as Indexed by Improved Target Detection and Left Inferior Parietal Activation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(3), 593-605. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00511
- Bolger, D., Trost, W., & Schön, D. (2013). Rhythm implicitly affects temporal orienting of attention across modalities. *Acta Psychologica*, 142(2), 238-244. doi:10.1016/j.actpsy.2012.11.012
- Bosse, T., Jonker, C. M., Los, S. A., van der Torre, L., & Treur, J. (2007). Formal analysis of trace conditioning. *Cognitive Systems Research*, 8(1), 36-47. <https://doi.org/10.1016/j.cogsys.2005.08.001>
- Buhusi, C. V., & Meck, W. H. (2005). What makes us tick? Functional and neural mechanisms of interval timing. *Nature Reviews. Neuroscience*, 6(10), 755-765. <https://doi.org/10.1038/nrn1764>
- 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>
- Capizzi, M., Correa, A., & Sanabria, D. (2013). Temporal orienting of attention is interfered by concurrent working memory updating. *Neuropsychologia*, 51(2), 326-339. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2012.10.005
- Capizzi, M., Sanabria, D., & Correa, A. (2012). Dissociating controlled from automatic processing in temporal preparation. *Cognition*, 123, 293-302. doi:10.1016/j.cognition.2012.02.005
- Chen, J. L., Zatorre, R. J., & Penhune, V. B. (2006). Interactions between auditory and dorsal premotor cortex during synchronization to musical rhythms. *NeuroImage*, 32(4), 1771-1781. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.04.207>
- Correa, A., Cona, G., Arbula, S., Vallesi, A., & Bisiacchi, P. (2014). Neural dissociation of automatic and controlled temporal preparation by transcranial magnetic stimulation. *Neuropsychologia*, 65, 131-136. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2014.10.023

- Correa, Á., Lupiáñez, J., Milliken, B., & Tudela, P. (2004). Endogenous temporal orienting of attention in detection and discrimination tasks. *Perception & Psychophysics*, *66*(2), 264-278. <https://doi.org/10.3758/BF03194878>
- Correa, Á., & Nobre, A. C. (2008). Neural Modulation by Regularity and Passage of Time. *Journal of Neurophysiology*, *100*(3), 1649-1655. <https://doi.org/10.1152/jn.90656.2008>
- Costa-Faidella, J., Baldeweg, T., Grimm, S., & Escera, C. (2011). Interactions between *What* and *When* in the Auditory System: Temporal Predictability Enhances Repetition Suppression. *Journal of Neuroscience*, *31*(50), 18590-18597. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2599-11.2011>
- Coull, J. T., Cotti, J., & Vidal, F. (2014). Increasing Activity in Left Inferior Parietal Cortex and Right Prefrontal Cortex with Increasing Temporal Predictability: An fMRI Study of the Hazard Function. *Procedia - Social and Behavioral Sciences*, *126*, 41-44. <https://doi.org/10.1016/j.sbspro.2014.02.311>
- Coull, J. ., Frith, C. ., Büchel, C., & Nobre, A. . (2000). Orienting attention in time: behavioural and neuroanatomical distinction between exogenous and endogenous shifts. *Neuropsychologia*, *38*(6), 808-819. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(99\)00132-3](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00132-3)
- Coull, J. T., & Nobre, A. C. (1998). Where and When to Pay Attention: The Neural Systems for Directing Attention to Spatial Locations and to Time Intervals as Revealed by Both PET and fMRI. *The Journal of Neuroscience*, *18*(18), 7426-7435.
- Coull, J., & Nobre, A. (2008). Dissociating explicit timing from temporal expectation with fMRI. *Current Opinion in Neurobiology*, *18*(2), 137-144. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2008.07.011>
- Cravo, A. M., Rohenkohl, G., Wyart, V., & Nobre, A. C. (2013). Temporal Expectation Enhances Contrast Sensitivity by Phase Entrainment of Low-Frequency Oscillations in Visual Cortex. *The Journal of Neuroscience*, *33*(9), 4002-4010. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4675-12.2013>
- Cutanda, D., Correa, Á., & Sanabria, D. (2015). Auditory temporal preparation induced by rhythmic cues during concurrent auditory working memory tasks. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *41*(3), 790-797. <https://doi.org/10.1037/a0039167>

