

θ 振荡及其功能相关性的回顾

A review of theta oscillation and its functional correlates

Sirel Karakas,^{*1}

Dogus University, Department of Psychology, Istanbul, Turkey

摘要: Theta 是一种广泛研究的神经系统振荡,但关于该主题的评论很少。目前尚无法对 θ 振荡的认知-情感相关性进行具体审查。本综述旨在填补这一空白。这篇综述表明,基于 theta 的海马结合将环境触发的情节或场景的多模态元素结合在一起,使多模态感觉/知觉和运动处理、促进和抑制注意力、导航和情节记忆成为可能。海马集中在一个选择性分布的 theta 网络中。不同信息源之间的关联以及不同频带的振荡之间的关联、theta 网络中的连通性以及所选大脑区域之间的一致性有助于人脑中的同步和超同步。由 theta 振荡表示的密集关联的信息池在这个紧密互连且高度同步的海马皮质系统上传播。在这个网络中,基于 θ 的皮质-海马相互作用产生了许多认知-情感过程,主要是记忆及其编码、巩固和检索阶段。本综述并未对进化谱中的 theta 进行比较评估;它专注于海马-皮层系统,不考虑 theta 网络的皮层下和脑干结构;在许多不同类型的记忆中,专门处理情景记忆。未来的 theta 评论可能会选择也处理这些问题。提供对当前可用的经验发现和理论公式的简明阐述,这种最先进的审查可能会刺激研究,提供新的结论,并导致创造性的综合,从而可以详细了解 theta 振荡对全脑工作和人的思想。

关键词: Theta 振荡海马; 皮质-海马相互作用; 连贯性; 超同步; 认知-情感与记忆相关

已故的 Erol Basar 教授指出了撰写关于 theta 振荡的评论论文的必要性。主题的选择和它们的逻辑继承是我们共同的项目。这是 Basar 教授计划并在他最后的日子里评估的最后一份手稿。

1、引言

本文的目的是提出一个最先进的评论，概述有助于我们当前理解 theta 振荡及其认知-情感相关性的关键发展。目前，大量的经验发现和替代的理论公式描述了 θ 振荡的性质和功能相关性。本文试图对实证和理论研究进行综合和简明总结，旨在激发研究、新结论和创造性综合。

1.1 振荡动力学的出现

大脑振荡的历史可以追溯到 1929 年，当时 Hans Berger 记录了人类自发的“Berger 波”（阿尔法波）。睁眼时自发记录到高频（ β ）波；在这种状态下，阿尔法波被阻挡了。Berger (1929) 得出结论， α 波代表放松的清醒状态， β 波代表专注的状态或专注的清醒状态。随后，Adrian (1942) 确定了伽马振荡，这一次是对刺激的反应。在随后的几年中，科学界对大脑振荡的兴趣不断波动（参见 Karakas, 和 Barry, 2017 年的评论）。尽管如此，到 1990 年代，已经对内脏器官（例如胃、结肠、脉管系统）的体外组织神经振荡反应进行了研究（Bas, ar, 1976; Bas, ar 和 Weiss, 1981），并在体内脑组织（Eckhorn 等人，1988 年；Gray 和 Singer, 1989 年；Jahnsen 和 Llin' as, 1984 年）。直接记录来自无脊椎动物（例如，*Helix pomatia*）和低等脊椎动物（金鱼和鳐）的神经系统，而深度记录来自高等脊椎动物（例如，猫、大鼠和猴子）（有关评论，请参阅 Bas, ar, 1980 年，2011 年；Green 和 Arduini, 1954 年；Lopes da Silva, 1992 年。另见 Dudkin 等人，1978 年）。一开始，对人类的研究主要集中在响应感官刺激而获得的振荡电位上（综述见 Bas, ar, 1980; Green 和 Arduini, 1954; 另见 Galambos 等人，1981）。

脑电图在 1937 年的一次论坛上被公认为科学现象（Karakas, 和 Barry, 2017 年）。在 20 世纪末，Mountcastle (1992) 说：“我们突然之间发生了范式转变，因为慢波事件是信号传输的有效成分的命题是一个可检验的假设。”随后的几十年见证了关于神经振荡动力学的大量数据的积累（Bernat 等人，2007；Besle 等人，2011；Cravo 等人，2013；Gomez-Ramirez 等人，2011；Henry 和 Obleser, 2012; Ishii 等人, 2009; Jones 等人, 2006; K 'osem 等人, 2014; Stefanics 等人, 2010）。脑振荡成为理解认知情感过程的概念工具（评论见 Karakas, 和 Bas, ar, 2006a, 2006b; Mountcastle, 1998）。通过频率编码机制（Pribram, 1980）解释了环境刺激（表现）向认知情感过程（表现）的转移。这些发现导致了概括；

经实验检验的概括随后导致了描述宇宙运行方式的原则,这些最终导致了解释宇宙为何如此运行的理论(Bas, ar, 1976, 1980, 1998, 1999, 2011; for 回顾, 见 Karakas , 和 Bas, ar, 2006b).

使用各种频率分解技术, 确定了振荡分量及其子分量. 主要振荡分量及其通常接受的频率范围定义如下: delta (0.5 – 3.5 Hz)、theta (4.0 – 7.5 Hz)、alpha (8.0 – 13.5 Hz)、beta (14.0 – 29.0 Hz) 和 gamma (30.0 – 70.0 赫兹). 其中四个成分(δ 、 α 、 β 和 γ) 及其功能相关性在不同的评论文章中得到了广泛的讨论和/或在一些关键论文中得到了处理(Berger, 1929; Adrian, 1942; Bas, ar 等人, 1973; Demiralp 等人, 1999; Güntekin 和 Bas, ar, 2007、2009、2010、2014; Karakas , 和 Bas, ar, 1998. 有关最新评论, 请参阅 Bas, ar, 2012、2013; Bas, ar 和 G üntekin , 2012, 2013; Buzsaki 和 Wang, 2012; Güntekin 和 Bas, ar, 2014, 2016; Harmony, 2013; Karakas, 等人, 2001; Klimesch, 2012; Knyazev, 2012).

1.2 需要一篇关于 θ 振荡的评论文章

Jung 和 Kornmüller (1938 年) 从兔子身上获得了第一个关于 theta 带活动的海马记录. Theta 被认为是大脑中最大、最好同步和最正弦的节律, 主要由海马结构的细胞产生(Kowalczyk 等人, 2013a; Kowalczyk 等人, 2013b). 令人惊讶的是, 关于 θ 振荡的评论文章很少. 最早的文章是 Green and Arduini (1954) 和 Stumpf(1965). 第一篇文章讨论了关于 θ 反应的电生理学的研究; 描述了猫、大鼠、兔子和猴子海马 θ 的基本特性; 并考虑海马体 θ 与唤醒反应的相关性. 第二篇文章讨论了药物对海马电活动的影响. 在这个早期阶段, θ 振荡的功能相关性并没有引起科学界的兴趣(Schacter, 1977) .

到 20 世纪, Klimesch (1999) 回顾了他的研究小组关于人类记忆相关振荡的主要发现, 并得出结论, 事件相关的 theta 同步表示新信息的编码, 而事件相关的上 alpha 去同步表示语义记忆. 作者认为海马皮层反馈回路是事件相关 θ 的基础, 而丘脑皮质反馈回路是事件相关 α 的基础. 在后来的评论中, Klimesch 及其同事 (Klimesch et al., 2008) 提出了以下假设: theta 和上 alpha 振荡反映了自上而下的处理, 其中工作记忆 (WM) 和长期记忆访问和操纵存储的信息. 随后的一篇综述 (Colgin, 2013) 重点关注了低等哺乳动物, 特别是大鼠的 theta 振荡背后的神经元机制.

据我们所知, 目前缺乏对 θ 振荡的各种认知-情感相关性的最新回顾. 本文旨在简要阐述 theta 振荡及其功能相关性, 特别是从认知神经科学的角度.

2、海马 θ 及其功能相关

Grastyan 及其同事是研究海马认知-情感相关性以及认知功能与 theta 节律之间关系的先驱。他们展示了 θ 振荡与条件反射的发展 (Grastyan 等人, 1959 年) 和动机的稳态调节 (Grastyan 等人, 1966 年) 的相关性。其他研究报告了海马 θ 在工具条件反射 (Aleksanov et al., 1986)、延迟条件反射 (Karmos and Grastyan, 1962)、定向反应 (Karmos et al., 1965; Sokolov, 1963)、食欲中的认知-情感相关性。和厌恶条件反射 (Buzsaki 等, 1981)。

到 20 世纪, theta 已成为研究最多的海马节律 (综述见 O'Keefe, 2007; Miller, 1991a, 1991c)。与脑电图 (EEG) 中的自发活动相对应的 theta 振荡在刺激时会产生共振。感觉刺激触发诱发振荡 (EOs), 而认知情感刺激产生事件相关振荡 (EROs)。接下来的几十年专注于评估认知情感操作对 EEG、EOs 和 ERPs 中 theta 带振荡的影响。下面的文字提供了海马 θ 和选择性分布 θ 网络的发现和理论公式的简明阐述。图 1 是大脑 theta 网络及其在神经认知功能中的作用的简化表示。

2.1 感觉/知觉和运动处理中的 Theta

2.1.1 感觉/知觉处理

这些是要研究的最早的海马体功能相关性。最初的研究注意到点击刺激、伤害性刺激、坐骨神经和视神经电刺激后海马活动延长 (Gerard 等, 1936; Liberson 和 Cadilhaci, 1953; Jung 和 Kornmüller, 1938; MacLean 等等人, 1952 年)。在一项早期研究中, Bas,ar 和 Ozesmi (1972) 通过植入右侧海马背侧的电极证明了自由移动的猫的听觉 EO。后来对多个颅内电极的研究显示了来自不同海马层 (CA1、CA3 和 CA4)、听觉通路结构和网状结构的听觉 EO 的 theta 反应 (Bas,ar 等人, 1975a; Bas,ar 和 Uungan, 1973; Bas,ar-Eroğlu 等人, 1991a; Demiralp 等人, 1994)。 θ 响应与感觉处理的相关性也在简单的生物体中得到证实, 例如螺旋 pomatia。气味刺激在该物种的足神经节中引起延长的 θ 反应 (Schütt 等人, 2000)。

2.1.2 运动过程

运动 theta 的背景研究可以追溯到 1930 年至 1950 年期间, 当时主要对植入颅内电极的啮齿动物进行研究 (综述参见 Green 和 Arduini, 1954 年)。在此期间发现了两种与反应相关的海马 θ 。第一种类型的运动 θ 出现在活动期, 当啮齿动物进行自主运动, 如步行、跑步、跳跃、压杠或探索性嗅探时, 与自主运动相关的 θ 非常强, 可以持续数秒, 因此得名“有节奏的缓慢活动” (RSA)。第

二种类型的运动 θ 出现在不活跃的时期，即啮齿动物梳理、进食或睡觉的时候。在这些功能状态下，RSA 被大而不规则的 theta 波 (LIR) 所取代 (Vanderwolf, 1969).

有两种类型的 RSA (Kramis et al., 1975). 1 型 RSA 在大鼠中的频率为 8 Hz，在猫和兔中的频率为 4-6 Hz. 它不受乙酰胆碱 (Ach) 拮抗剂的影响，并且对阿托品有抗药性。在行为上，它发生在活跃状态，如自愿响应。1 型 theta 起源于海马外区域，或者是几种神经递质在受体部位相互作用的结果 (Konopacki 等, 1988) .

2 型 RSA 的频率在 4 到 7 Hz 之间。它在兔子、猫和豚鼠中观察到，但在大鼠中很少见 (Robinson, 1980; Sainsbury 等, 1987)。它被 Ach 拮抗剂阻断，对阿托品敏感。使用兔海马体的体外切片也获得了胆碱能 (毒蕈碱) 介导的 2 型 theta 的证据 (Konopacki, 1996; Konopacki, 1998; Konopacki 等, 1987)。在行为上，2 型 RSA 发生在不活动状态，如长时间不动 (冻结)、一动不动的警觉和快速眼动 (REM) 睡眠。当有移动的意图或准备移动时，它也会发生：在这些功能状态下， θ 持续时间很短 (Robinson, 1980; Sainsbury 等, 1987; Whishaw 和 Vanderwolf, 1973)。在猕猴和松鼠猴中，2 型 RSA 也在麻醉下发生 (Stewart 和 Fox, 1990) .

Schütt、Bas, ar 和 Bullock (1992) 在 *Helix pomatia* 的内脏神经节中发现了 Ach 诱导的 theta 反应。Ach 效应是稳健的，并产生了持久的 θ 振荡 (4-6 分钟)。在所有其他波段中仅观察到短暂的影响。Konopacki 及其同事 (Konopacki, 1996; Konopacki, 1998; Konopacki et al., 1987) 通过用胆碱能激动剂对海马体外切片进行浴灌注，在兔子身上发现了类 theta 振荡。振荡与阿托品拮抗。Vinogradova (2001) 在麻醉兔神经元活动的细胞外记录过程中描述了 theta 节律的产生。随后的研究表明，胆碱能诱导的体外 θ 样活性复制了体内观察到的 θ 节律的生理和药理学特性 (Konopacki 等人, 2000; Kowalczyk 等人, 2013a)。这些研究的第二个优点是它们为在研究完整生物体中的 θ 振荡时使用体外切片提供了依据。

1 型 RSA 与自愿运动之间的关联通过一系列事件发展 (Ledberg 和 Robbe, 2011 年)。当老鼠以一定的速度 (50-100 cm/s) 奔跑时，它们的头部会出现垂直振荡。随意运动的运动动力学与海马的 theta 节律 (1 型 RSA) 相互作用 (Vanderwolf, 1969)。Theta 振荡是运行速度的函数：随着速度的增加，theta 频率在 6.5-9 Hz theta 范围内增加。在来自头部振荡的输入和海马 θ 之间也存在相位关系，因此当来自头部振荡的输入与海马 θ 同相时， θ 的幅度变得最大。因

此，跑步速度（或头部振动）和 θ 之间存在正相关。运动动力学和海马 θ 之间的相互作用使后者更强更快。

根据前面描述的信息， θ 振荡涉及感觉/知觉和运动处理。对猫海马的早期研究表明，实验操作在 CA3（和 CA4）和运动皮层产生了类似的 theta 增加（Basar 和 Ungan, 1973; Basar-Eroglu 等人, 1991a; Demiralp 等人, 1994）。海马体 θ 不仅与多模态感觉/知觉处理以及运动处理密切相关，导致海马体的 θ 振荡负责多模态感觉运动整合的想法（Vanderwolf, 1969）。

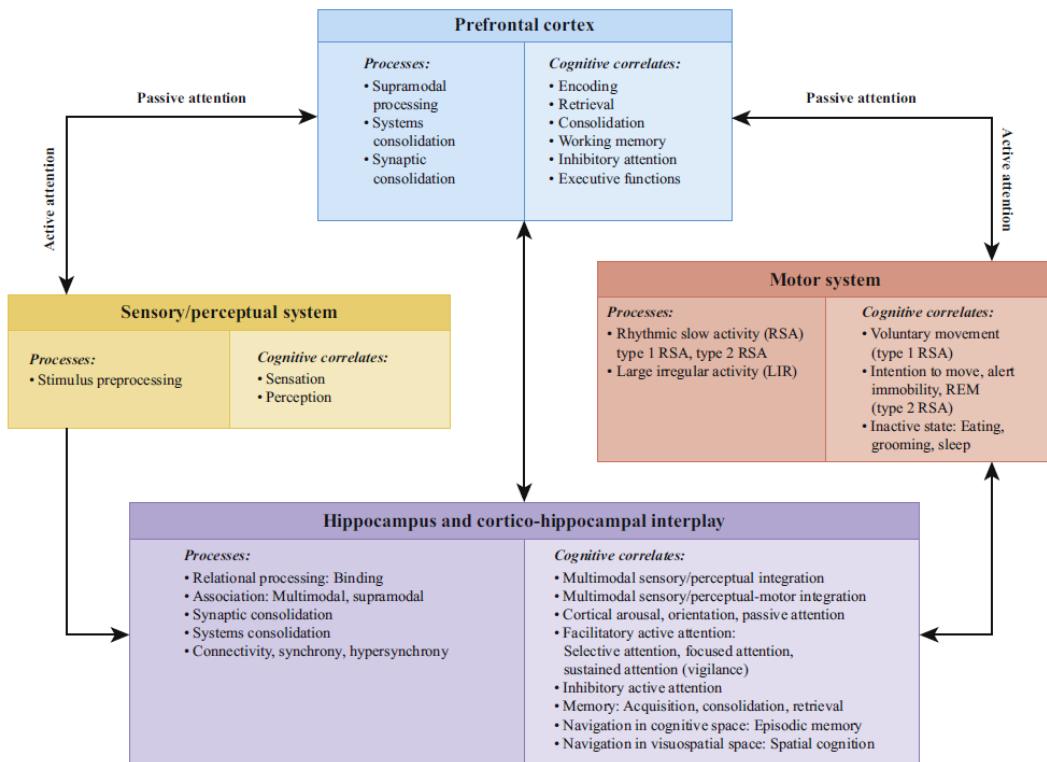


Fig. 1. Brain's theta network in neuro-cognitive functions.