- Cynkar, A. (2007). The changing gender composition of psychology. Retrieved August 25, 2014, from <http://www.apa.org/monitor/jun07/changing.aspx>
- Dalla Bella, S., & Sowi ski, J. (2015). Uncovering beat deafness: detecting rhythm disorders with synchronized finger tapping and perceptual timing tasks. *Journal of Visualized Experiments: JoVE*, (97). <https://doi.org/10.3791/51761>
- De la Rosa, M. D., Sanabria, D., Capizzi, M., & Correa, A. (2012). Temporal Preparation Driven by Rhythms is Resistant to Working Memory Interference. *Frontiers in Psychology*, 3. doi:10.3389/fpsyg.2012.00308
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134(1), 9-21. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2003.10.009>
- 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>
- Doherty, J. R., Rao, A., Mesulam, M. M., & Nobre, A. C. (2005). Synergistic Effect of Combined Temporal and Spatial Expectations on Visual Attention. *The Journal of Neuroscience*, 25(36), 8259-8266. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1821-05.2005>
- Donchin, E. (1981). Surprise! Surprise? *Psychophysiology*, 18(5), 493-513. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1981.tb01815.x>
- Drazin, D. H. (1961). Effects of foreperiod, foreperiod variability, and probability of stimulus occurrence on simple reaction time. *Journal of Experimental Psychology*, 62, 43-50.
- Dreher, J.-C., Koechlin, E., Ali, S. O., & Grafman, J. (2002). The Roles of Timing and Task Order during Task Switching. *NeuroImage*, 17(1), 95-109. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1169>
- Ford, J. M., Roach, B. J., Faustman, W. O., & Mathalon, D. H. (2007). Synch before you speak: auditory hallucinations in schizophrenia. *The American Journal of Psychiatry*, 164(3), 458-466. <https://doi.org/10.1176/ajp.2007.164.3.458>
- Friedman, D., Cycowicz, Y. M., & Gaeta, H. (2001). The novelty P3: an event-related brain potential (ERP) sign of the brain's evaluation of novelty. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 25(4), 355-373. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(01\)00019-7](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(01)00019-7)

- Friston, K. (2005). A theory of cortical responses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1456), 815-836.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1622>
- Friston, K. (2009). The free-energy principle: a rough guide to the brain? *Trends in Cognitive Sciences*, 13(7), 293-301. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.04.005>
- Friston, K. (2010). The free-energy principle: a unified brain theory? *Nature Reviews. Neuroscience*, 11(2), 127-138. <https://doi.org/10.1038/nrn2787>
- Gaab, N., Gaser, C., Zaehle, T., Jancke, L., & Schlaug, G. (2003). Functional anatomy of pitch memory--an fMRI study with sparse temporal sampling. *NeuroImage*, 19(4), 1417-1426.
- Gaeta, H., Friedman, D., Ritter, W., & Cheng, J. (2001). An event-related potential evaluation of involuntary attentional shifts in young and older adults. *Psychology and Aging*, 16(1), 55-68. <https://doi.org/10.1037/0882-7974.16.1.55>
- Gan, L., Huang, Y., Zhou, L., Qian, C., & Wu, X. (2015). Synchronization to a bouncing ball with a realistic motion trajectory. *Scientific Reports*, 5.
<https://doi.org/10.1038/srep11974>
- Gebhard, J. W., & Mowbray, G. H. (1959). On discriminating the rate of visual flicker and auditory flutter. *The American Journal of Psychology*, 72, 521-529.
- Geiser, E., Notter, M., & Gabrieli, J. D. E. (2012). A Corticostriatal Neural System Enhances Auditory Perception through Temporal Context Processing. *The Journal of Neuroscience*, 32(18), 6177-6182. doi:10.1523/JNEUROSCI.5153-11.2012
- Glenberg, A. M., & Jona, M. (1991). Temporal coding in rhythm tasks revealed by modality effects. *Memory & Cognition*, 19(5), 514-522.
<https://doi.org/10.3758/BF03199576>
- Grahn, J. A. (2012). Neural Mechanisms of Rhythm Perception: Current Findings and Future Perspectives. *Topics in Cognitive Science*, 4(4), 585-606.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-8765.2012.01213.x>
- Grahn, J. A. (2012). See what I hear? Beat perception in auditory and visual rhythms. *Experimental Brain Research*, 220(1), 51-61. <https://doi.org/10.1007/s00221-012-3114-8>
- Grahn, J. A., & Brett, M. (2007). Rhythm and Beat Perception in Motor Areas of the Brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(5), 893-906.

doi:10.1162/jocn.2007.19.5.893

- Grahn, J. A., & Rowe, J. B. (2009). Feeling the beat: premotor and striatal interactions in musicians and nonmusicians during beat perception. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 29(23), 7540-7548. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2018-08.2009>
- Griffin, I. C., Miniussi, C., & Nobre, A. C. (2001). Orienting attention in time. *Frontiers in Bioscience: A Journal and Virtual Library*, 6, D660-671.
- Griffiths, T. D., Johnsrude, I., Dean, J. L., & Green, G. G. (1999). A common neural substrate for the analysis of pitch and duration pattern in segmented sound? *Neuroreport*, 10(18), 3825-3830.
- Guttman, S. E., Gilroy, L. A., & Blake, R. (2005). Hearing What the Eyes See. *Psychological science*, 16(3), 228-235. <https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2005.00808.x>
- Hasher, L., & Zacks, R. T. (1979). Automatic and effortful processes in memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, 108, 356-388.
- Henry, M. J., & Herrmann, B. (2014). Low-Frequency Neural Oscillations Support Dynamic Attending in Temporal Context. *Timing & Time Perception*, 2(1), 62-86. <https://doi.org/10.1163/22134468-00002011>
- Henry, M. J., & Obleser, J. (2012). Frequency modulation entrains slow neural oscillations and optimizes human listening behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(49), 20095-20100. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213390109>
- Hoffmann, S., & Falkenstein, M. (2008). The Correction of Eye Blink Artefacts in the EEG: A Comparison of Two Prominent Methods. *PLOS ONE*, 3(8), e3004. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003004>
- Hove, M. J., Fairhurst, M. T., Kotz, S. A., & Keller, P. E. (2013). Synchronizing with auditory and visual rhythms: An fMRI assessment of modality differences and modality appropriateness. *NeuroImage*, 67, 313-321. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.11.032>
- Hove, M. J., & Keller, P. E. (2010). Spatiotemporal Relations and Movement Trajectories in Visuomotor Synchronization. *Music Perception: An Interdisciplinary Journal*, 28(1), 15-26. <https://doi.org/10.1525/mp.2010.28.1.15>
- Hove, M. J., Spivey, M. J., & Krumhansl, C. L. (2010). Compatibility of motion facilitates visuomotor synchronization. *Journal of Experimental Psychology:*