2.1.3 临床模型

阿尔茨海默病 (AD) 始于短期（近期）记忆障碍；在这个阶段，感觉运动功能得以保留（Goedert 和 Spilantini, 2006; Kumar 和 Singh, 2015）。Theta 振荡活动存在于初级和次级感觉区域以及运动区域，但幅度远高于健康参与者的幅度（Ferreri 等, 2003）。枕顶区域的 theta 响应也更高（Yener 和 Basar, 2013; Yener 等人, 2007; Yener 等人, 2009）。腹侧、枕颞“什么”通路（物体感知）和背侧、枕顶“位置”通路（视觉空间感知）中高于正常的 theta 振幅（Ungerleider 和 Posternak, 2004 年；Ungerleider 和 Mishkin, 1982 年）表明 AD 患者通过过度活跃的感觉运动系统来弥补他们的记忆问题（Yener 和 Basar, 2013 年）。

2.2. 注意力处理中的 Theta

根据认知心理学和认知神经心理学领域 (Banich 和 Compton, 2011; Goldstein, 2011; Richard 等, 2004), 注意力是一个复杂的调节过程, 由相互关联的子过程组成 (Hoffman, 1990). 注意力具有中心地位, 并且是这些科学领域中增长最快的研究领域 (Posner 和 Rothbart, 2007 年).

有两种一般类型的注意力: 被动和主动. 被动注意是前注意和前意识的 (N“a“at“anen et al., 2008). 主动注意可以是选择性的、集中的或持续的 (警惕性). 在选择性注意中, 从众多刺激中选择一个相关的刺激. 集中注意力负责将注意力转移到选定的刺激上. 持续的注意力或警觉负责在较长时间内将注意力集中在选定的刺激或刺激模式上 (有关评论, 请参见 Driver, 2001; Oken 等人, 2006).

与注意力密切相关的两个过程是定向反应 (OR) 和唤醒. 第一个, OR, 是人类和动物的内在反射, 即使是对环境中最轻微的变化也能立即做出反应 (Sokolov, 1963). 被动注意, 通常由被动古怪任务 (OB-p) 通过实验触发, 是一种非自愿的 OR 反应. 非自愿 OR 的指标之一是错配负性 (MMN) 事件相关电位 (ERP) 组件 (N“a“at“anen et al., 2008). 主动注意通常由主动的古怪任务 (OB-a) 在实验上触发, 是一种自愿的 OR. 主动 OR 的推定指数已被确定为 P30 的 P3a 或新奇 P3 组件 (Polich, 2007; Sokolov, 1990).

第二个与注意力相关的过程, 唤醒, 由生理激活和皮层反应性代表. 觉醒负责注意力 (或意识) 在清醒-睡眠频谱上的变化. 如下节所示, theta 振荡在主动和被动类型的注意力以及两个与注意力相关的过程 OR 和唤醒中都起作用 (综述参见 Karakas, 和 Bas, ar, 2006a).

2.2.1 清醒注意的 Theta

海马 θ 与注意力相关过程、唤醒和 OR 之间的关系已在早期研究中进行了概述. Vanderwolf(1969) 的一项早期研究表明, theta 节律与自主唤醒反应 (立毛) 同时发生. Green 和 Arduini (1954) 的评论文章表明, 唤醒表现为海马 theta 和唤醒反应的皮层表征之间的反比关系 (例如, 去同步化). 另一方面, 失活表现为海马中较大的不规则 θ 波 (LIR) 和皮层中的慢波.

Kemp 和 Kaada (1975) 发现在强直 OR 过程中海马 θ 最大 (如在固定凝视或视觉搜索中). 另一方面, 在阶段性 OR 期间 (如反射性头部转动、刻板运动或单向运动活动), 海马 theta 减弱. 这些发现导致了对唤醒和 θ 振荡之间关系的修正解释 (Kemp and Kaada, 1975). 根据这种修改, 海马 θ 增加与伴随战斗或逃跑反应的唤醒程度呈正相关. 习惯引起的觉醒, 例如在刻板运动或单向运动活动中, 与海马体 θ 呈负相关.

后来的研究表明 OR 诱导的 theta 和其他振荡成分的不同步 (Barry 等人, 2012). 一个人自己的名字是 OR 的强大来源. 在具有不同意识程度 (植物人状

态、最小意识和正常意识)的参与者中，在听到自己的名字时会显示出强烈的 theta 同步 (Fellinger 等人，2011)。

Table 1
Cortico-hippocampal theta network in memory: Acquisition, consolidation and retrieval.

Stage	Characteristic levels/stages of consciousness	Structures	Functions	Theta response parameters
Stage 1 Acquisition	Preconscious	All relevant cortical areas Prefrontal cortex • Between right prefrontal cortex (specifically ventrolateral regions) and postero-temporal sites	• Encoding • Focuses on and mediates organizational/strategic aspects of encoding	Coupling • Desynchronization • Power increase • Synchronization
	Unconscious	Transfer from the cortex to the hippocampus • Input to the entorhinal cortex and perforant pathway over cortico-entorhinal projections		
	Hippocampus		• Binding disparate aspects of cortical experiences into a coherent episode	• Desynchronization • Power increase • Synchronization
Stage 2 Consolidation	Levels of wakefulness, stages of sleep and REM	Hippocampus	• Replay and reactivation of memory network for a few hours • Synaptic consolidation may last from hours to weeks	• High theta activity
	SWS wakefulness	Transfer from the hippocampus to the cortex • Output over the entorhinal cortex and over the fornix to anterior structures	• Reactivation and redistribution of hippocampal memories to neocortical sites for a cortical refinement of information	• Sharp -wave/ripple complexes (SPW-Rs) • Sharp slow waves (SP) • Spindles
	Unconscious	Neocortex	• Memories become independent of the hippocampus • Components of neocortical network become sensitized to each other • Consolidated memory trace become integrated with preexisting ones • Brain areas are reorganized, memory is reconsolidated, and updated: Neocortical refinement is dynamic • Systems consolidation may last from weeks to years	• Synchronization • Desynchronization • Firing of the distributed theta network • Theta coherence
Stage 3 Different conceptualizations of retrieval	Levels of wakefulness, stages of sleep and REM	1) Hippocampus (along with perirhinal cortex, medial temporal lobe structures)	• Provides indices (mental tags) that point to the domain-specific cortical regions where the pieces had been stored • Pieces are then combined into the episode that is to be retrieved	
		2) Neocortex (bilateral) • Between bilateral prefrontal cortex and temporo-parietal sites • Attempts at retrieval represented by antero-posteriorly spreading waves • Actual retrieval represented by reverse action	• Retrieves the consolidated and integrated traces from the relevant cortical sites (e.g. verbal material left-lateralized, spatial memory right-lateralized)	• Bilateral coupling
		3) A selectively distributed super-synchronized memory network in the brain	• Specific parts of brain responsible from different forms of retrieval	• Power • Time-locking • Early theta synchronization (e.g. recognition) • Late theta synchronization (e.g. remembering)

Adey 等人率先展示了 theta 振荡与注意力之间的关系。 (1960 年)。注意力由海马锥体细胞树突层的 θ 振荡表示 (Radulovacki 和 Adey, 1965)。大量文献通过一组复杂的认知过程解释了 theta 响应与注意力处理的相关性，由此注意力集中在短期记忆中与任务相关的模板上 (Bas,ar-Ero`glu 等人, 1992; Demiralp 和 Bas,ar, 1992; Karakas,, 1997; Yordanova 和 Kolev, 1998; Klimesch, 1999)。在执行刺激遗漏任务期间，展示了 theta 振荡与集中注意力的相关性的一个示例。在这项任务中，听觉刺激块以固定的刺激间隔呈现。在每个块中，有四个实际刺

激，一个省略刺激。要求人类参与者将注意力集中在连续呈现的听觉刺激上，并在第四次刺激之后指出第五次刺激应该发生的时间点。

在刺激遗漏任务中，对第五个（遗漏）刺激的期望（预期）触发 OR（Sokolov, 1963）；或者，反过来，支持集中注意力。这项任务已用于两项配套研究，一项针对人类（使用头皮电极），另一项针对猫（在海马中嵌入电极）（Bas, ar-Ero`glu 和 Bas, ar, 1991; Demiralp 和 Bas, ar, 1992 年; Demiralp 等人, 1994 年）。在人类和猫中，第四个（系列中的最后一个）听觉刺激和随后的省略刺激产生了 theta EO。这些发现证明了 theta 振荡在集中注意力和 OR 中的作用。研究结果还支持海马在 theta 节律性中的关键作用。

Posner 和 Rothbart (2007) 断言，theta 响应的变化代表了不同类型和程度的注意力。在一项关于事件相关振荡 (ERO) 的研究中，Karakas, 等人. (2000) 通过一系列由 1000-Hz 异常刺激和 2000-Hz 标准刺激组成的任务来操纵注意力。在主动古怪任务 (OB-a) 中，参与者选择异常刺激并对其进行计数；这项任务基本上需要选择性注意。在单刺激 (SS) 任务中，参与者计算目标；这个简单的任务只需要集中注意力。被动古怪任务 (OB-p) 的刺激与 OB-a 任务的刺激相同。然而，在 OB-p 中，参与者将注意力集中在不相关的任务上，被引导相信这是实验任务；OB-p 任务触发异常刺激的前注意处理。

Karakas, 等人的研究. (2000) 表明，所有三个任务都会触发早期的 theta 响应，该响应在 P300(P3b)ERP 组件之前终止。集中注意力 (SS 任务) 和注意力前变化检测 (OB-p 任务) 由短期 theta 响应表示。选择性注意 (OB-a 任务) 由持续时间较长的高振幅 theta 响应表示。这些发现表明，theta 响应可以通过幅度和持续时间的变化来代表不同形式的注意力 (Posner 和 Rothbart, 2007)。

引起注意的任务在刺激后 200 毫秒产生两个 ERP 组件。OB-p 任务触发前注意处理，该处理由 N2a ERP 组件表示。OB-a 任务触发注意处理，该处理由 N2b ERP 组件表示。后来的 N2b 是由参与通道的输入引发的，这个 ERP 组件代表选择性注意（回顾，Patel 和 Azzam, 2005; Campbell 和 Colrain, 2002; Na .. at .. anen 和 Picton, 1986; Paavilainen 等人, 1987; 佩林等人, 1999）。Karakas, 等人的研究. (2000) 发现 theta 节律的相位与 N2a 相一致，代表注意力前处理 (OB-p 任务)；和 N2b，代表选择性注意 (OB-a 任务)。这些发现代表了 theta 响应在注意力处理中的多功能作用。

集中注意力和选择性注意力有助于与任务相关的感知、认知和反应产生 (Anderson 等, 1996)。然而，注意力处理不仅涉及促进作用。同时发生的作用会抑制不相关或不相容的感觉/知觉系统或不相容的反应 (Hasher 和 Zacks, 1988; Frazier 等人, 2004; Kamarajan 等人, 2004; Schweizer 等人, 2005; Neumann,

1996; Sainsbury , 1998 年; 维诺格拉多娃和杜达耶娃, 1972 年). 因此, 抑制作用有助于选择性地提高感觉/知觉和/或运动处理.

注意处理的促进和抑制方面在细胞和系统水平上都有体现. 当输入是新的(促进、增加效应)时, 海马细胞会被激发, 而当刺激重复(抑制、减少效应)时, 它们会变得习惯(Vinogradova, 1970, 1976; Vinogradova 和 Dudaeva, 1972). 神经元活动的细胞外记录表明, θ 振荡是维持对选定刺激的反应并同时保护其免受干扰的机制(Vinogra-dova, 2001). 在系统层面, 海马体和主要位于后脑的结构通常对信息处理具有促进作用. 然而, 前额叶皮层的区域, 例如前扣带皮层, 通常会产生抑制作用(Herd et al., 2006). 这种双重功能在偏差竞争模型(Desimone 和 Duncan, 1995)中被解释为抑制神经活动对与任务无关的刺激(抑制)和神经活动对任务相关刺激的偏见(促进).

1988 年心理生理研究学会奖的获得者 Evgeny N. Sokolov (Graham, 1989) 解释了手术室背景下的促进性和抑制性注意(Sokolov, 1990; Pri-bram, 1980; Bas, ar, 2004). 在这个模型中, 海马体形成一个神经元模型(前面的刺激重复在神经系统中留下的记忆痕迹), 并将这个标准与每个传入的刺激相匹配. OR 是由精心设计的神经元模型与传入刺激(新奇反应; 促进效应)之间的不匹配触发的. 如果传入的刺激与神经轨迹匹配(表明刺激正在重复), 海马中的新奇检测器就会变得习惯(抑制效应), 电生理激活减少, 并且在行为上忽略刺激(Sokolov, 1990; Kirvelis 和瓦纳加斯, 2014).

根据以往的研究, θ 振荡代表不同形式的促进注意, 如选择性注意(OB-a 任务)、集中注意(SS 任务、刺激遗漏任务)和预注意(OB-p 任务). 除了这些促进形式, theta 振荡也代表抑制性注意. 正如以下部分将显示的那样, theta 响应是多功能的, 不仅对于不同类型的注意力(Posner 和 Rothbart, 2007), 而且对于不同的行为功能, 如导航、情景记忆和记忆处理阶段.

2.2.2. 临床模型

注意缺陷多动障碍(ADHD)的症状之一是注意力不集中(美国精神病学协会, 2013 年). 就其症状而言, ADHD 可作为研究注意力处理的有效模型.

在儿童早期获得的定量脑电图(q-EEG)的特征是 delta 和 theta 频率范围内的慢波. 在 7.5 岁左右发育正常的儿童中, 缓慢的振荡被高频振荡所取代(Barry 等, 2003). 然而, 在 ADHD 中, 这些变化发生在 10 岁左右. 与成熟滞后模型(Kinsbourne, 1973)一致, 10 岁 ADHD 儿童的 q-EEG 模式以 delta 和 theta 为主, 出现高频振荡, 注意力处理自发改善(Erdo~gan Bakar 和 Karakas, 提交).

即使这样，多动症病例也可以证明脑电图振荡模式的异常，这可能作为多动症的生命周期生物标志物。根据成熟偏差模型（Klinkerfuss 等，1965），成人 ADHD 是由中枢神经系统功能异常引起的。这些异常以额叶 q-EEG θ 增加以及颞叶和顶叶记录部位的 β 和 α 降低为特征，在任何年龄都不被认为是正常的，并且这些异常不太可能正常成熟（Bresnahan 和 Barry, 2002；Clarke 等人, 2001 年；Hermens 等人, 2005 年）。在成人 ADHD 参与者中，这种模式伴随着注意力不集中和前额叶负责的执行功能障碍（Makris 等, 2007; Barkley, 1997; Pennington 和 Ozonoff, 1996）。

考虑到 theta 振荡对注意力处理的重要性，Lubar (1991) 将表征 ADHD 的慢 theta 和快 beta 结合在了 theta-beta 比率 (TBR) 中。目前，该比率在常规临床实践中用作预后标准（Mon-astra 等人, 1999 年）和 ADHD 的可靠诊断标准（关于荟萃分析，参见 Arns 等人, 2012 年）。

2.2.3. 睡眠中的注意力 θ

第一个关于听觉 EP 的幅频特性的睡眠研究是在长期植入电极的猫身上进行的（Bas, ar et al., 1975b）。慢波睡眠 (SWS) 的特点是 θ 活动分布到由听觉通路中的海马、网状结构、新皮层和皮层下中心组成的网络。

Hoedlmoser 及其同事（Hoedlmoser 等人, 2011 年）通过剥夺人类参与者的睡眠来操纵警惕。随着睡眠剥夺持续时间的增加，对精神运动警觉任务的反应时间和主观嗜睡的评分也增加了。ERP 成分的振幅，特别是视觉诱发电位的 P1 成分显示出逐渐降低的趋势。嗜睡的增加和警惕性的降低伴随着脑电图强直活动的逐渐增加，特别是 θ 和 δ 波段，以及 δ/θ 锁相值的降低。这项研究得出的结论是，delta/theta 锁相代表了警惕性的一夜变化，因此也引起了关注。

根据 N „ a „ at „ anen 和 Gaillard (1983) 以及 De Lught 等人. (1996 年)，睡眠 N2 与清醒 N2b 相当，后者是选择性注意的指标（Campbell 和 Colrain, 2002; Na „ „ at „ anen 和 Picton, 1986; Paavilainen 等, 1987; Perrin 等, 1999）。在睡眠阶段中，第 2 阶段的特点是对环境刺激的反应性最高（Kryger 等, 2011）。与睡眠的 REM 和非 REM 阶段的 theta 响应相比，第 2 阶段对 OB-p 任务的 theta 响应更高。在第 2 阶段，theta 节律的特定阶段与睡眠-N2 相吻合（Karakas , 等人, 2007a; Karakas, 等人, 2007b）。这些发现表明，在第 2 阶段存在某种形式的注意处理。