- Human Perception and Performance*, 36(6), 1525-1534.
<https://doi.org/10.1037/a0019059>
- Hughes, G., Desantis, A., & Waszak, F. (2013). Mechanisms of intentional binding and sensory attenuation: The role of temporal prediction, temporal control, identity prediction, and motor prediction. *Psychological Bulletin*, 139(1), 133-151.
<https://doi.org/10.1037/a0028566>
- Iversen, J. R., Patel, A. D., Nicodemus, B., & Emmorey, K. (2015). Synchronization to auditory and visual rhythms in hearing and deaf individuals. *Cognition*, 134, 232-244. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.10.018>
- Jones, M. R. (1976). Time, our lost dimensions: Toward a new theory of perception, attending and memory. *Psychological Review*, 83, 323-355.
- Jones, B. E. (2004). Activity, modulation and role of basal forebrain cholinergic neurons innervating the cerebral cortex. *Progress in Brain Research*, 145, 157-169. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(03\)45011-5](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(03)45011-5)
- Jones, M. R., & Boltz, M. (1989). Dynamic attending and responses to time. *Psychological Review*, 96(3), 459-491. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.96.3.459>
- Jones, M. R., Moynihan, H., MacKenzie, N., & Puente, J. (2002). Temporal Aspects of Stimulus-Driven Attending in Dynamic Arrays. *Psychological Science*, 13(4), 313-319. doi:10.1111/1467-9280.00458
- Jongsma, M. L. A., Meeuwissen, E., Vos, P. G., & Maes, R. (2007). Rhythm perception: Speeding up or slowing down affects different subcomponents of the ERP P3 complex. *Biological Psychology*, 75(3), 219-228.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2007.02.003>
- Jonides, J., Schumacher, E. H., Smith, E. E., Lauber, E. J., Awh, E., Minoshima, S., & Koeppel, R. A. (1997). Verbal Working Memory Load Affects Regional Brain Activation as Measured by PET. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(4), 462-475. doi:10.1162/jocn.1997.9.4.462
- Kahneman, D. (1973). *Attention and Effort*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Knox, G. W. (1945). Investigations of Flicker and Fusion: IV. The Effect of Auditory Flicker on the Pronouncedness of Visual Flicker. *The Journal of General Psychology*, 33(1), 145-154. <https://doi.org/10.1080/00221309.1945.10544501>

- Kramer, A. F., Strayer, D. L., & Buckley, J. (1991). Task versus component consistency in the development of automatic processing: a psychophysiological assessment. *Psychophysiology*, 28(4), 425-437.
- Lakatos, P., Chen, C.-M., O'Connell, M. N., Mills, A., & Schroeder, C. E. (2007). Neuronal Oscillations and Multisensory Interaction in Primary Auditory Cortex. *Neuron*, 53(2), 279-292. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.12.011>
- Lakatos, P., Karmos, G., Mehta, A. D., Ulbert, I., & Schroeder, C. E. (2008). Entrainment of Neuronal Oscillations as a Mechanism of Attentional Selection. *Science*, 320(5872), 110-113. <https://doi.org/10.1126/science.1154735>
- Lakatos, P., Musacchia, G., O'Connell, M. N., Falchier, A. Y., Javitt, D. C., & Schroeder, C. E. (2013). The Spectrotemporal Filter Mechanism of Auditory Selective Attention. *Neuron*, 77(4), 750-761. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.11.034>
- Lakatos, P., O'Connell, M. N., Barczak, A., Mills, A., Javitt, D. C., & Schroeder, C. E. (2009). The Leading Sense: Supramodal Control of Neurophysiological Context by Attention. *Neuron*, 64(3), 419-430. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.10.014>
- Lakatos, P., Shah, A. S., Knuth, K. H., Ulbert, I., Karmos, G., & Schroeder, C. E. (2005). An Oscillatory Hierarchy Controlling Neuronal Excitability and Stimulus Processing in the Auditory Cortex. *Journal of Neurophysiology*, 94(3), 1904-1911. <https://doi.org/10.1152/jn.00263.2005>
- Lampar, A., & Lange, K. (2011). Effects of temporal trial-by-trial cuing on early and late stages of auditory processing: Evidence from event-related potentials. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 73(6), 1916-1933. <https://doi.org/10.3758/s13414-011-0149-z>
- Lange, K. (2009). Brain correlates of early auditory processing are attenuated by expectations for time and pitch. *Brain and Cognition*, 69(1), 127-137. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2008.06.004>
- Lange, K. (2010). Can a regular context induce temporal orienting to a target sound? *International Journal of Psychophysiology: Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, 78(3), 231-238. [doi:10.1016/j.ijpsycho.2010.08.003](https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2010.08.003)

- Lange, K., & Röder, B. (2006). Orienting attention to points in time improves stimulus processing both within and across modalities. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *18*(5), 715-729. <https://doi.org/10.1162/jocn.2006.18.5.715>
- Lange, K., Rösler, F., & Röder, B. (2003). Early processing stages are modulated when auditory stimuli are presented at an attended moment in time: an event-related potential study. *Psychophysiology*, *40*(5), 806-817.
- Large, E. W., & Jones, M. R. (1999). The dynamics of attending: How we track time varying events. *Psychological Review*, *106*, 119-159.
- Lewis, W. A. (1979). The Dual Economy Revisited. *The Manchester School*, Vol. 47, No. 3, pp. 211-229.
- Logan, G. D. (1978). Attention in character-classification tasks: Evidence for the automaticity of component stages. *Journal of Experimental Psychology: General*, *107*(1), 32-63. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.107.1.32>
- Logan, G. D. (1979). On the use of a concurrent memory load to measure attention and automaticity. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *5*, 189-207.
- Lopez-Calderon, J., & Luck, S. J. (2014). ERPLAB: an open-source toolbox for the analysis of event-related potentials. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00213>
- Los, S. A., & Heslenfeld, D. J. (2005). Intentional and Unintentional Contributions to Nonspecific Preparation: Electrophysiological Evidence. *Journal of Experimental Psychology: General*, *134*(1), 52-72. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.134.1.52>
- Los, S. A., & Van Den Heuvel, C. E. (2001). Intentional and unintentional contributions to nonspecific preparation during reaction time foreperiods. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *27*(2), 370-386. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.27.2.370>
- Luck, S. J., & Gold, J. M. (2008). The Construct of Attention in Schizophrenia. *Biological Psychiatry*, *64*(1), 34-39. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2008.02.014>
- Lyytinen, H., Blomberg, A.-P., & Näätänen, R. (1992). Event-Related Potentials and Autonomic Responses to a Change in Unattended Auditory Stimuli.

- Psychophysiology*, 29(5), 523-534. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1992.tb02025.x>
- MacLeod, C. M., & Dunbar, K. (1988). Training and Stroop-like interference: Evidence for a continuum of automaticity. *Journal of Experimental Psychology*, 14, 126-135.
- Marchant, J. L., & Driver, J. (2013). Visual and Audiovisual Effects of Isochronous Timing on Visual Perception and Brain Activity. *Cerebral Cortex (New York, NY)*, 23(6), 1290-1298. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhs095>
- Martikainen, M. H., Kaneko, K., & Hari, R. (2005). Suppressed responses to self-triggered sounds in the human auditory cortex. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 15(3), 299-302. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh131>
- Mathewson, K. E., Gratton, G., Fabiani, M., Beck, D. M., & Ro, T. (2009). To See or Not to See: Prestimulus Phase Predicts Visual Awareness. *Journal of Neuroscience*, 29(9), 2725-2732. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3963-08.2009>
- Mathewson, K. E., Prudhomme, C., Fabiani, M., Beck, D. M., Lleras, A., & Gratton, G. (2012). Making Waves in the Stream of Consciousness: Entraining Oscillations in EEG Alpha and Fluctuations in Visual Awareness with Rhythmic Visual Stimulation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(12), 2321-2333. [doi:10.1162/jocn_a_00288](https://doi.org/10.1162/jocn_a_00288)
- Mauk, M. D., & Buonomano, D. V. (2004). The Neural Basis of Temporal Processing. *Annual Review of Neuroscience*, 27(1), 307-340. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144247>
- Meck, W. H., Penney, T. B., & Pouthas, V. (2008). Cortico-striatal representation of time in animals and humans. *Current Opinion in Neurobiology*, 18(2), 145-152. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2008.08.002>
- Miniussi, C., Wilding, E. L., Coull, J. T., & Nobre, A. C. (1999). Orienting attention in time Modulation of brain potentials. *Brain*, 122(8), 1507-1518. <https://doi.org/10.1093/brain/122.8.1507>
- Miyake, A., Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, A. H., Howerter, A., & Wager, T. D. (2000). The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex «Frontal Lobe» tasks: a latent variable analysis. *Cognitive Psychology*, 41(1), 49-100. [doi:10.1006/cogp.1999.0734](https://doi.org/10.1006/cogp.1999.0734)
- Morris, N., & Jones, D. M. (1990). Memory updating in working memory: The role of