在 REM 中，对环境刺激的反应性处于最低值，然而，EEG 由表征警觉觉醒的 β 波主导（Kryger 等, 2011; Rechtschaffen 和 Kales, 1968）。根据这些发现，REM EEG 是就像在警觉中一样，但这种活动并没有与环境刺激的低阈值相结合。Theta 振荡为解梦大脑的悖论提供了一把钥匙。在 REM 中，OB-p 任

务触发了一个早期的短时 theta 振荡 (Karakas, 等人, 2007a; Karakas, 等人, 2007b)。这样的 theta 也是清醒时 OB-p 反应的一个特征。OB-p 任务产生感觉记忆，其中认知处理是前意识和前注意的 (Karakas, , 1997; Karakas, 和 Basar, 2004; Muller-Gass 和 Campbell, 2002; Na'ama 和 anen, 1992)。根据大量研究(有关评论, 请参见 Muller-Gass 和 Campbell, 2002; Na'ama 和 anen, 1992), 由 OB-p 任务产生的感觉记忆对于经常出现的、标准刺激, 因为它被用作比较标准刺激的感觉记忆表示与异常刺激的物理和时间属性之间的不匹配 (Sokolov, 1990; Atienza 和 Cantero, 2001; Na'ama 和 anen 等人, 1993 年)。在 REM 中, 对标准刺激的 theta 反应的持续时间相对较长于对异常刺激的反应 (Karakas, 等人, 2007a; Karakas, 等人, 2007b)。这些发现, 特别是清醒和 REM OB-p 反应之间的相似性 (即, 与标准刺激的相对较长的 theta 持续时间) 表明, 与清醒一样, 在这种情况下, REM 中存在某种形式的注意, 在这种情况下是前注意处理。

2.3. 导航和情景记忆中的 Theta

涉及 1 型 theta 的自愿运动和涉及 2 型 theta 的移动意图都需要积极参与环境。必须处理外部环境中的刺激 (尤其是视觉刺激) 以执行实际或预期的运动。必须处理内部环境中的刺激 (特别是动觉刺激) 以形成运动计划, 执行运动校正, 并使用这些线索产生连续的反应。与相对简单的感觉-运动整合(第 2.1 节)相比, 这些过程的组合需要更高水平的视觉空间行为(Banich 和 Compton, 2011)。毫不奇怪, 关于 θ 振荡的感觉-运动相关性的早期研究已逐渐演变为导航, 这是一种比感觉-运动整合涉及更高水平的视觉空间处理的认知。

基于他们对海马功能的系统研究, O'Keefe 及其同事对导航的神经认知本质进行了解释。这些研究的路线图始于对海马神经元响应环境操纵的放电特性的广泛调查 (O'Keefe, 1976; O'Keefe 和 Dostrovsky, 1971)。这项工作的高潮是一本关于位置细胞的书 (O'Keefe 和 Nadel, 1978 年)。这本书介绍了海马体在构建空间记忆使用的认知地图中的功能作用。Kahana 及其同事 (Kahana et al., 1999) 在使用颅内电极的癫痫患者中展示了这一点。在这些患者中, 虚拟迷宫导航表现为复杂迷宫比简单迷宫更突出的 theta 活动情节。

早期的研究 (综述参见 Green 和 Arduini, 1954; Kramis et al., 1975; Sainsbury et al., 1987) 已经表明海马 theta 和对 1 型 RSA 的自愿反应的相关性, 以及静止不动的相关性警觉性 (冻结) 和转移到 2 型 RSA 的意图。他们还描述了 locomotor 动力学和 theta 节律性之间的关系 (Vanderwolf, 1969)。O'Keefe 和 Recce (1993) 发现, 当老鼠进入位置细胞的射击场时, 尖峰发生在 theta 节律的后期。当老鼠在射击场中移动时, 尖峰转移到 theta 节律的早期阶段。当老鼠在

一个决定点停下来时，将细胞以强烈的伽马节律激发，代表即将到来的位置序列（约翰逊和雷迪什，2007）。O'Keefe 及其同事（O'Keefe 和 Burgess, 1996 年）还发现了边界矢量细胞，它们对与环境中障碍物的特定距离作出反应。这些研究为通过 theta 研究导航活动铺平了道路。

正如先前报道的结果所表明的（作为综述，Green 和 Arduini, 1954 年；O'Keefe 和 Recce, 1993 年；Vanderwolf, 1969 年），导航行为和情景记忆都由海马 θ 表示。神经解剖学上，振荡在 CA3 锥体细胞以及 CA3-CA3 和 CA3-CA1 层的递归连接中得到特别证明（Buzsaki, 2006）。Klimesch 及其同事的早期工作为 theta 节律与情景记忆的相关性提供了神经心理学证据。情景记忆由前边缘系统（Klimesch, 1996）的 theta 波段（Klimesch 等, 1994）中的事件相关同步（ERS）表示。Theta ERS 将情景记忆表现出色的人与表现不佳的人区分开来（Doppelmayr 等人, 1998b；Klimesch 等人, 1994）。

Yamaguchi (2003) 解释了通过 theta 相位进动创建新序列。根据这个过程，当受试者进入细胞的位置场时，尖峰首先出现在 theta 周期的后期。随后，尖峰出现在 theta 循环的早期阶段（O'Keefe 和 Recce, 1993；Skaggs 等, 1996）。因此，局部场 θ 振荡与在 θ 频率范围内也具有分级活动的神经振荡器之间的锁相在连续变化的神经群中的神经活动之间建立了稳定的相位关系。海马网络中的前馈和反馈预测在情景记忆的组成部分或视觉空间场（导航）的组成部分之间产生选择性关联，从而能够存储时间序列。

前面的小节表明，海马 θ 负责多个认知-情感过程。函数的多样性是可能的，因为频率是表征振荡的变量之一（Bas,ar, 1988, 1998, 1999）。振荡的功能意义根据大量变量而变化，其中一些与振荡活动有关，而另一些则不相关。与振荡相关的变量是增强、衰减、阻塞、持续时间（延长）、潜伏期、时间锁定、锁相、频率锁定和不同频率范围内振荡的叠加。与振荡无关的变量是记录地点、实验任务、研究参与者的发育水平和物种，以及大脑区域之间的连贯性（有关审查，请参见 Karakas, 和 Barry, 2017）。振荡相关变量和非相关变量以及这些变量的组合改变了 θ 振荡的功能意义，并使其代表不同的认知-情感过程。

3. 从海马体到全脑：从绑定到选择性分布的 θ 系统

Theta 代表海马负责的认知情感过程。然而，theta 并不是海马体所独有的。这种振荡是选择性分布到大脑的网络中的主要操作节奏。此外，海马体确实在选定的认知情感过程中发挥着关键作用，但即使是这种作用也是通过与通常是分布式 theta 网络的一部分的其他大脑区域的交互来实现的。

3.1. 绑定：海马贡献

海马体通过穿孔通路从不同的新皮层和皮层下区域接收输入，例如杏仁核、扣带皮层、额叶、颞叶、眶皮层、嗅觉皮层和感觉区域 (Andersen et al., 2007; Lopes da Silva 等人, 1990; Lopes da Silva 和 Arnolds, 1978; Lopes da Silva 等人, 1984)。这些区域选择性地负责认知情感过程，例如感觉、知觉、注意力和执行功能(综述参见 Banich 和 Compton, 2011; Andersen、Morris、Bliss 和 O'Keefe, 2007; Miller 和 Cummings, 2007；斯图斯和本森, 1986 年)。

因此，到达海马体的信息已经在多个皮层区域进行了预处理 (Vinogradova, 2001)。所有这些皮层区域都以压缩的方式投射并在海马体中表现出来 (Green 和 Arduini, 1954; Amaral 和 Lavenex, 2006; Buzsaki, 2002; O'Keefe, 2007; Stark, 2007)。到达海马体的皮质预处理信息单元被传播到构成海马体复杂神经解剖结构的多层密集神经元 (Andersen et al., 2007)。平行组织回路 (CA1 和内嗅皮层第 3 层) 和循环回路 (CA3 和内嗅皮层第 2 层和第 5 层) 交替工作。当循环回路被激活时，信息变得集成；当并联电路被激活时，它就会被隔离 (Buzsaki, 2002)。

由于多层密集的神经元和强烈弯曲的层，来自多个通路的 θ 振荡以不同的相位关系撞击海马层 (Buzsaki, 2002)。作为它们在海马体中位置的函数， θ 振荡的相位和幅度以非常复杂的方式变化 (Buzsaki, 2006)。这种神经结构导致“关系”处理和海马结合 (Banich 和 Compton, 2011)。将情节 (如情节记忆) 或场景 (如导航) 的环境触发的多模态元素结合在一起的东西是具有约束力的。

绑定由 theta 节奏表示。假设相关的信息项被包装在 theta 循环中；换句话说，每个 theta 循环代表一大块相关信息。该实体可以由感觉/知觉信息的离散样本或感觉/知觉、认知和动机(情绪)因素之间的特定关系组成 (Kepecs 等, 2006)；情节的要素 (连贯的情节记忆) (Goldstein, 2011; Jezek 等人, 2011)；或迷宫中过度表示的片段序列 (连贯的空间概念) (Gupta et al., 2012)。在导航和相位进动期间，早期 theta 相位的尖峰代表当前位置，后期的尖峰代表即将到来的位置 (Lisman 和 Redish, 2009)。

3.2. 协会

3.2.1. Theta 振荡反映超模态关联处理

海马结合，以 θ 振荡为代表，是一种将到达海马的输入连接起来的机制。另一种机制是在不同的信息来源之间形成关联。Theta 再次成为这个关联过程的主要参与者。因此，联想 theta 主要来自多模式三级联想皮质，例如前额叶、顶颞枕叶和边缘皮质 (Lang 等人, 1987; Mizuki 等人, 1980; Mundy-Castle, 1951; Remond 和 Leservre, 1957; Walter 等人, 1984; Westphal 等人, 1990)。

θ 振荡与联想加工的关系可以在双感觉刺激的研究中得到证明。萨科维茨等人。(2000) 进行了这样的研究，发现双峰诱发反应主要记录在多峰前额叶关联区域。刺激导致显著的 theta 反应，这不能通过对两个单峰刺激的反应的线性加法来解释。这些发现表明，双峰刺激以非常复杂的方式关联听觉和视觉。

跨模态研究证明了另一个关联的例子。Bas, ar 及其同事在两篇论文中研究了这种效应。其中一篇论文是关于人类头皮记录的 (Bas, ar 和 Schürmann, 1994 年)，另一篇是关于自由活动猫的深度记录 (Bas, ar 等人, 1991 年)。这些跨模态实验研究了初级视觉皮层的视觉和听觉 EO。在头皮记录 (人类) 和深度记录 (猫) 中，足够的刺激 (来自初级视觉皮层的 EO 记录的视觉刺激) 产生了早期 (0-250 毫秒时间窗口) α 反应。不充分的刺激 (来自初级视觉皮层的 EO 记录的听觉刺激) 产生了长时间的 theta 反应。根据 Bas, ar 及其同事的说法，阿尔法反应代表初级感觉处理。然而，theta 反应代表了一种超模态的联想认知处理。

3.2.2. θ 与其他振荡分量之间的关联

第 2 节表明，目前在认知神经科学中讨论的一些认知情感状态可以用海马 θ 来表示。这是可能的，因为单独出现的 theta 的功能意义会根据与振荡相关和与振荡无关的调制效应而变化 (综述参见 Banich 和 Compton, 2011; Karakas 和 Barry, 2017)。不同频段的振荡也可以同时发生；发生的同时性和由此产生的叠加，实际上是另一个与振荡相关的变量。根据叠加原理，给定的神经电响应 (EO 或 ERO) 是不同频率范围内振荡分量时间叠加的结果 (综述参见 Karakas 和 Barry, 2017)。正如以下部分将显示的，当 theta 与其他频段的振荡相关时，不同的认知情感过程成为可能。

3.2.2.1. Theta/delta 关联。在早期的工作中，Stampfer 和 Bas, ar (1985) 表明 P300 的特点是叠加在 delta 振荡上的 theta 振荡增强和延长。对 OB-a 任务的研究支持了这一发现。认知上，OB-a 任务需要积极关注。主动注意在 P300 (P3b) 潜伏期由叠加在 delta 响应上的高幅度和长持续时间的 theta 响应表示 (Karakas, 等人, 2000; Polich 和 Criado, 2006)。在 OB-p 任务中，注意力转移到别处；对实验任务 (异常刺激) 的注意力是被动的。这种类型的注意力仅由短期的 theta 响应表示 (Karakas, et al., 2000)。

P300 成分的潜伏期和幅度随着认知负荷的增加而增加 (Kahana 等人, 1999; Pinal 等人, 2014)。认知负荷由 300 ms 延迟下的 theta 和 delta 振荡之间的特定叠加和相位关系表示。在高认知负荷下， δ 振荡的正向臂与 θ 振荡的第二个正向臂同相。随着负载的减少，这种模式将不复存在 (Güntekin 和 Bas, ar, 2014; Karakas, 等人, 2000)。

3.2.2.2. Theta/alpha 关联. 记忆任务性能通过 P1-N1 时间窗口的 theta 和 alpha 振荡之间的锁相来表示 (Klimesch 等人, 2004; Gruber 等人, 2005; Schack 等人, 2005) . 关于 theta 和 alpha 振荡之间交叉耦合的发现使作者得出结论, theta 振荡代表 WM, 而 alpha 振荡代表语义记忆.

3.2.2.3. Theta/gamma 关联. 虽然早期伽马反应基本上与感觉/知觉处理有关 (Karakas, 和 Bas,ar, 1998), 但晚期伽马反应与高级认知加工有关 (Bas,ar-Ero`glu 和 Bas,ar, 1991; Karakas, 等等人, 2001 年). P300 特有的 delta 和 theta 振荡与后期出现的 gamma 振荡叠加 (Bas,ar-Ero`glu 和 Bas,ar, 1991; Karakas, 等, 2001) . 叠加的晚期伽马振荡发生在多稳态视觉感知 (Bas,ar-Ero`glu et al., 1996)、注意力 (Sheer, 1984)、记忆 (Lisman and Jensen, 2013)、记忆匹配和利用 (Herrmann et al., 2004) . 这些发现表明, 由叠加的 delta、theta 和 gamma 振荡组成的模式代表了不同的认知-情感过程.

后期 300 毫秒伽马响应的头皮记录可能会出现较弱的时间锁定和锁相 (Fell 等人, 1997; Herrmann 等人, 2004) . 然而, 猫脑 HI3 层的深度记录显示出强烈的 P300–40 Hz 复合体 (Bas,ar-Ero`glu 和 Bas,ar, 1991; Bas,ar-Ero`glu 等, 1991a; Bas,ar-Ero`glu 等, 1991a; Bas,ar-Ero`glu 等, 1991a, ar-Ero`glu 等人, 1991b). 研究结果表明, 集中注意力和相关的 OR 不仅由 theta 振荡 (Demiralp 和 Bas, ar, 1992) 表示, 而且由 theta-gamma 交叉耦合表示. 这种耦合反映了自下而上的注意力分配处理和同时发生的自上而下的记忆存储激活处理 (Sauseng et al., 2008) .

因此, 伽马振荡由较慢的节奏调制. Theta 提供了编码顺序所需的绝对相位参考, 伽马周期在事件顺序的高精度计时中发挥作用 (Lisman, 2005) . 位置由伽马激发神经元的空间模式编码, 空间序列由叠加在 theta 循环上的伽马子循环编码 (Buzsaki 和 Wang, 2012; Buzsaki 等, 1983) . 这些发现表明, theta/gamma 交叉耦合代表了排序, 其中信息单元以串行顺序编码.

Gamma 节律性在 theta 相位进动中也起作用 (Dragoi 和 Buzsaki, 2006 年), 据此, 早期 theta 相位的尖峰代表当前位置, 而后期的尖峰代表即将到来的位置 (Lisman 和 Redish, 2009 年). 在 theta 相位进动期间, CA1 位置细胞产生的尖峰受到伽马振荡的调制 (Senior 等人, 2008) . 有证据表明, 到达树突的 θ 调制伽马振荡增加了膜电位, 从而增强了信号传播.

短期记忆中视觉信息的维持是基于顶叶记录位点中 θ 和伽马振荡之间的跨频相位同步 (Sauseng et al., 2009) . WM 由额叶中线 theta 和额叶 theta 和分布 gamma 之间的交叉频率相位耦合表示 (Griesmayer 等人, 2010) . 在这两种情况下, 在操纵保留刺激期间的权力都高于在保留刺激期间的权力. 与

theta/gamma 耦合相关的操作/保留差异在延迟期的前半段最为明显，而与额中线 theta 相关的操作/保留差异在延迟期的后半段最为明显时期。作者得出结论，theta/gamma 耦合反映了对项目时间序列的监控，而前中线 theta 反映了排练过程。

3.2.2.4. WM 作为同时发生的振荡之间的关联。先前描述的研究结果表明，一些综合认知-情感加工的创建和维持是基于 θ 振荡与根据振荡相关和振荡无关变量而变化的各种其他振荡之间的关联 (Bas, ar 等人, 2004 年)。这种作案手法是特别复杂的认知-情感过程（例如 WM）不可或缺的神经电学基础。

WM 的特点是信息的同时存储和处理。在认知上，这是通过两个从属系统来实现的，即语音存储和视觉空间画板，它们在中央执行机构的监视和控制下运行 (Baddeley, 1997)。之前的从属系统负责时间序列的维护，后者负责空间序列的维护 (Baddeley, 1997)。排序是 WM 的项目级控制机制，由 theta 和 gamma 振荡之间的耦合以及 theta 振荡的相位重置来表示 (Sauseng 等, 2010)。负责在 WM 保护伞下整合认知过程的过程级机制由大脑相关区域之间的 theta 同步表示。当 theta 和上 alpha 相位同步时，theta 代表执行功能，alpha 代表长期记忆代码的重新激活 (Klimesch et al., 2005)。在 WM 中，theta 振荡是有序项目组织的基础；伽马振荡是信息维护的基础； α 振荡是抑制无关刺激的基础 (Roux 和 Uhlhaas, 2014 年)。前额 θ 代表保留；高 WM 执行者表现出增强的 theta 响应 (Hsieh 等人, 2011)。theta 响应的功率代表 WM 任务的认知负荷 (Klimesch 等, 2005)。

3.3. 连接性和同步性

3.3.1. 结构连接和同步

分布式 theta 系统产生其独特的认知情感过程星座的另一种方式是大脑区域之间的“连接性”（有关评论，请参见 Bas, ar 等人, 2016）。Theta 并不是海马体所独有的，存在一个同步的 theta 网络是 Adey 及其同事首先证明的 (Adey 等, 1960)。这项开创性的工作是对接受调理的猫的 theta 同步进行调查。作者通过光谱和相干函数研究了猫的 theta 同步的程度和模式，并证明了在行为调节期间与 theta 事件相关的相干性的增加。

随后的研究发现了其他显示大脑区域的 theta，证明 theta 不仅是海马体的指纹，而且是其他边缘结构的指纹 (Lopes da Silva, 1992)，以及其他大脑区域。在海马 (CA1、CA3)、听觉皮层、视觉皮层、网状结构和运动皮层 (Demiralp et al., 1994; Bas, ar et al., 1975a,b)。 θ 振荡显示在内鼻皮质、鼻周皮质、压后皮质、内侧乳头体、下丘脑乳头上核、丘脑前核、杏仁核、下丘和几个脑干核 (Buzsaki,

2002). 诸如此类的发现表明, 大脑中有一个选择性分布的 theta 网络. 作为该网络的一部分的中隔区域与海马体具有相互联系, 并与也显示 θ 节律的大脑区域相连 (Andersen et al., 2007). 该区域的破坏消除了 theta 节律 (Buzsaki, 2002; Stewart 和 Fox, 1990), 这表明中隔区域是 theta 振荡的发生器 (有关评论, 请参见 Colgin, 2013; Vertes 和 Kocsis, 1997) .

Lopes da Silva 及其同事的研究集中在分布式 theta 系统上的信息传输. 这些研究 (RSA) 是在分布式 θ 系统中指导信息流的门控机制 (Lopes da Silva et al., 1990). 然后, Theta 匹配海马输出和目标结构电路之间的共振, 从而促进电路中的长期增强 (Lopes da Silva, 1992).

3.3.2. 连接性和同步性的认知-情感相关性

各种认知-情感过程基于选择性分布的 theta 网络中独特的连接模式. 多模式感觉运动整合是通过海马体和感觉运动区域之间的连接产生的. 运动和导航是通过海马体和负责以自我为中心和以异能为中心的空间参考框架的区域之间的连接产生的. 情景记忆是通过海马体与负责多模式感觉-知觉处理和高级认知-情感处理的区域之间的连接产生的. 脚本、场景和情景记忆也是这个复杂网络的结果 (参见 Banich 和 Compton, 2011; Goldstein, 2011) .

执行新的手指运动序列需要额叶和顶叶皮层之间的区域间连接. 通过这种方式, 感觉/知觉信息与运动反应的执行控制相结合 (Sauseng 等, 2007). 在前部和后部区域之间的连接路径上传播的长程 θ 振荡根据试验是停留还是切换而有所不同 (Sauseng et al., 2006). 长程 theta 连贯性代表了自上而下的行为控制 (Sauseng 等人, 2006), 以及与访问和操作记忆存储中的信息有关的记忆过程 (Klimesch 等人, 2008). 后来的一项研究表明, 长期 theta 连贯性与情景记忆有关, 而长期 α 连贯性与语义记忆有关 (Klimesch 等, 2010). 海马和新皮质系统之间的分工由海马中基于 theta 的 ERS 和新皮质中基于 theta 的事件相关去同步化 (ERD) 的综合模式代表 (Hanslmayr et al., 2016).

3.3.3. 海马体和选择性分布的 theta 网络

先前描述的研究结果强调了海马在 theta 生成中的关键作用. Theta 振荡主要在海马结构的细胞中产生 (Colgin, 2013; Buzsaki, 2006; O'Keefe 和 Burgess, 1996; O'Keefe 和 Recce, 1993). 然而, theta 振荡并不局限于海马体. 由 θ 振荡器携带的 θ 振荡分布在整个大脑中. 该网络中的行波反映了弱耦合振荡器的相互作用 (参见 Colgin, 2013; Lubenov 和 Siapas, 2009) .

在结构内, 海马体提供高度相关的信息 (过程: 绑定). 这些信息 (通过穹窿) 传播到一个共振通信网络, 该网络在大量并行网络上运行, 这些网络有选择

地分布在大脑中 (Bas, ar et al., 2001b; Buzsaki, 2002, 2005, 2006; O'Keefe , 2007 年; 格林和阿迪, 1956 年) . 在结构上, 信息被进一步编码在这个网络中和/或用于行为表现 (过程: 连接), 或者, 如在电影模型中, 来自多种模式的小模式整合形成大模式 (弗里曼, 2006) . 简而言之, 海马体中的结构内关联 (即结合) 以及海马体和皮层区域之间的结构间连接提供了一个密集关联的信息池, 该信息库在一个紧密互连且高度同步的海马皮质系统中传播 (Amaral 和 Lavenex, 2006 年; O'Keefe, 2007 年) . θ 振荡中的海马皮质相互作用 (Buzsaki, 1989; Fogel 等人, 2009; Miller, 1991a, 1991b) 产生负责认知情感处理的 θ 增强、选择性分布式并行处理.

3.3.4. 连接和同步的理论方法

通过 theta 振荡的连接性和同步性也不能免于反驳, 这些反驳主要基于头皮和海马记录的可比性或 theta 与单神经元放电的关系 (Lopes da Silva, 1992) . Green 和 Arduini (1954) 在灵长类动物的头皮记录中仅报告了短暂的海马 theta 爆发. 在他们对癫痫患者的大型系统研究中, Cantero 和他的同事 (Cantero et al., 2003) 可以获得 REM 以及睡眠和清醒之间转换的海马 θ 的皮质内记录. 然而, 在海马和皮质 θ 之间没有观察到对应关系. 他们得出的结论是, 这两个事件是独立的, 并由独立的机制提供服务. 这些发现, 再加上海马体的大小、海马体和皮层之间的距离, 以及与非人类物种中的 theta 相比, 人类中较弱的 theta 提供了反对直接海马 - 皮质对应的证据, 并表明被动体积传导皮层的 theta 节律 (有关评论, 请参见 Andersen 等人, 2007) .

然而, 根据大部分文献, 广泛的 theta 不是容积传导或任何其他被动机制的结果. 广泛的 theta 是主动过程的结果, 而 theta 是选择性分布的 theta 网络中的主要操作节奏. 基于对大脑振荡动力学的广泛研究, Bas, ar 提出了“全脑工作”的概念 (Bas, ar, 2006) . 在全脑范围内, 选择性分布的振荡允许大脑结构之间的选择性合作; 这种解剖生理组织导致进化的大脑拥有的超同步性. 选择性超同步的全脑使涉及综合功能 (如记忆) 的高级认知过程成为可能 (Bas, ar, 1998, 1999, 2011; Bas, ar 等人, 1999a, 1999b; Bas, ar 等人, 2001a) . 根据他们的研究, Klimesch 和同事还得出结论, 关于记忆的信息存储在分布式 theta 网络中 (Sauseng 等人, 2008 年) .

关于大脑的早期理论和表述强调功能的定位. 根据神经元理论 (Cajal 等, 1954) 和仍然有影响的布罗德曼区域 (布罗德曼, 1909), 离散结构 (分别为神经元和 BA) 负责离散函数. 然而, 当代神经解剖学大脑理论与 Bas, ar 的全脑工作概念是一致的. 根据 Fuster (2006) 的说法, 认知信息存储在认知网络中, 认知网络是分布式、相互交织和重叠网络的网络. 根据 John (1988) 的说法, 大脑

被组织成巨大的模块或超神经元；它的功能由这些超神经元执行。记忆结构的全息假设 (Pribram et al., 1974) 假设呈现的水平（例如，刺激环境）通过类傅里叶变换转移到计算的重新呈现（神经元模型）。这种不受约束的傅立叶坐标系“无处不在”，“随时随地将部件相互纠缠”（Pribram, 2007, 第 2735 页）。当代关于大脑及其功能的思考被“动态定位”(Luria, 1966)这个术语恰当地概括了，这表明“神经科学的任务不是定位中心，而是识别组件各种复杂系统相互作用以产生心理功能”(Solms 和 Turnbull, 2003 年, 第 64 页)。

3.3.5. 中期摘要

θ 振荡是本文的主题，是哺乳动物大脑的主要运作节律之一。海马体至关重要，但 θ 振荡并不局限于海马体。Theta 由一个复杂的网络提供服务，该网络选择性地分布到大脑的新皮层和皮层下区域。在功能上， θ 振荡代表不同的认知情感功能，例如注意力处理、感觉运动整合、导航和记忆。正如第 3 节的小节所示，这些功能是在高度互连的网络中产生的，并且在新皮层和皮层下结构之间的 theta 带活动（和任何其他共存带）的强烈转移。这样的系统使得对海马活动的皮质对应的任何反驳都毫无意义。

3.4. 在选择性分布的 θ 系统内形成记忆：理论方法

在大鼠中，海马 θ 可能被锁相到额中线 θ ；然而，这两个 thetas 也可以是独立的 (Mitchell et al., 2008)。根据这些作者的说法，对连通性和连贯性的研究是必要的，但中线 θ 的认知功能及其与海马 θ 的关系尚不清楚，至少在大鼠中是这样。

然而，对于前额叶皮层和海马结构之间的相互作用，有一长串经验发现和理论公式。在 20 世纪后期，Miller (1991a, 1991b) 对海马和皮层之间的关联进行了功能和电生理分析，并开发了皮质-海马相互作用模型。根据这个模型，海马神经元和广泛分布于额叶和顶叶皮层的神经元之间存在特定的环路模式。这些环通过赫布突触强化过程得到强化 (Hebb, 1949)，这种强化在皮层中产生激活的强直状态。在功能上，循环代表上下文，无论是信息片段（如感知）或事件（如模式和脚本）之间的关联形式。反过来，这些上下文代表了用于识别或操纵特定信息项或特定事件的背景信息。

根据皮质-海马相互作用模型，这些结构之间的连接通过 θ 频率范围内的共振发生 (Miller, 1991c)。前额叶皮层和海马的节点之间存在一致的相位关系，并且这些循环模式中的每一个中的总传导延迟时间对应于 θ 周期。该模型是解释分布式 theta 网络及其在联想认知性能中的作用的初步尝试。

Buzsaki (1989) 使用皮质-海马相互作用模型（图 1）来解释记忆（表 1）。在两阶段模型的阶段 1 中，新皮层信息被传输到海马体。这是采集阶段，处理由 θ

振荡表示。在第 2 阶段，海马体信息被传输到新皮质。这一阶段的特点是获得信息的反复重新激活，并以尖波 (SPW) 为代表。这个阶段发生在睡眠、完成行为和不动的 SWS 阶段。

Fogel 等人应用了 Buzsaki (1989) 的两阶段模型。（2009）睡眠中的记忆处理。该模型基于大鼠硬膜外电极的发现。在该模型中，阶段 1 涉及新获取信息的组织和整合。这些过程通过海马-新皮质对话发生并发生在快速眼动阶段。这个阶段由高 theta 活动表示。第二阶段涉及信息的新皮质细化。此阶段发生在 SWS 阶段，由纺锤体表示。应该指出的是，福格尔等人的第 1 阶段和第 2 阶段。（2009）睡眠模型对应于 Buzsaki 模型中的第 2 阶段，其中第 1 阶段是海马激活阶段，第 2 阶段是信息向新皮质区域的传递。

在 Diekelmann 和 Born (2010) 模型中，阶段的顺序和功能特征略有不同。根据该模型，第一阶段涉及“系统整合”。在这个阶段，海马形成的记忆被重新激活，它们被重新分配到相关的新皮质部位。这些过程发生在 SWS 期间，以慢波、纺锤和波纹为代表。第 2 阶段涉及“突触巩固”。在这个阶段，记忆在皮质部位得到巩固。这个过程发生在 REM 期间，以高 theta 活动为代表（有关评论，请参见 Poe 等人，2010）。应该注意的是，Diekelmann 和 Born (2010) 模型中的第 1 阶段和第 2 阶段再次对应于 Buzsaki 模型中的第 2 阶段。然而，与 Fogel 等人不同。（2009）模型，第 1 阶段涉及将信息传递到新皮质部位，第 2 阶段涉及皮质巩固。

记忆是一个多阶段过程（Atkinson 和 Shiffrin, 1968 年），由编码（获取）、巩固和检索阶段组成（Goldstein, 2011 年；Richard 等人, 2004 年）。记忆巩固的标准模型（Squire 和 Alvarez, 1995；McGaugh, 2000）使用皮质-海马相互作用模型计算了记忆处理的所有三个阶段。表 1 是在记忆的顺序阶段中这种相互作用的简化表示。

在标准模型中，阶段 1 是编码阶段（Frankland 和 Bontempi, 2005）。在这个阶段，皮层的许多部分都有激活，每个区域都对其相关输入进行编码。前额叶皮层（特别是腹外侧和背外侧前额叶皮层），专注于并组织编码过程；这些区域负责记忆的战略介导方面（Fernandez et al., 1999）。前额叶皮层的记忆编码方式可以预测随后的表现（Brewer 等人, 1998；Wagner 等人, 1998）。然后，这些编码信息被传输到海马体，其中场景或情节（事件）的属性被绑定到连贯的记忆痕迹中。海马体负责关系处理（第 3.1 节）；因此，当它对关系进行编码时，它显示出更大的激活（有关评论，请参见 Cohen 等人, 1999）。总之，编码是海马和前额叶皮层的联合功能。

在获取以后可以记住的单词期间获得更高的 theta 功率 (Klimesch 等, 1996), 表明 theta 振荡与情景记忆的编码阶段特别相关。在编码过程中, 还有一个强大的 theta 同步 (Klimesch, 1999), 这在良好的记忆表现中更强 (Doppelmayr 等人, 1998b)。这种与编码相关的顶叶 theta 的延迟大约为 300 毫秒 (Doppelmayr 等人, 1998b; Klimesch 等人, 2006)。

第二阶段是巩固阶段 (Squire 和 Alvarez, 1995; McGaugh, 2000; Frankland 和 Bontempi, 2005)。整合将编码信息从容易被破坏的脆弱状态转变为更持久的状态, 在这种状态下它可以抵抗破坏。因此, 这些过程为特别是情景记忆中长期保留信息铺平了道路 (Tulving, 1972)。

在巩固阶段, 海马体在几个小时内重播并重新激活最近形成的记忆的特定网络。神经元的放电得到增强, 神经通路有模式激活, 伴随着更大的神经递质释放和持久的神经变化。这是突触巩固阶段 (Anderson et al., 2007), 并在啮齿动物中通过长时程增强 (LTP) 进行索引。这种突触巩固的稳定增长可以持续数小时到数周 (有关评论, 请参见 Raymond, 2007)。

巩固过程可以通过有意识地排练材料来触发, 但它也可以在放松的清醒和睡眠期间自发发生。随着记忆的巩固, 海马体的激活减少。突触巩固的记忆逐渐脱离海马体并转移到新皮质。认知信息的传递基本上是在 SWS 期间进行的, 并由尖波波纹 (SWR) 介导 (Rattenborg et al., 2011)。

情绪信息的记忆处理略有不同。在第二阶段 (以及随后的第三阶段) 和快速眼动睡眠 (Rattenborg 等人, 2011 年; Hutchison 和 Rathore, 2015 年) 中进行巩固、分离和转移到新皮层。然而, 与认知信息一样, θ 振荡是这个过程的中介 (Karakas, 等人, 2007a; Karakas, 等人, 2007b)。