- the central executive. *British Journal of Psychology*, 81(2), 111-121.
doi:10.1111/j.2044-8295.1990.tb02349.x
- Myers, A. K., Cotton, B., & Hilp, H. A. (1981). Matching the rate of concurrent tone bursts and light flashes as a function of flash surround luminance. *Perception & Psychophysics*, 30(1), 33-38.
- Näätänen, R., Paavilainen, P., Rinne, T., & Alho, K. (2007). The mismatch negativity (MMN) in basic research of central auditory processing: A review. *Clinical Neurophysiology*, 118(12), 2544-2590.
<https://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.04.026>
- Néda, Z., Ravasz, E., Brechet, Y., Vicsek, T., & Barabási, A.-L. (2000). Self-organizing processes: The sound of many hands clapping. *Nature*, 403(6772), 849-850.
doi:10.1038/35002660
- Nobre, A., Correa, A., & Coull, J. (2007). The hazards of time. *Current Opinion in Neurobiology*, 17(4), 465-470. doi:10.1016/j.conb.2007.07.006
- O'Reilly, J. X., Mesulam, M. M., & Nobre, A. C. (2008). The cerebellum predicts the timing of perceptual events. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 28(9), 2252-2260.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2742-07.2008>
- Phillips-Silver, J., Toiviainen, P., Gosselin, N., Piché, O., Nozaradan, S., Palmer, C., & Peretz, I. (2011). Born to dance but beat deaf: a new form of congenital amusia. *Neuropsychologia*, 49(5), 961-969.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.02.002>
- Polich, J. (2007). Updating P300: An Integrative Theory of P3a and P3b. *Clinical neurophysiology : official journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, 118(10), 2128-2148.
<https://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.04.019>
- Posner, M. I., Snyder, C. R., & Davidson, B. J. (1980). Attention and the detection of signals. *Journal of Experimental Psychology*, 109(2), 160-174.
- Povel, D.-J., & Essens, P. (1985). Perception of Temporal Patterns. *Music Perception: An Interdisciplinary Journal*, 2(4), 411-440. doi:10.2307/40285311
- Pratt, N., Willoughby, A., & Swick, D. (2011). Effects of Working Memory Load on Visual Selective Attention: Behavioral and Electrophysiological Evidence. *Frontiers in Human Neuroscience*, 5. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2011.00057>

- Protzner, A. B., & McIntosh, A. R. (2007). The Interplay of Stimulus Modality and Response Latency in Neural Network Organization for Simple Working Memory Tasks. *The Journal of Neuroscience*, 27(12), 3187-3197.
doi:10.1523/JNEUROSCI.4963-06.2007
- Provasi, J., & Bobin-Bègue, A. (2003). Spontaneous motor tempo and rhythmical synchronisation in 2½- and 4-year-old children. *International Journal of Behavioral Development*, 27(3), 220-231.
<https://doi.org/10.1080/01650250244000290>
- Rammsayer, T., & Ulrich, R. (2011). Elaborative rehearsal of nontemporal information interferes with temporal processing of durations in the range of seconds but not milliseconds. *Acta Psychologica*, 137(1), 127-133.
doi:10.1016/j.actpsy.2011.03.010
- Recanzone, G. H. (2003). Auditory Influences on Visual Temporal Rate Perception. *Journal of Neurophysiology*, 89(2), 1078-1093.
<https://doi.org/10.1152/jn.00706.2002>
- Repp, B. H., & Penel, A. (2002). Auditory dominance in temporal processing: new evidence from synchronization with simultaneous visual and auditory sequences. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 28(5), 1085-1099.
- Repp, B. H., & Su, Y.-H. (2013). Sensorimotor synchronization: A review of recent research (2006-2012). *Psychonomic Bulletin & Review*, 20(3), 403-452.
<https://doi.org/10.3758/s13423-012-0371-2>
- Rohenkohl, G., Coull, J. T., & Nobre, A. C. (2011). Behavioural Dissociation between Exogenous and Endogenous Temporal Orienting of Attention. *PLoS ONE*, 6(1).
doi:10.1371/journal.pone.0014620
- Rohenkohl, G., & Nobre, A. C. (2011). Alpha Oscillations Related to Anticipatory Attention Follow Temporal Expectations. *The Journal of Neuroscience*, 31(40), 14076-14084. doi:10.1523/JNEUROSCI.3387-11.2011
- Ruz, M., Lupiáñez, J. (2002) A review of attentional capture: On its automaticity and sensitivity to endogenous control. *Psicológica*, 23:283-309
- Sakai, K., Hikosaka, O., Takino, R., Miyauchi, S., Nielsen, M., & Tamada, T. (2000). What and When: Parallel and Convergent Processing in Motor Control. *The Journal of Neuroscience*, 20(7), 2691-2700.

- Saliasi, E., Geerligns, L., Lorist, M. M., & Maurits, N. M. (2013). The Relationship between P3 Amplitude and Working Memory Performance Differs in Young and Older Adults. *PLOS ONE*, 8(5), e63701.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063701>
- Salmon, E., Linden, M. V. der, Collette, F., Delfiore, G., Maquet, P., Degueldre, C., Luxen, A., Franck, G. (1996). Regional brain activity during working memory tasks. *Brain*, 119(5), 1617-1625. doi:10.1093/brain/119.5.1617
- Sanabria, D., Capizzi, M., & Correa, A. (2011). Rhythms that speed you up. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 37(1), 236-244. doi:10.1037/a0019956
- Sanabria, D., & Correa, Á. (2013). Electrophysiological evidence of temporal preparation driven by rhythms in audition. *Biological Psychology*, 92(2), 98-105. doi:10.1016/j.biopsycho.2012.11.012
- SanMiguel, I., Morgan, H. M., Klein, C., Linden, D., & Escera, C. (2010). On the functional significance of Novelty-P3: Facilitation by unexpected novel sounds. *Biological Psychology*, 83(2), 143-152.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2009.11.012>
- Schmidt-Kassow, M., Schubotz, R. I., & Kotz, S. A. (2009). Attention and entrainment: P3b varies as a function of temporal predictability. *NeuroReport*, 20(1), 31-36.
<https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e32831b4287>
- Schneider, W., & Chein, J. M. (2003). Controlled & automatic processing: behavior, theory, and biological mechanisms. *Cognitive Science*, 27(3), 525-559.
https://doi.org/10.1207/s15516709cog2703_8
- Schneider, W., Eschman, A., & Zuccolotto, A. (2002). *E-Prime user's guide*. Pittsburgh: Psychology Software Tools Inc.
- 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>
- Schneiders, J. A., Opitz, B., Tang, H., Deng, Y., Xie, C., Li, H., & Mecklinger, A. (2012). The impact of auditory working memory training on the fronto-parietal working memory network. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6. doi:10.3389/fnhum.2012.00173

- Schroeder, C. E., & Lakatos, P. (2009). Low-frequency neuronal oscillations as instruments of sensory selection. *Trends in Neurosciences*, *32*(1), 9-18. doi:10.1016/j.tins.2008.09.012
- Schroeder, C. E., Lakatos, P., Kajikawa, Y., Partan, S., & Puce, A. (2008). Neuronal oscillations and visual amplification of speech. *Trends in cognitive sciences*, *12*(3), 106-113. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.01.002>
- Schubotz, R. I. (2007). Prediction of external events with our motor system: towards a new framework. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*(5), 211-218. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.02.006>
- Schwartz, M., Rothermich, K., Schmidt-Kassow, M., & Kotz, S. A. (2011). Temporal regularity effects on pre-attentive and attentive processing of deviance. *Biological Psychology*, *87*(1), 146-151. doi:10.1016/j.biopsycho.2011.02.021
- Shipley, T. (1964). Auditory Flutter-Driving of Visual Flicker. *Science*, *145*(3638), 1328-1330. <https://doi.org/10.1126/science.145.3638.1328>
- Silva, S., & Castro, S. L. (2016). Moving Stimuli Facilitate Synchronization But Not Temporal Perception. *Frontiers in Psychology*, *7*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01798>
- Smith, E. E., & Jonides, J. (1997). Working memory: a view from neuroimaging. *Cognitive Psychology*, *33*(1), 5-42. doi:10.1006/cogp.1997.0658
- Sowi ski, J., & Dalla Bella, S. (2013). Poor synchronization to the beat may result from deficient auditory-motor mapping. *Neuropsychologia*, *51*(10), 1952-1963. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.06.027>
- Steinborn, M. B., Rolke, B., Bratzke, D., & Ulrich, R. (2008). Sequential effects within a short foreperiod context: Evidence for the conditioning account of temporal preparation. *Acta Psychologica*, *129*(2), 297-307. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2008.08.005>
- Sternberg, S. (1966). High-speed scanning in human memory. *Science*, *153*, 652-654.
- Strayer, D., Kramer, L. (1990). Attentional requirements of automatic and controlled processes. *Journal of Experimental Psychology: Learning Memory and Cognition* *16*(1):67-82
- Teki, S., & Griffiths, T. D. (2014). Working memory for time intervals in auditory rhythmic sequences. *Auditory Cognitive Neuroscience*, *5*, 1329. doi:10.3389/fpsyg.2014.01329