系统整合基于 theta 网络中神经元的同步触发。巩固使神经元更有可能在未来一起激发; 结果, 网络中的组件变得彼此永久敏感。在这个系统整合阶段, 记忆变得独立于海马体; 它们可以独立于海马体进行检索和激活 (Frankland 和 Bontempi, 2005; Nadel 和 Moscovitch, 1997)。这个过程是动态的: 首先, 系统整合持续数周至数年, 并允许构成分布式 θ 系统的大脑区域逐渐重组。第二, 系统被新的经验所修改; 连接被重新路由, 组织被重新安排。重新整合是大脑可塑性的标志, 提供了更新现有记忆的机会 (Andersen et al., 2007)。

第三阶段是检索阶段。关于检索的结构基础有不同的看法。根据记忆的标准模型, 检索是新皮质的功能。到了第三阶段, 皮层内的连接已经变得足够强大, 可以连接皮层的不同部分 (Frankland 和 Bontempi, 2005)。新皮质存储合并的记忆痕迹并将它们与预先存在的记忆痕迹整合。检索的尝试反映在前后传播的

行波中，实际检索由从后部到额部的反向动作表示 (Sauseng et al., 2002; Kli-mesch et al., 2005)。这些研究表明，检索是在新皮质中进行的。

关于检索的第二种观点认为，检索是海马体的功能。根据 Tulving (1972) 的说法，剧集与心理标签一起存储，显示剧集在何处、何时以及如何被拾取。再激活模型 (Sutherland 和 McNaughton, 2000 年) 假设海马体存储有指数。类似于 Tulving (1972) 的心理标签，这些指数显示了在新皮质处理器中，事件的不同方面存储在哪里。海马体知道它们的位置后，会检索特定记忆的组成部分，并将它们组合成记忆轨迹的模式。在检索中，记忆痕迹是重复的，根据多重痕迹模型 (Nadel and Moscovitch, 1997)，每次重复都会重新形成痕迹，并且每次重复痕迹都会变得更强。

4、限制

本文的目的是提出一项最新的评论，概述有助于我们目前理解 theta 振荡及其认知-情感相关性的关键发展。在一篇期刊文章的范围内，本文只能对与 theta 振荡的认知-情感相关性的经验发现和理论问题进行选择性和简洁的总结。如果这项工作是一本关于 theta 振荡的书，那么可以讨论 theta 的许多其他经验和理论方面。下面提到了其中一些方面作为这篇评论文章的限制。

Jung 和 Kornmüller (1938) 在兔子身上首次记录了 theta 带活动的海马体。大多数关于 theta 振荡的发现是针对啮齿动物的边缘皮层，特别是海马体（有关评论，请参见 Green 和 Arduini, 1954; Stumpf, 1965; Colgin, 2013）。Theta 节律在啮齿动物中是连续的 (Buzsaki 等人, 1981)，但它发生在蝙蝠、猴子和人类的发作中 (Kahana 等人, 1999; Killian 等人, 2012)。本综述没有对进化谱中的 theta 节律进行比较评估。

本论文主要关注海马-新皮质系统的 θ 活动。未来的研究应该更广泛地讨论 theta 网络中的其他结构，如丘脑、脑干-间脑中隔系统和网状激活系统，以便更广泛地覆盖 theta 网络的结构 (Bas, ar 等人, 1973 年; Vertes 等人, 2004 年)。

Theta 振荡与一种陈述性（显性）记忆密切相关：情景记忆。本综述文章还关注情景记忆的 theta 相关性。同时，离散记忆的概念 (Tulving, 1972) 与本文讨论的整体功能大脑或选择性分布的 theta 网络的想法不一致。根据 Schneider 和 Shiffrin (1977)，情景记忆和语义记忆是语境依赖和控制的两个不同实例；情景记忆涉及与上下文相关的受控处理，而语义记忆涉及与上下文无关的自动处理 (Pribram, 1977)。在皮层表征的网络模型中，种类、感觉、情节和语义记忆是分层组织的 (Fuster, 2006)。较高的层次是基于较低的层次，较低的层次嵌套在较高的层次中。根据 Bas, ar 等人的说法。（2004 年），记忆和其他形式的认知处理（注意力、感知和学习）都基于大脑振荡。这些过程紧密集成，没有一个可

以被认为是独立于其他的。由于主要强调情景记忆，本综述文章未能在集成记忆系统的背景下讨论 theta 振荡。

五、总结与结论

目前关于 theta 振荡及其功能相关性的评论文章可总结如下：

- 在啮齿动物的海马体中发现了 θ 节律。这一发现之后是一大群主要针对海马 θ 及其功能相关性的研究（图 1）。早期的研究是关于海马 θ 节律对情景记忆和视觉空间处理的作用。后来的研究表明，theta 在从感觉/知觉加工、运动加工（例如 1 型 RSA、2 型 RSA、LIR）、注意力相关过程（唤醒、OR）、被动注意（preattention）、促进性主动注意（选择性注意、集中注意）、抑制性主动注意、导航（例如航位推算、基于地标/地图）到不同类型的记忆（情景记忆和工作记忆）。Theta 振荡通过与振荡相关的变量（例如，幅度、频率、延迟、持续时间、锁相、同步/去同步、不同频率范围的振荡叠加）的变化（第 3.2.2 节）来表示这些不同的过程，和与振荡无关的变量（例如，记录地点、实验任务、研究参与者的发育水平和物种、大脑区域之间的连贯性）。海马体的神经解剖学特征（其在大脑中的独特位置、与皮层和皮层下区域的连接、其复杂的分层组织学）也促进了这项艰巨的任务。由于其神经解剖学，海马 θ 节律的相位和幅度以非常复杂的方式变化，这使得关系处理成为可能。汇聚在海马体上的输入被绑定在一起。绑定是形成内存痕迹的机制。示例：场景的多模式元素之间的绑定，最终导致导航行为。属性之间的绑定，产生一个情节并最终产生情节记忆。

- Theta 是海马生理学的一个特征，基于 theta 的认知-情感处理是海马体对信息处理的贡献。然而，海马体并不是观察到 θ 的唯一大脑区域。海马体是 theta 系统的一部分，选择性地分布到皮层（例如前额叶、顶叶-颞-枕叶和边缘皮层）和皮层下区域。由于这种神经结构，海马体以非常复杂的方式连接到其他大脑区域，产生了所谓的皮质-海马体相互作用。输入组合的一种机制是绑定。在那里，输入被组合以形成记忆轨迹。第二种机制是关联。超模态和多模态处理基于两个或多个感觉系统之间的关联。

- 另一种类型的关联发生在 θ 和其他频带中的振荡之间。Theta 振荡可以单独发生，如总结的前面部分，也可以与其他频带的振荡一起发生。在后一种情况下，不同的振荡在时间轴上同时发生，形成特定的叠加模式。综合认知-情感处理由这些耦合振荡表示。例如，认知负荷的程度由特定的叠加以及 theta 和 delta 振荡之间的相位关系表示。集中注意力和 OR 由 theta-gamma 交叉耦合表示。视觉信息的短期维护是基于顶叶记录位点中 θ 和伽马振荡之间的跨频相位同步。

- 另一种输入组合机制，即连接性，决定了选定大脑区域之间的连贯模式。例如，感觉运动整合是海马体和感觉运动区域之间功能连接的结果。导航是海马体与负责以自我为中心和以异能为中心的空间参考框架的区域之间功能连接的结果。脚本、场景和情景记忆一方面是海马体与负责多模态感觉-知觉处理和高级认知-情感过程的区域之间功能连接的结果。
- 基于 Theta 的皮质-海马相互作用，被标准的记忆巩固模型和支持性发现用来解释记忆的顺序阶段（表 1）。在所有与任务相关的皮层区域进行编码（第 1 阶段）；这项活动是由前额叶皮层组织的。编码材料的信息被传输到海马体，不同的属性被绑定到连贯的记忆痕迹中。编码阶段表示延迟、功率、同步/去同步和耦合中的 theta 振荡的变化。巩固（第 2 阶段）涉及皮层和海马体之间的重复信息传递。（2a）海马体重放并重新激活最近形成的记忆的特定网络以产生突触巩固。该过程由高 θ 活动表示。（2b）随着记忆的巩固，海马体的激活减少。突触巩固的记忆逐渐脱离海马体并转移到皮层。信息被重放并重新分配到皮层部位以进行进一步细化。这个阶段由 theta 振荡的尖波波纹表示。（2c）在系统整合阶段，皮层相关区域的记忆痕迹与先前存在的记忆痕迹整合；因此，它们被重组和重新整合。这些活动由分布式 theta 网络的触发、theta 相干性、同步和去同步化来表示。检索（阶段 3）是最后阶段。根据记忆的标准模型，皮层从其相关的皮层部位检索记忆痕迹。检索的尝试反映在前后传播的行波中，而实际的检索则由从后部到前部的反向动作表示。这个阶段由 θ 振荡的双边耦合表示。在其他模型中，检索归因于海马体或大脑中选定的大脑区域。然而，不管负责的大脑区域或系统的性质如何，处理还是基于 θ 振荡，它在功率、时间锁定、同步延迟和连贯性方面有所不同。

总而言之，结构间结合机制（在海马中）、结构内关联形成机制和连贯性（皮质-海马网络的连接性）导致了一个密集连接的信息池。这些信息以 θ 波的形式通过一个相互关联的、高度同步的系统（皮质-海马系统）传播；theta 是系统的主要运行节奏。Theta 振荡代表了认知心理学和认知神经科学所涵盖的许多认知-情感过程。

6. 未来方向

- 整体运作大脑的概念和选择性分布网络中的连接模式目前是认知神经科学家关注的焦点。该领域的进步在很大程度上取决于技术的发展，通过该技术，区域间相干矩阵的可靠和实用的量化将成为可能。最近引入的 CLAIR 模型 (Bas, ar et al., 2014) 允许通过所选大脑区域之间独特的连接模式对离散的认知-情感功能进行量化映射。CLAIR 或任何其他类似模型将能够定量描述 theta

(和其他振荡) 在其中运行的高度连接的网络. 因此, 前瞻性研究和开发应集中于功能性神经解剖学的量化, 以及每个认知-情感过程的区域间连贯性的描述.

- 特别出现在刺激后时间窗口的 Theta 响应对刺激具有弱时间和锁相. 这些“诱导”节律通过单次扫描分析技术进行研究 (Bas, ar 和 Bullock, 1992). 正如这篇评论文章所示, 关于 theta 的文献主要基于平均值, 并作为锁相诱发和/或事件相关活动进行研究. 未来的科学努力应该利用单次试验方法并分析单次扫描 (Bas, ar 和 Bullock, 1992). 这样的科学活动将极大地促进我们对非锁相、诱导 theta 的理解, 从而丰富我们对 theta 振荡的认识 (Demiralp 等人, 1999; Klimesch 等人, 1998).

- 一个多世纪以来, 对大脑自发活动 (EEG) 的研究肯定比与事件相关的活动更先进. 刺激前振荡 (θ 或任何其他) 对刺激后振荡的功率和形态有很大影响 (Bas, ar 等人, 1984; Bas, ar 等人, 1998; Doppelmayr 等人, 1998a). 这个问题没有得到应有的重视. 未来的研究应该关注例如自发 theta 对刺激后 theta 反响的影响.

在健康的儿童中, 认知-情感发展从生命的第一年开始, 并在儿童后期出现快速增长. 与此同时, 构成大脑自发活动 (EEG) 的慢波 (delta 和 theta) 减少, 而快波 (alpha beta 和 gamma) 增加. 对于诱发的、事件相关的和诱导的振荡活动中的振荡成分的发展尚未达成这样的共识. 现有的发展研究没有令人满意地考虑大脑振荡的选择性分布网络. 对生命最初 10-12 岁的研究应包括对构成整体功能大脑的诱发和诱导活动的 theta (以及所有其他振荡成分) 的发展进行系统研究.

目前, theta 振荡和一般的振荡都是基于证据的. 相关文献已经达到一定的成熟度, 这一水平证明了对神经精神疾病 (如阿尔茨海默病、帕金森病、双相情感障碍、注意力缺陷多动障碍) 中脑振荡的研究是正确的. 研究表明, 这些疾病的特征在于 θ 振荡和其他频率范围内的振荡的振荡相关和振荡无关参数的变化. 已经发现了稳健的特定于无序的振荡活动模式. 因此, 关于振荡活动的变化和模式的发现可作为鉴别诊断、亚型分类和阶段估计的有希望的生物标志物. 现有的关于神经精神科认知情感过程的振荡动力学的评论文章要么讨论了所有的振荡, 要么没有充分涵盖 theta 振荡 (Bas, ar, 2012; Bas, ar 和 Güntekin, 2008、2012、2013; Yener 和巴斯勒, 2010 年). 一篇关于 θ 振荡在临床疾病中的作用的评论文章是及时的. 这样的文章将汇集关于临床疾病的现有 theta 发现, 指出辅助诊断标准, 指出用于治疗评估 (药物联合治疗、心理治疗或手术) 和监测疾病进展的生物标志物.

densely connected pool of information. This information travels over an interconnected, and highly synchronized system (cortico-hippocampal system) in the form of theta waves; theta is the major operating rhythm of the system. Theta oscillation represents many of the cognitive-affective processes that cognitive psychology and cognitive neuroscience encompass.

6. Future directions

- The concept of the holistically operating brain and the connectivity patterns in selectively distributed networks are presently at the focus of attention of the cognitive neuroscientists. Advancement in this area is heavily dependent on the development of a technology by which a reliable and practical quantification of inter-areal coherence matrices will be possible. The recently introduced CLAIR model (Başar et al., 2014) allows quantified mapping of discrete cognitive-affective function via unique patterns of connectivities between selected brain areas. CLAIR or any other similar model will be able to quantitatively describe the highly connected network in which theta (and the other oscillations) operate. Prospective research and development should thus be focused to the quantification of the functional neuroanatomy, and the delineation of inter-areal coherences of each cognitive-affective process.
- Theta responses that appear at specifically the later poststimulus time windows have weak-time and phase locking to the stimulus. These “induced” rhythms are studied by the single-sweep analysis technique (Başar and Bullock, 1992). As this review article shows, literature on theta is largely based on averages and studied as phase-locked evoked and/or event-related activity. Future scientific endeavors should make use of the single-trial methodology and analyze single-sweeps (Başar and Bullock, 1992). Such a scientific activity will greatly contribute to our understanding of the nonphase-locked, induced theta and thus enrich our knowledge on the theta oscillation (Demiralp et al., 1999; Klimesch et al., 1998).
- With a history of over a century, research on the spontaneous activity (EEG) of the brain is definitely more advanced than the event-related activity. The prestimulus oscillations (theta or any other) have strong influence on the power and the morphology of the poststimulus ones (Başar et al., 1984; Başar et al., 1998; Doppelmayr et al., 1998a). This issue has not received the attention it deserves. Future studies should focus on the effect of, for example, the spontaneous theta on the poststimulus theta response.
- In healthy children, cognitive-affective development starts with the first year of life and shows a rapid increase until late childhood. In parallel, slow waves (delta and theta) that compose the spontaneous activity of the brain (EEG) decrease while fast waves (alpha beta and gamma) increase. Such a consensus is not yet achieved for the development of the oscillatory components in the evoked, event-related and induced oscillatory activity. Existing developmental research does not satisfactorily consider the selectively distributed networks of the brain oscillations. Research on the first 10–12 years of life should include systematic studies on the development of theta (and all the other oscillatory components) that compose the evoked and induced activity of the holistically functioning brain.
- At the present, the theta oscillation, and oscillations in general are evidence-based. Relevant literature has reached a certain level of maturity, and this level justified the study of the brain oscillations in neuropsychiatric disorders (e.g., Alzheimer dementia, Parkinson's dementia, bipolar disorder, attention deficit hyperactivity disorder). Research has shown that these disorders can be characterized by variations in oscillation-related and oscillation-unrelated parameters of the theta oscillations and oscillations in the other frequency ranges. Robust disorder-specific patterns of oscillatory activity have been discovered. Findings on the variations and the patterns of oscillatory activity thus stand as promising biomarkers for differential diagnosis, subtype classification, and stage estimation. Existing

review articles on the oscillatory dynamics of cognitive-affective processes in neuropsychiatric either discuss all of the oscillations or they do not amply cover the theta oscillation (Başar, 2012; Başar and Güntekin, 2008, 2012, 2013; Yener and Başar, 2010). A review article on the role of specifically the theta oscillation in clinical disorders is timely. Such an article will bring together the existing theta findings on clinical disorders, point to auxiliary criteria for diagnosis, indicate biomarkers for treatment evaluation (pharmacotherapy, psychotherapy or surgery) and monitorization of disease progression.

Acknowledgements

No funding was used for this review paper.

References

- Adey, W.R., Dunlop, C.W., Hendrix, C.E., 1960. Hippocampal slow waves. Distribution and phase relationships in the course of approach learning. *Arch. Neurol.* 3, 74–90.
- Adrian, E.D., 1942. Olfactory reactions in the brain of the hedgehog. *J. Physiol.* 101, 459–473.
- Aleksanov, S.N., Vainstein, I.I., Preobrazhenskaya, L.A., 1986. Relationship between electrical potentials of the hippocampus, amygdala, and neocortex during instrumental conditioned reflexes. *Neurosci. Behav. Physiol.* 16 (3), 199–207.
- Amaral, D., Lavenex, P., 2006. Ch 3. Hippocampal neuroanatomy. In: Andersen, P., Morris, R., Amaral, D., Bliss, T., O'Keefe, J. (Eds.), *The Hippocampus Book*. Oxford University Press, New York.
- American Psychiatric Association, 2013. *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders*, Fifth edition. American Psychiatric Assoc, Arlington (VA).
- Andersen, P., Morris, A.D., Bliss, T., O'Keefe, J. (Eds.), 2007. *The Hippocampus Book*. Oxford Univ. Pr, New York (pp. 115–131, 343–460, 475–579).
- Anderson, J.R., Reder, L.M., Lebiere, C., 1996. Working memory: activation limitations on retrieval. *Cogn. Psychol.* 30 (3), 221–256.
- Arns, M., Connors, C.K., Kraemer, H.C., 2012. A decade of EEG theta/beta ratio research. *J. Atten. Disord.* 17 (5), 374–383.
- Atienza, M., Cantero, J.L., 2001. Complex sound processing during human REM sleep by recovering information from long-term memory as revealed by the mismatch negativity (MMN). *Brain Res.* 18 (1–2), 151–160, 901.
- Atkinson, R.C., Shiffрин, R.M., 1968. Human memory: A proposed system and its control processes. In: Spence, K.W., Spence, J.T. (Eds.), *The Psychology of Learning and Motivation*, vol. 2. Academic Press, London.
- Baddeley, P.G., 1997. *Human Memory: Theory and Practice*. Psychology Pr, East Sussex (UK).
- Banich, M.T., Compton, R.J., 2011. *Cognitive Neuroscience*, 3rd ed. Wadsworth Cengage Learning, Belmont (CA). Ch. 7. (Pp 178–205, 208–211, 265–301, 302–335, 472–480).
- Barkley, R.A., 1997. Behavioral inhibition, sustained attention, and executive functions: constructing a unifying theory of ADHD. *Psychol. Bull.* 121 (1), 65–94.
- Barry, R.J., Clarke, A.R., Johnstone, S.J., 2003. A review of electrophysiology in attention-deficit/hyperactivity disorder: I. Qualitative and quantitative electroencephalography. *Clin. Neurophysiol.* 114 (2), 171–183.
- Barry, R.J., Steiner, G.Z., De Balsio, F.M., 2012. Event-related time frequency analysis and the orienting reflex to auditory stimuli. *Psychophysiology* 49 (6), 744–755.
- Başar, E., 1976. *Biophysical and Physiological Systems Analysis*. Addison-Wesley, Amsterdam.
- Başar, E., 1980. *EEG-Brain Dynamics: Relation between EEG and Brain Evoked Potentials*. Elsevier/North Holland, Biomedical Press.
- Başar, E. (Ed.), 1988. *Dynamics of Sensory and Cognitive Processing by the Brain*. Springer-Verlag, London.
- Başar, E., 1998. *Brain Function and Oscillations I. Brain Oscillations. Principles and Approaches*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Başar, E., 1999. *Brain Function and Oscillations II. Integrative Brain Function. Neurophysiology and Cognitive Processes*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Başar, E., 2004. *Memory and Brain Dynamics: Oscillations Integrating Attention, Perception, Learning and Memory*. CRC Press, Florida, p. 151.
- Başar, E., 2006. The theory of the whole brain work. In: Karakaş, S., Başar, E. (Eds.), *Int. J. Psychophysiol.* 60(2), pp. 133–139 (Special Issue on “Models and Theories of Brain Function with Special Emphasis on Cognitive Processing”).
- Başar, E., 2011. *Brain-Body-Mind in the Nebulous Cartesian System: A Holistic Approach*. Springer, New York.
- Başar, E., 2012. A review of alpha activity in integrative brain function: fundamental physiology, sensory coding, cognition and pathology. *Int. J. Psychophysiol.* 86 (1), 1–24.
- Başar, E., 2013. A review of gamma oscillations in healthy subjects and in cognitive impairment. *Int. J. Psychophysiol.* 90 (2), 99–117.
- Başar, E., Bullock, T.H., 1992. *Induced Rhythms of the Brain*. Birkhäuser, Boston.
- Başar, E., Güntekin, B., 2008. A review of brain oscillations in cognitive disorders and the role of neurotransmitters. *Brain Res.* 1235, 172–193.
- Başar, E., Güntekin, B., 2012. A short review of alpha activity in cognitive processes and in cognitive impairment. *Int. J. Psychophysiol.* 86 (1), 25–38.
- Başar, E., Güntekin, B., 2013. Review of delta, theta, alpha, beta and gamma response oscillations in neuropsychiatric disorders. *Suppl. Clin. Neurophysiol.* 62, 303–341.

- Başar, E., Özsesi, C., 1972. The hippocampal EEG-activity and a systems analytical interpretation of averaged evoked potentials of the brain. *Kybernetik* 12 (1), 45–54.
- Başar, E., Schürmann, M., 1994. Functional aspects of evoked alpha and theta responses in humans and cats. Occipital recordings in "cross modality" experiments. *Biol. Cybern.* 72 (2), 175–183.
- Başar, E., Ungan, P., 1973. A component analysis and principles derived for the understanding of evoked potentials of the brain: studies in the hippocampus. *Kybernetik* 12 (3), 133–140.
- Başar, E., Weiss, C., 1981. Vasculation and circulation. Elsevier, Amsterdam, North Holland.
- Başar, E., Özsesi, C., Ungan, P., 1973. Component analysis of evoked potentials in time and frequency domains. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 34 (7), 731–732.
- Başar, E., Gönler, A., Özsesi, C., Ungan, P., 1975a. Dynamics of brain rhythmic and evoked potentials: II. Studies in the auditory pathway, reticular formation, and hippocampus during the waking stage. *Biol. Cybern.* 20, 145–160.
- Başar, E., Gönler, A., Özsesi, C., Ungan, P., 1975b. Dynamics of brain rhythmic and evoked potentials. III. Studies in the auditory pathway, reticular formation, and hippocampus of the cat brain during sleep. *Biol. Cybern.* 20, 161–169.
- Başar, E., Başar-Eroğlu, C., Rosen, R., Schütt, A., 1984. A new approach to endogenous event-related potentials in man: relation between EEG and P300-wave. *Int. J. Neurosci.* 24, 1–21.
- Başar, E., Başar-Eroğlu, C., Rahn, E., Schürmann, M., 1991. Sensory and cognitive components of brain resonance responses. An analysis of responsiveness in human and cat brain upon visual and auditory stimulation. *Acta Otolaryngol. Suppl.* 491, 25–34.
- Başar, E., Rahn, E., Demiralp, T., Schürmann, M., 1998. Spontaneous EEG theta activity controls frontal visual evoked potential amplitudes. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 108 (2), 101–109.
- Başar, E., Başar-Eroğlu, C., Karakaş, S., Schürmann, M., 1999a. Are cognitive processes manifested in the event-related gamma, alpha, theta and delta oscillations in the EEG? *Neurosci. Lett.* 259 (3), 165–168.
- Başar, E., Başar-Eroğlu, C., Karakaş, S., Schürmann, M., 1999b. Oscillatory brain theory: a new trend in neuroscience. *IEEE Eng. Med. Biol. Mag.* 18 (3), 56–66.
- Başar, E., Başar-Eroğlu, C., Karakaş, S., Schürmann, M., 2001a. Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes. *Int. J. Psychophysiol.* 39 (2–3), 241–248.
- Başar, E., Schürmann, M., Sakowitz, O., 2001b. The selectively distributed theta system: functions. *Int. J. Psychophysiol.* 39 (2–3), 197–212.
- Başar, E., Öñiz, A., Özgören, M., Schmiedt, C., Başar-Eroğlu, C., 2004. The theta oscillatory responses in a model of "dynamic memory". *Int. J. Psychophysiol.* 54 (1–2), 56–57.
- Başar, E., Düzgün, A., Güntekin, B., 2014. A proposal to extend Brodmann's areas concept to a new mode. *NeuroQuantology* 12 (2), 201–209 (BAK).
- Başar, E., Güntekin, B., Yener, G., Başar-Eroğlu, C., 2016. Special issue: research on brain oscillations and connectivity in a new take-off stage. *Int. J. Psychophysiol.* 103, 1–119.
- Başar-Eroğlu, C., Başar, E., 1991. A compound P300-40 Hz response of the cat hippocampus. *Int. J. Neurosci.* 60 (3–4), 227–237.
- Başar-Eroğlu, C., Başar, E., Schmielau, F., 1991a. P300 in freely moving cats with intracranial electrodes. *Int. J. Neurosci.* 60 (3–4), 215–226.
- Başar-Eroğlu, C., Schmielau, F., Schramm, U., Schult, J., 1991b. P300 response of hippocampus analyzed by mens of multielectrode in cats. *Int. J. Neurosci.* 60, 239–248.
- Başar-Eroğlu, C., Başar, E., Demiralp, T., Schürmann, M., 1992. P300-response: possible psychophysiological correlates in delta and theta frequency channels: a review. *Int. J. Psychophysiol.* 13 (2), 161–179.
- Başar-Eroğlu, C., Strüber, D., Kruse, P., Başar, E., Stadler, M., 1996. Frontal gamma band enhancement during multistable visual perception. *Int. J. Psychophysiol.* 24, 113–125.
- Berger, H., 1929. Über des elektroenzephalogram. *Arch Psychiatry Nervenk* 87, 527–570.
- Bernat, E.M., Malone, S.M., Williams, W.J., Patrick, C.J., Iacono, W.G., 2007. Decomposing delta, theta, and alpha time-frequency ERP activity from a visual oddball task using PCA. *Int. J. Psychophysiol.* 64, 62–74.
- Besle, J., Schevon, C.A., Mehta, A.D., Lakatos, P., Goodman, R.R., McKhann, G.M., et al., 2011. Tuning of the human neocortex to the temporal dynamics of attended events. *J. Neurosci.* 31, 3176–3185.
- Bresnahan, S.M., Barry, R.J., 2002. Specificity of quantitative EEG analysis in adults with attention deficit hyperactivity disorder. *Psychiatry Res.* 112 (2), 133–144. [https://doi.org/10.1016/S0165-1781\(02\)00190-7](https://doi.org/10.1016/S0165-1781(02)00190-7).
- Brewer, J.B., Zhao, Z., Desmond, J.E., Glover, G.H., Gabrieli, J.D., 1998. Making memories: brain activity that predicts how well visual memories will be remembered. *Science* 28 (5380), 1151–1152.
- Brodmann, K., 1909. Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde [Brodmann's Localisation in the Cerebral Cortex] (Trans. And Ed. L.J. Garey). Verlag von Johann Ambrosius Barth, Leipzig.
- Buzsaki, G., 1989. Two-stage of memory trace formation: a role for "noisy" brain states. *Neuroscience* 31 (3), 551–570.
- Buzsaki, G., 2002. Theta oscillations in the hippocampus. *Neuron* 33 (3), 325–340.
- Buzsaki, G., 2005. Theta rhythm of navigation: link between path integration and landmark navigation, episodic and semantic memory. *Hippocampus* 15 (7), 827–840.
- Buzsaki, G., 2006. Rhythms of the Brain. Oxford University Press, New York.
- Buzsaki, G., Wang, X.J., 2012. Mechanism of gamma oscillation. *Annu. Rev. Neurosci.* 35, 203–225.
- Buzsaki, G., Haubenreiser, J., Grastyan, E., Czopf, J., Kellenyi, L., 1981. Hippocampal slow wave activity during appetitive and aversive conditioning in the cat. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 51, 276–290.
- Buzsaki, G., Leung, L.W., Vanderwolf, C.H., 1983. Cellular bases of hippocampal EEG in the behaving rat. *Brain Res.* 287 (2), 139–171.
- Cajal, S.R., UbedaPurkiss, M., Fox, C.A., 1954. Neuron Theory or Reticular Theory? Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Campbell, K.B., Colrain, I.M., 2002. Event-related potential measures of the inhibition of information processing: II. The sleep onset period. *Int. J. Psychophysiol.* 46 (3), 197–214.
- Cantero, J.L., Atienza, M., Stickgold, R., Kahana, M.J., Madsen, J.R., Kocsis, B., 2003. Sleep-dependent theta oscillations in the human hippocampus and neocortex. *J. Neurosci.* 26, 23 (34), 10897–10903.
- Clarke, A.R., Barry, R.J., McCarthy, R., Selikowitz, M., 2001. Electroencephalogram differences in two subtypes of attention-deficit/hyperactivity disorder. *Psychophysiology* 38 (2), 212–221. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.3820212>.
- Cohen, N.J., Ryan, J., Hunt, C., Romine, L., Wszalek, T., Nash, C., 1999. Hippocampal theta system and declarative (relational) memory: summarizing the data from functional neuroimaging studies. *Hippocampus* 9 (1), 83–98.
- Colgin, L.L., 2013. Mechanisms and functions of theta rhythms. *Annu. Rev. Neurosci.* 8 (36), 295–312.
- 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. *J. Neurosci.* 33, 4002–4010.
- Demiralp, T., Başar, E., 1992. Theta rhythmicities following expected visual and auditory targets. *Int. J. Psychophysiol.* 13 (2), 147–160.
- Demiralp, T., Başar-Eroğlu, C., Rahn, E., Başar, E., 1994. Event-related theta rhythms in cat hippocampus and prefrontal cortex during an omitted stimulus paradigm. *Int. J. Psychophysiol.* 18 (1), 35–48.
- Demiralp, T., Yordanova, J., Kolev, V., Ademoğlu, A., Devrim, M., Samar, V.J., 1999. Time-frequency analysis of single-sweep event-related potentials by means of fast wavellet transform. *Brain Lang.* 66, 129–145.
- Desimone, R., Duncan, J., 1995. Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu. Rev. Neurosci.* 18, 193–222.
- Dickemann, I.S., Born, J., 2010. The memory function of sleep. *Nat. Rev. Neurosci.* 11 (2), 114–126.
- Doppelmayr, M., Klimesch, W., Pachinger, T., Ripper, B., 1998a. The functional significance of absolute power with respect to event-related desynchronization. *Brain Topogr.* 11 (2), 133–140.
- Doppelmayr, M., Klimesch, W., Schwaiger, J., Auinger, P., Winkler, T., 1998b. Theta synchronization in the human EEG and episodic retrieval. *Neurosci. Lett.* 257 (1), 41–44, 20.
- Doppelmayr, M., Klimesch, W., Schwaiger, J., Stadler, W., Röhm, D., 2000. The time locked theta response reflects interindividual differences in human memory performance. *Neurosci. Lett.* 278 (3), 141–144, 14.
- Dragoi, G., Buzsáki, G., 2006. Temporal encoding of place sequences by hippocampal cell assemblies. *Neuron* 50 (1), 145–157.
- Driver, J., 2001. A selective review of selective attention research from the past century. *Br. J. Psychol.* 92, 53–78.
- Dudkin, K.N., Glezer, V.D., Gauselman, V.E., Panin, A.I., 1978. Types of receptive fields in the lateral geniculate body and their functional model. *Biol. Cybern.* 29, 37–47.
- Eckhorn, R., Bauer, R., Jordan, W., Brosch, M., Kruse, W., Munk, M., Reitboeck, H.J., 1988. Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analyses in the cat. *Biol. Cybern.* 60 (2), 121–130.
- Erdogan Bakar, E. and Karakaş, S. (submitted). Spontaneous age-related changes of attention in unmedicated boys with ADHD.
- Fell, J., Hinrichs, H., Rösche, J., 1997. Time course of human 40 Hz EEG activity accompanying P3 responses in an auditory oddball paradigm. *Neurosci. Lett.* 235 (3), 121–124, 17.
- Fellinger, R., Klimesch, W., Schnakers, C., Perrin, F., Freunberger, R., Gruber, W., Laureys, S., Schabus, M., 2011. Cognitive processes in disorders of consciousness as revealed by EEG time-frequency analyses. *Clin. Neurophysiol.* 122 (11), 2177–2184. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2011.03.004>.
- Fernandez, G., Effern, A., Grunwald, T., Pezer, N., Lehnertz, K., Dumpelman, M., et al., 1999. Real-time tracking of memory formation in human rhinal cortex and hippocampus. *Science* 285 (5433), 1582–1585.
- Ferreri, F., Pauri, F., Pasqualetti, P., Fini, R., Dal Forno, G., Rossini, P.M., 2003. Motor cortex excitability in Alzheimer's disease: a transcranial magnetic stimulation study. *Ann. Neurol.* 53 (1), 102–108.
- Fogel, S.A.M., Smith, C.T., Beninger, R.J., 2009. Evidence for 2-stage models of sleep and memory: learning-dependent changes in spindles and theta in rats. *Brain Res. Bull.* 79 (6), 445–451, 14.
- Frankland, P.W., Bontempi, B., 2005. The organization of recent and remote memories. *Nat. Rev. Neurosci.* 6 (2), 119–130.
- Frazier, T.W., Demaree, H.A., Youngstrom, E.A., 2004. Meta-analysis of intellectual and neuropsychological test performance in attention-deficit/hyperactivity disorder. *Neuropsychology* 18 (3), 455–543.
- Freeman, W., 2006. A cinematographic hypothesis of cortical dynamics in perception. In S. Karakaş and E. Başar. *Int. J. Psychophysiol.* 60 (2), 148–161 (Special Issue on "Models and Theories of Brain Function with Special Emphasis on Cognitive Processing").
- Fuster, J.M., 2006. The cognit: a network model of cortical representation. *Int. J. Psychophysiol.* 60 (2), 133–139 (Special Issue on "Models and Theories of Brain Function with Special Emphasis on Cognitive Processing").
- Galambos, R.S., Makeig, P., Talmachoff, A., 1981. 40 Hz auditory potential recorded from the human scalp. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 78, 2643–2647.