- Thorne, J. D., Vos, M. D., Viola, F. C., & Debener, S. (2011). Cross-Modal Phase Reset Predicts Auditory Task Performance in Humans. *The Journal of Neuroscience*, 31(10), 3853-3861. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.6176-10.2011>
- 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)
- Triviño, M., Arnedo, M., Lupiáñez, J., Chirivella, J., & Correa, Á. (2011). Rhythms can overcome temporal orienting deficit after right frontal damage. *Neuropsychologia*, 49(14), 3917-3930. [doi:10.1016/j.neuropsychologia.2011.10.009](https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.10.009)
- Tucker, D.M., Liotti, M., Potts, G.F., Russell, G.S., & Posner, M.I. (1994). Mapping the working brain: Spatiotemporal analysis of brain electrical fields. *Human Brain Mapping*, 1, 134-152
- Vallesi, A., & Shallice, T. (2007). Developmental dissociations of preparation over time: deconstructing the variable foreperiod phenomena. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 33(6), 1377-1388. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.33.6.1377>
- Vallesi, A., Shallice, T., & Walsh, V. (2007). Role of the Prefrontal Cortex in the Foreperiod Effect: TMS Evidence for Dual Mechanisms in Temporal Preparation. *Cerebral Cortex*, 17(2), 466-474. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhj163>
- Watter, S., Geffen, G. M., & Geffen, L. B. (2001). The n-back as a dual-task: P300 morphology under divided attention. *Psychophysiology*, 38(6), 998-1003. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.3860998>
- Welch RB. (1999) Meaning, attention, and the unity assumption in the intersensory bias of spatial and temporal perceptions. In: Aschersleben G, Bachmann T, Musseler J, editors. *Cognitive contributions to the perception of spatial and temporal events*. Elsevier; pp. 371-387.
- Welch, R. B., Dutton Hurt, L. D., & Warren, D. H. (1986). Contributions of audition and vision to temporal rate perception. *Perception & Psychophysics*, 39(4), 294-300.
- Wickens, C. (1980). The structure of attentional resources, in R Nickerson (ed.) *Attention and performance VIII* (Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum), 239-257

- Wickens, C. (1984). Processing resources in attention, in R. Parasuraman and R. Davies (eds), *Varieties of attention* (New York: Academic Press), 63-101
- Wickens, C., Kramer, A., Vanasse, L., & Donchin, E. (1983). Performance of concurrent tasks: A psychophysiological analysis of the reciprocity of information-processing resources. *Science*, *221*(4615), 1080-1082.
- Winkler, I. (2007). Interpreting the mismatch negativity (MMN). *Journal of Psychophysiology* *21*(3-4):147-163
- Witt, S. T., Meyerand, M. E., & Laird, A. R. (2008). Functional neuroimaging correlates of finger tapping task variations: An ALE meta-analysis. *NeuroImage*, *42*(1), 343-356. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.04.025>
- Zatorre, R. J., Evans, A. C., & Meyer, E. (1994). Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *14*(4), 1908-1919.
- Zentner, M., & Eerola, T. (2010). Rhythmic engagement with music in infancy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(13), 5768-5773. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000121107>