- Gerard, R.W., Marshall, W.H., Saul, L.J., 1936. Electrical activity of the cat's brain. *Arch. Neur. Psych.*, Chicago 36, 675–738.
- Goedert, M., Spilantini, M.G., 2006. A century of Alzheimer's disease. *Science* 314, 777–781.
- Goldstein, B., 2011. Cognitive Psychology, , 4rd edvols. 150–205. Cengage Learning, Stamford (CT), pp. 84–117.
- Gomez-Ramirez, M., Kelly, S.P., Molholm, S., Sehatpour, P., Schwartz, T.H., Foxe, J.J., 2011. Oscillatory sensory selection mechanisms during intersensory attention to rhythmic auditory and visual inputs: a human electrocorticographic investigation. *J. Neurosci.* 31, 18556–18567.
- Graham, F.K., 1989. SPR award, 1988 for distinguished contributions to psychophysiology: Evgeny Nikolaevich Sokolov. *Psychophysiology* 26 (4), 1 385–391.
- Grastyan, E., Lissak, K., Madarasz, I., Donohoffer, H., 1959. Hippocampal electrical activity during the development of conditioned reflexes. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 11 (3), 409–430.
- Grastyan, E., Karmos, G., Vereczkey, L., Kellenyi, L., 1966. The hippocampal electrical correlates of the homeostatic regulation of motivation. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 21 (1), 34–53.
- Gray, C.M., Singer, W., 1989. Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 86 (5), 1698–1702.
- Green, J.D., Adey, W.R., 1956. Electrophysiological studies of hippocampal connections and excitability. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 8 (2), 245–263.
- Green, J.D., Arduini, A.A., 1954. Hippocampal electrical activity in arousal. *J. Neurophysiol.* 17 (6), 533–557.
- Griesmayer, B., Gruber, W.R., Klimesch, W., Sauseng, P., 2010. Human frontal midline theta and its synchronization to gamma during a verbal delayed match to sample task. *Neurobiol. Learn. Mem.* 93 (2), 208–215. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2009.09.013>.
- Gruber, W.R., Klimesch, W., Sauseng, P., Doppelmayr, M., 2005. Alpha phase synchronization predicts P1 and N1 latency and amplitude size. *Cereb. Cortex* 15 (4), 371–377.
- Güntekin, B., Başar, E., 2007. Emotional face expressions are differentiated with brain oscillations. *Int. J. Psychophysiol.* 64 (1), 91–100.
- Güntekin, B., Başar, E., 2009. Facial affect manifested by multiple oscillations. *Int. J. Psychophysiol.* 71, 31–36.
- Güntekin, B., Başar, E., 2010. Event-related beta oscillations are affected by emotional eliciting stimuli. *Neurosci. Lett.* 483 (3), 173–178.
- Güntekin, B., Başar, E., 2014. A review of brain oscillations in perception of faces and emotional pictures. *Neuropsychologia* 58, 33–51.
- Güntekin, B., Başar, E., 2016. Review of evoked and event-related delta responses in the human brain. *Int. J. Psychophysiol.* 103, 43–52.
- Gupta, A.S., van der Meer, M.A., Touretzky, D.S., Redish, A.D., 2012. Segmentation of spatial experience by hippocampal theta sequences. *Nat. Neurosci.* 15, 1032–1039.
- Hanslmayr, S., Staresina, B.P., Bowman, H., 2016. Oscillations and episodic memory: addressing the synchronization/desynchronization conundrum. *Trends Neurosci.* 39 (1), 16–25.
- Harmony, T., 2013. The functional significance of delta oscillations in cognitive processing. *Front. Integr. Neurosci.* 5 (7), 83.
- Hasher, L., Zacks, R.T., 1988. Working memory, comprehension, and aging: A review and a new view. In: Bower, G.H. (Ed.), *The Psychology of Learning and Motivation*. Academic Press, New York, pp. 193–225.
- Hebb, D.O., 1949. *The Organization of Behavior: A Neuropsychological Theory*. Wiley, New York.
- Henry, M.J., Obleser, J., 2012. Frequency modulation entrains slow neural oscillations and optimizes human listening behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109 (49), 20095–20100.
- Herd, S.A., Banich, M.T., O'Reilly, R.C., 2006. Neural mechanisms of cognitive control: an integrative model of Stroop task performance and fMRI data. *J. Cogn. Neurosci.* 18, 22–32.
- Hermens, D.F., Kohn, M.R., Clarke, S.D., Gordon, E., Williams, L.M., 2005. Sex differences in adolescent ADHD: findings from concurrent EEG and EDA. *Clin. Neurophysiol.* 116 (6), 1455–1463. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2005.02.012>.
- Herrmann, C.S., Munk, M.H., Engel, A.K., 2004. Cognitive functions of gamma-band activity: memory match and utilization. *Trends Cogn. Sci.* 8 (8), 347–355.
- Hoedlmoser, K., Griessemerger, H., Fellinger, R., Freunberger, R., Klimesch, W., Gruber, W., Schabus, M., 2011. Event-related activity and phase locking during a psychomotor vigilance task over the course of sleep deprivation. *J. Sleep Res.* 20 (3), 377–385. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2010.00892.x>.
- Hoffman, J.E., 1990. Event-related potentials and automatic and controlled processes. In: Rohrbaugh, J.W., Parasuraman, R., Johnson Jr., R. (Eds.), *Event-Related Brain Potentials*. Oxford University Press, New York, pp. 145–157.
- Hsieh, L.T., Ekstrom, A.D., Ranganath, C., 2011. Neural oscillations associated with item and temporal order maintenance in working memory. *J. Neurosci.* 31 (30), 10803–10810.
- Hutchison, I.C., Rathore, S., 2015. The role of REM sleep theta activity in emotional memory. *Front. Psychol.* 1 (6), 1439.
- Ishii, R., Canuet, L., Herdman, A., Gunji, A., Iwase, M., Takahashi, H., et al., 2009. Cortical oscillatory power changes during auditory oddball task revealed by spatially filtered magnetoencephalography. *Clin. Neurophysiol.* 120 (3), 497–504.
- Jahnsen, H.L., Llinás, R., 1984. Electrophysiological properties of guinea-pig thalamic neurons: an in vitro study. *J. Physiol.* 349, 205–226.
- Jezek, K., Henriksen, E.J., Treves, A., Moser, E.I., Moser, M.B., 2011. Theta-paced flickering between place-cell maps in the hippocampus. *Nature* 478 (7368), 246–249, 28.
- John, E.R., 1988. Resonating fields in the brain and the hyperneuron. In: Başar, E. (Ed.), *Dynamics of Sensory and Cognitive Processing by the Brain*, Springer Series in Brain Dynamics, Vol 1. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Johnson, A., Redish, A.D., 2007. Neural ensembles in CA3 transiently encode paths forward of the animal at a decision point. *J. Neurosci.* 27 (45), 12176–12189.
- Jones, K.A., Porjesz, B., Chorlian, D., Rangaswamy, M., Kamarajan, C., Padmanabhapillai, A., et al., 2006. S-transform time-frequency analysis of P300 reveals deficits in individuals diagnosed with alcoholism. *Clin. Neurophysiol.* 117 (10), 2128–2143.
- Jung, R., Kornmüller, A.E., 1938. Eine methodik der ableitung lokalisierter potential schwankungen aus subcorticalen Hirngebieten. *Arch Psychiat Nervenk* 109, 1–30.
- Kahana, M., Sekuler, R., Caplan, J.B., Kirschen, M., Madsen, J.R., 1999. Human theta oscillation exhibit task dependence during virtual maze navigation. *Nature* 399, 781–784.
- Kamarajan, C., Porjesz, B., Jones, K.A., Choi, K., Chorlian, D.B., Padmanabhapillai, A., Rangaswamy, M., Stimus, A.T., Begleiter, H., 2004. The role of brain oscillations as functional correlates of cognitive systems: a study of frontal inhibitory control in alcoholism. *Int. J. Psychophysiol.* 51 (2), 155–180.
- Karakas, S. (1997). A descriptive framework for information processing: an integrative approach. In: E. Başar, R. Hari, F.H. Lopes da Silva, M. Schürmann (Eds.), *brain alpha activity: new aspects and functional correlates*. Int. J. Psychophysiol., 26(1–3), 353–368.
- Karakas, S., Barry, R., 2017. A brief historical perspective on the advent of brain oscillations in the biological and psychological disciplines. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 73 (355), 347.
- Karakas, S., Başar, E., 1998. Early gamma response is sensory in origin: a conclusion based on cross-comparison of results from multiple experimental paradigms. *Int. J. Psychophysiol.* 31 (1), 13–31.
- Karakas, S., Başar, E., 2004. Oscillatory responses of the brain and their cognitive correlates. In: Adelman, G., Smith, B.H. (Eds.), *Encyclopedia of Neuroscience*, 3rd ed. Elsevier, San Diego (CA).
- Karakas, S., Başar, E., 2006a. Models and theories of brain function within a framework of behavioral cognitive psychology. *Int. J. Psychophysiol.* 60 (2), 186–193 (Special Issue on "Models and Theories of Brain Function with Special Emphasis on Cognitive Processing").
- Karakas, S., Başar, E., 2006b. Preface: Quiet revolutions in neuroscience. *Int. J. Psychophysiol.* 60 (2), 98–100.
- Karakas, S., Erzengin, Ö.U., Başar, E., 2000. A new strategy involving multiple cognitive paradigms demonstrates that ERP components are determined by the superposition of oscillatory responses. *Clin. Neurophysiol.* 111, 1719–1732.
- Karakas, S., Başar-Eroğlu, C., Özsesmi, C., Kafadar, H., Erzengin, Ö.U., 2001. Gamma response of the brain: a multifunctional oscillation that represents a bottom-up with top-down processing. *Int. J. Psychophysiol.* 39 (2–3), 137–150.
- Karakas, S., Bekçi, B., Çakmak, E.D., Erzengin, Ö.U., Aydin, H.A., 2007a. Information processing in sleep based on the event-related activity of the brain. *Sleep Biol. Rhythms* 5, 28–39.
- Karakas, S., Çakmak, E.D., Bekçi, B., Aydin, H., 2007b. Oscillatory responses representing differential auditory processing in sleep. *Int. J. Psychophysiol.* 65 (1), 40–50.
- Karmos, G., Grastyan, E., 1962. Influence of hippocampal lesions on simple and delayed conditional reflexes. *Acta Physiol. Acad. Sci. Hung.* 21, 215–224 (PMID 13962555).
- Karmos, G., Grastyan, E., Losonczy, H., Vereczkey, L., Grosz, J., 1965. The possible role of the hippocampus in the organization of the orientation reaction. *Acta Physiol. Acad. Sci. Hung.* 26, 131–141 (PMID 14287766).
- Kemp, I.R., Kaada, B.R., 1975. The relation of hippocampal theta activity to arousal, attentive behaviour and somato-motor movements in unrestrained cats. *Brain Res.* 23, 95 (2–3), 323–342.
- Kepcs, A., Uchida, N., Mainen, Z.F., 2006. The sniff as a unit of olfactory processing. *Chem. Senses* 31 (2), 167–179.
- Killian, N.J., Jutras, M.J., Buffalo, E.A., 2012. A map of visual space in the primate entorhinal cortex. *Nature* 491 (7426), 761–764.
- Kinsbourne, M., 1973. The control of attention by interaction between the hemispheres. In: Kornblum, S. (Ed.), *Attention and Performance*, vol. 4. Academic Press, New York, pp. 239–256.
- Kirvelis, D., Vanagas, V., 2014. E.N. Sokolov's neural model of stimuli as neurocybernetic approach to anticipatory perception. In: Conference on Anticipation: Learning from Past. <https://doi.org/10.13140/2.1.1600.2567>.
- Klimesch, W., 1996. Memory processes, brain oscillations and EEG synchronization. *Int. J. Psychophysiol.* 24 (1–2), 61–100.
- Klimesch, W., 1999. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Res. Rev.* 29 (2–3), 169–195.
- Klimesch, W., 2012. α-Band oscillations, attention, and controlled access to stored information. *Trends Cogn. Sci.* 16 (12), 606–617.
- Klimesch, W., Schimke, H., Schwaiger, J., 1994. Episodic and semantic memory: an analysis in the EEG theta and alpha band. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 91 (6), 428–441.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Russegger, H., Pachinger, T., 1996. Theta band power in the human scalp EEG and the encoding of new information. *Neuroreport*, 17 7 (7), 1235–1240.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Schimke, H., Ripper, B., 1997. Theta synchronization and alpha desynchronization in a memory task. *Psychophysiology* 34 (2), 169–176.
- Klimesch, W., Russegger, H., Doppelmayr, M., Pachinger, T., 1998. A method for the calculation of induced band power: implications for the significance of brain oscillations. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 108 (2), 123–130.

- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Stadler, W., Pöllhuber, D., Sauseng, P., Röhmköbel, D., 2001a. Episodic retrieval is reflected by a process specific increase in human electroencephalographic theta activity. *Neurosci. Lett.* 302 (1), 49–52.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Yonelinas, A., Knoll, N.E., Lazzara, M., Röhmköbel, D., Gruber, W., 2001b. Theta synchronization during episodic retrieval: neural correlates of conscious awareness. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 12 (1), 33–38.
- Klimesch, W., Schack, B., Schabus, M., Doppelmayr, M., Gruber, W., Sauseng, P., 2004. Phase-locked alpha and theta oscillations generate the P1-N1 complex and are related to memory performance. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 19 (3), 302–316.
- Klimesch, W., Schack, B., Sauseng, P., 2005. The functional significance of theta and upper alpha oscillations. *Exp. Psychol.* 52 (2), 99–108.
- Klimesch, W., Hanslmayr, S., Sauseng, P., Gruber, W., Brozinsky, C.J., Kroll, N.E., Yonelinas, A.P., Doppelmayr, M., 2006. Oscillatory EEG correlates of episodic trace decay. *Cereb. Cortex* 16 (2), 280–290.
- Klimesch, W., Freunberger, R., Sauseng, P., Gruber, W., 2008. A short review of slow phase synchronization and memory: evidence for control processes in different memory systems? *Brain Res.* 1235, 31–44.
- Klimesch, W., Freunberger, R., Sauseng, P., 2010. Oscillatory mechanisms of process binding in memory. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 34 (7), 1002–1014.
- Klinkefuss, G.H., Lange, P.H., Weinberg, W.A., O’Leary, J.L., 1965. Electroencephalographic abnormalities of children with hyperkinetic behavior. *Neurology* 15 (10), 883–891.
- Knyazev, G.G., 2012. EEG delta oscillations as a correlate of basic homeostatic and motivational processes. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 36 (1), 677–695.
- Kolb, B., Whishaw, I.Q., 2015. Fundamentals of Human Neuropsychology, 7th ed. Worth Publ, New York, pp. 784–786.
- Konopacki, J., 1996. Development of oscillatory activity in the limbic cortex in vitro. *Acta Neurobiol. Exp.* 56 (1), 407–421.
- Konopacki, J., 1998. Theta-like activity in the limbic cortex in vitro. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 22 (2), 311–323 (Review).
- Konopacki, J., Maciver, M.B., Bland, B.H., Roth, S.H., 1987. Theta in hippocampal slices: relation to synaptic responses of dentate neurons. *Brain Res. Bull.* 18 (1), 25–27.
- Konopacki, J., Bland, B.H., Roth, S.H., 1988. Evidence that activation of in vitro hippocampal theta rhythm only involves muscarinic receptors. *Brain Res.* 455 (1), 110–114.
- Konopacki, J., Gołebiewski, H., Eckersdorf, B., Kowalczyk, T., Bocian, R., 2000. In vitro recorded theta-like activity in the limbic cortex: comparison with spontaneous theta and epileptiform discharges. *Acta Neurobiol. Exp.* 60 (1), 67–85.
- Kösem, A., Gramfort, A., van Wassenhove, V., 2014. Encoding of event timing in the phase of neural oscillations. *NeuroImage* 92, 274–284.
- Kowalczyk, T., Bocian, R., Konopacki, J., 2013a. The generation of theta rhythm in hippocampal formation maintained in vitro. *Eur. J. Neurosci.* 37 (5), 679–699.
- Kowalczyk, T., Caban, B., Bocian, R., 2013b. Theta rhythm recorded in the hippocampal formation in vitro. *Postepy Hig. Med. Dosw.* 15 (67), 617–630 [electronic resource].
- Kramis, R., Vanderwolf, C.H., Bland, B.H., 1975. Two types of hippocampal rhythmical slow activity in both the rabbit and the rat: relations to behavior and effects of atropine, diethyl ether, urethane, and pentobarbital. *Exp. Neurol.* 49 (1 Pt 1), 58–85.
- Kryger, M., Roth, T., Dement, W., 2011. Principles and Practice of Sleep Medicine, 6th ed. Elsevier, New York.
- Kumar, A., Singh, A., 2015. A review on Alzheimer’s disease pathophysiology and its management: an update. *Pharmacol. Rep.* 67 (2), 195–203.
- Lang, M., Lang, W., Diekmann, V., Kornhuber, H.H., 1987. The frontal theta rhythm indicating motor and cognitive learning. In: Johnson, R., Rohrbaugh, J.W., Parasuraman, R. (Eds.), *Current Trends in Event-Related Potential Research (EEG Suppl. 40)*. Elsevier, Amsterdam, pp. 322–327.
- Ledberg, A., Robbe, D., 2011. Locomotion-related oscillatory body movements at 6–12 Hz modulate the hippocampal theta rhythm. *PLoS One* 6 (11), e27575.
- Liberson, W.T., Cadilhac, J.G., 1953. Electroshock and rhinencephalic seizure states. *Stereotact. Funct. Neurosurg.* 13, 278–286.
- Lisman, J., 2005. The theta/gamma discrete phase code occurring during the hippocampal phase precession may be a more general brain coding scheme. *Hippocampus* 15 (7), 913–922.
- Lisman, J., Redish, A.D., 2009. Prediction, sequences and the hippocampus. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364 (1521), 1193–1201.
- Lisman, J.E., Jensen, O., 2013. The θ - γ neural code. *Neuron*, 20 77 (6), 1002–1016.
- Lopes da Silva, F.H., 1992. The rhythmic slow activity (theta) of the limbic cortex: an oscillation in search of a function. In: Başar, E., Bullock, T.H. (Eds.), *Induced Rhythms in the Brain*. Birkhäuser, Boston, pp. 269–283.
- Lopes da Silva, F.H., Arnolds, D.E.A.T., 1978. Physiology of the hippocampus and related structures. *Annu. Rev. Physiol.* 36, 291–301.
- Lopes da Silva, F.H., Arnolds, D.E.A.T., Nijst, H.J., 1984. A functional link between the limbic cortex and ventral striatum: physiology of the subiculum-accumbens pathway. *Exp. Brain Res.* 55, 205–214.
- Lopes da Silva, F.H., Witter, M.P., Boeijinga, P.H., Lohman, A.H., 1990. Anatomic organization and physiology of the limbic cortex. *Physiol. Rev.* 70, 453–511.
- Lubar, J.F., 1991. Discourse on the development of EEG diagnostics and biofeedback for attention-deficit/hyperactivity disorders. *Appl. Psychophysiol. Biofeedback* 16, 201–225.
- Lubenov, E.V., Siapas, A.G., 2009. Hippocampal theta oscillations are travelling waves. *Nature* 459 (7246), 534–539.
- Lugt, De, Loewy, D.H., Campbell, K.B., 1996. The effect of sleep onset on event-related potentials with rapid rates of stimulus presentation. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 98 (6), 484–492.
- Luria, A.R., 1966. Higher Cortical Functions in Man. Basic Books, New York.
- MacLean, P.D., Horwitz, N.H., Robinson, F., 1952. Olfactory-like responses in pyriform area to non-olfactory stimulation. *Yale J. Biol. Z. Med.* 25, 159–172.
- Makris, N., Buka, S.L., Biederman, J., Papadimitriou, G.M., Hodge, S.M., Valera, E.M., Brown, A.B., Bush, G., Monuteaux, M.C., Caviness, V.S., Kennedy, D.N., Seidman, L.J., Kennedy, D.N., 2007. Attention and executive systems abnormalities in adults with childhood ADHD: a DT-MRI study of connections. *Cereb. Cortex* 18 (5), 1210–1220.
- McGaugh, J.L., 2000. Memory – a century of consolidation. *Science* 287, 248–251.
- Miller, R., 1991a. *Cortico-Hippocampal Interplay and the Representation of Contexts in the Brain*. Berlin, Heidelberg, New York.
- Miller, R., 1991b. *Anatomy of the Hippocampal Complex and Related Regions in Cortico-Hippocampal Interplay and the Representation of Contexts in the Brain*. Springer, Berlin-Heidelberg, pp. 35–59.
- Miller, R., 1991c. *Discovery and General Behavioural Correlates of the Hippocampal Theta Rhythm. Cortico-Hippocampal Interplay and the Representation of Contexts in the Brain*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York, pp. 60–86.
- Miller, B.L., Cummings, J.L., 2007. *Human Frontal Lobes*, 2nd ed. Guilford Press, New York.
- Mitchell, D.J., McNaughton, N., Flanagan, D., Kirk, I.J., 2008. Frontal-midline theta from the perspective of hippocampal “theta”. *Prog. Neurobiol.* 86 (3), 156–185.
- Mizuki, Y., Tanaka, M., Isozaki, H., Nishijima, H., Inanaga, K., 1980. Periodic appearance of theta rhythm in the frontal midline area during performance of a mental task. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 49 (3–4), 345–351.
- Monastral, V.J., Lubar, J.F., Linden, M., VanDeusen, P., Green, G., Wing, W., Fenger, T.N., 1999. Assessing attention deficit hyperactivity disorder via quantitative electroencephalography: an initial validation study. *Neuropsychology* 13, 424–433.
- Mountcastle, V.B., 1992. Preface. In: Başar, E., Bullock, T.H. (Eds.), *Induced Rhythms in the Brain*. Birkhäuser, Boston, pp. 217–231.
- Mountcastle, V.B., 1998. *Perceptual Neuroscience: The Cereb. Cortex*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Muller-Gass, A., Campbell, K., 2002. Event-related potential measures of the inhibition of information processing: I. Selective attention in the waking state. *Int. J. Psychophysiol.* 46 (3), 177–195.
- Mundy-Castle, A.C., 1951. Theta and beta rhythm in the electroencephalograms of normal adults. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 3, 477–486.
- Näätänen, R., 1992. Attention and Brain Function. Lawrence Erlbaum Assoc, London.
- Näätänen, R., Gaillard, A.W.K., 1983. The orienting reflex and the n2 deflection of the event-related potential (ERP) (1983). *Advances in Psychology* 10, 119–141.
- Näätänen, R., Picton, T.W., 1986. N2 and automatic versus controlled processes. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 38, 169–186.
- Näätänen, R., Schröger, E., Karakaş, S., Tervaniemi, M., Paavilainen, P., 1993. Development of a memory trace for a complex sound in the human brain. *NeuroReport* 4, 503–506.
- Näätänen, R., Paavilainen, P., Rinne, T., Alho, K., 2008. The mismatch negativity (MMN) in basic research of central auditory processing: a review. *Clin. Neurophysiol.* 118 (12), 2544–2590.
- Nadel, L., Moscovitch, M., 1997. Memory consolidation, retrograde amnesia and the hippocampal complex. *Curr. Opin. Neurobiol.* 7, 217–227.
- Neumann, O., 1996. Theories of attention. In: Neumann, O., Sanders, A.F. (Eds.), *Handbook of Perception and Action*. Academic Press, San Diego, pp. 389–446.
- O’Keefe, J., 1976. Place units in the hippocampus of the freely moving rat. *Exp. Neurol.* 51 (1), 78–109.
- O’Keefe, J., 2007. Hippocampal neurophysiology in the behaving animal. In: Andersen, P., Morris, R., Amaral, D., Bliss, T., O’Keefe, J. (Eds.), *The Hippocampus Book*. Oxford University Press, New York, pp. 474–548.
- O’Keefe, J., Burgess, N., 1996. Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. *Nature* 30, 381 (6581), 425–428.
- O’Keefe, J., Dostrovsky, J., 1971. The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Res.* 34 (1), 171–175.
- O’Keefe, J., Nadel, L., 1978. *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford University Press, New York.
- O’Keefe, J., Recce, M.L., 1993. Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus* 3 (3), 317–330.
- Oken, D., Salinsky, M.C., Elsas, S.M., 2006. Vigilance, alertness, or sustained attention: physiological basis and measurement. *Clin. Neurophysiol.* 117 (9), 1885–1901.
- Osipova, D., Takashima, A., Oostenveld, R., Fernández, G., Maris, E., Jensen, O., 2006. Theta and gamma oscillations predict encoding and retrieval of declarative memory. *J. Neurosci.* 26 (28), 7523–7531, 12.
- Paavilainen, P., Cammann, R., Alho, K., Reinikainen, K., Sams, M., Näätänen, R., 1987. Event-related potentials to pitch change in an auditory stimulus sequence during sleep. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 40, 246–255.
- Patel, S.H., Azzam, P.N., 2005. Characterization of N200 and P300: selected studies of the event-related potential. *Int. J. Med. Sci.* 2 (4), 147–154.
- Pennington, B.F., Ozonoff, S., 1996. Executive functions and developmental psychopathology. *J. Child Psychol. Psychiatry* 37 (1), 51–87. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7610.1996.tb01380.x/full>.
- Perrin, F., Garcia-Larrea, L., Mauguire, F., Bastuji, H., 1999. A differential brain response to the subject’s own name persists during sleep. *Clin. Neurophysiol.* 110, 2153–2164.
- Pinal, D., Zurrón, M., Díaz, F., 2014. Effects of load and maintenance duration on the time course of information encoding and retrieval in working memory: from perceptual analysis to post-categorization processes. *Front. Hum. Neurosci.* 8, 165.
- Poe, G.R., Walsh, C.M., Bjorness, T.E., 2010. Cognitive neuroscience of sleep. *Prog. Brain Res.* 185, 1–19.
- Polich, J., 2007. Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clin. Neurophysiol.* 118 (10), 2128–2148.
- Polich, J., Criado, J.R., 2006. Neuropsychology and neuropharmacology of P3a and P3b. In S. Karakaş and E. Başar, In *Int. J. Psychophysiol.* 60 (2), 172–185 (Special Issue on

- "Models and Theories of Brain Function with Special Emphasis on Cognitive Processing).
- Posner, M.I., Rothbart, M.K., 2007. Research on attention networks as a model for the integration of psychological science. *Annu. Rev. Psychol.* 58, 1–23.
- Pribram, K.H., 1977. Languages of the Brain: Experimental Paradoxes and Principles of Neuropsychology, 2nd ed. Monterey (CA, Brooks, Cole).
- Pribram, K.H., 1980. The orienting reaction: key to brain representational mechanisms. In: Kimmel, H.D. (Ed.), *The Orienting Reflex in Humans*. Lawrence Erlbaum Ass, Hillsdale (NJ), pp. 3–20.
- Pribram, K.H., 2007. Holonomic brain theory. *Scholarpedia* 2 (5), 2735.
- Pribram, K.H., Nuwer, M., Baron, R., 1974. The holographic hypothesis of memory structure in brain function and perception. In: Atkinson, R.C., Krantz, D.H., Luce, R.C., Suppes, P. (Eds.), *Contemporary Developments in Mathematical Psychology*. Freeman, San Francisco, p. 1974.
- Radulovacki, M., Adey, W.R., 1965. The hippocampus and the orienting reflex. *Exp. Neurol.* 12 (1), 68–83.
- Rattenborg, N.C., Martinez-Gonzalez, D., Roth 2nd, T.C., Pravosudov, V.V., 2011. Hippocampal memory consolidation during sleep: a comparison of mammals and birds. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 86 (3), 658–691.
- Raymond, C.R., 2007. LTP forms 1, 2 and 3: different mechanisms for the "long" in long-term potentiation. *Trends Neurosci.* 30 (4), 167–175.
- Rechtschaffen, A., Kales, A., 1968. A Manual of Standardized Terminology, Techniques and Scoring System for Sleep Stages of Human Subjects. Brain Information service/Brain Research Institute, Los Angeles.
- Remond, A., Lesservre, N., 1957. Remarques sur l'activitecerebrale des sujetsnormaux. In: Fischgold, H., Gastaut, H. (Eds.), *Conditionnement et reactiviteen electroencephalographie*. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, vol. 6, pp. 235–255.
- Richard, S.J., Frackowiak, K.J., Friston, C.D., Raymond, J.D., Price, C.J., Zeki, S., Ashburner, J., Penny, W., 2004. Human Brain Function, 2nd ed. Elsevier, San Diego (CA), pp. 207–226. (245–268 487–498, 498–516).
- Robinson, T.E., 1980. Hippocampal rhythmic slow activity (RSA; theta): a critical analysis of selected studies and discussion of possible species-differences. *Brain Res.* 203 (1), 69–101.
- Roux, F., Uhlhaas, P.J., 2014. Working memory and neural oscillations: α - γ versus θ - γ codes for distinct WM information? *Trends Cogn. Sci.* 18 (1), 16–25.
- Sainsbury, R.S., 1998. Hippocampal theta: a sensory-inhibition theory of function. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 22 (2), 237–241.
- Sainsbury, R.S., Heynen, A., Montoya, C.P., 1987. Behavioral correlates of hippocampal type 2 theta in the rat. *Physiol. Behav.* 39 (4), 513–519.
- Sakowitz, O.W., Schürmann, M., Başar, E., 2000. Oscillatory frontal theta responses are increased upon bisensory stimulation. *111* (5), 884–893.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Gruber, W., Doppelmayr, M., Stadler, W., Schabus, M., 2002. The interplay between theta and alpha oscillations in the human electroencephalogram reflects the transfer of information between memory systems. *Neurosci. Lett.* 324 (2), 121–124, 17.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Doppelmayr, M., Hanslmayr, S., Schabus, M., Gruber, W.R., 2004. Theta coupling in the human electroencephalogram during a working memory task. *Neurosci. Lett.*, 9 354 (2), 123–126.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Freunberger, R., Pecherstorfer, T., Hanslmayr, S., Doppelmayr, M., 2006. Relevance of EEG alpha and theta oscillations during task switching. *Exp. Brain Res.* 170 (3), 295–301.
- Sauseng, P., Hoppe, J., Klimesch, W., Gerloff, C., Hummel, F.C., 2007. Dissociation of sustained attention from central executive functions: local activity and interregional connectivity in the theta range. *Eur. J. Neurosci.* 25 (2), 587–593.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Gruber, W.R., Birbaumer, N., 2008. Cross-frequency phase synchronization: brain mechanism of memory matching and attention. *Neuroimage* 40 (1), 308–317.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Heise, K.F., Gruber, W.R., Holz, E., Karim, A.A., Glennon, M., Gerloff, C., Birbaumer, N., Hummel, F.C., 2009. Brain oscillatory substrates of visual short-term memory capacity. *Curr. Biol.* 19 (21), 1846–1852. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.08.062>, 17.
- Sauseng, P., Griesmayer, B., Freunberger, R., Klimesch, W., 2010. Control mechanisms in working memory: a possible function of EEG theta oscillations. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 34 (7), 1015–1022.
- Schack, B., Klimesch, W., Sauseng, P., 2005. Phase synchronization between theta and upper alpha oscillations in a working memory task. *Int. J. Psychophysiol.* 57 (2), 105–114.
- Schacter, D.L., 1977. EEG theta waves and psychological phenomena: a review and analysis. *Biol. Psychol.* 5 (1), 47–82.
- Schneider, W., Shiffrin, R.M., 1977. Controlled and automatic human information precessing. I. Detection, search and attention. *Psychol. Rev.* 84, 1–66.
- Schütt, A., Başar, E., Bullock, T.H., 1992. The effects of acetylcholine, dopamine and noradrenaline on the visceral ganglion of Helix pomatia. I. Ongoing compound field potentials of low frequencies. *Comp. Biochem. Physiol. C* 102 (1), 159–168.
- Schütt, A., Bullock, T.H., Başar, E., 2000. Odor input generates approximately 1.5 Hz and approximately 3 Hz spectral peaks in the helix pedal ganglion. *Brain Res.* 879 (1–2), 73–87.
- Schweizer, K., Moosbrugger, H., Goldhammer, F., 2005. The structure of the relationship between attention and intelligence. *Intelligence* 33 (6), 589–611.
- Seidenbecher, T., Laxmi, T.R., Stork, O., Pape, H.C., 2003. Amygdala and hippocampal theta rhythm synchronization during fear memory retrieval. *Science* 301 (5634), 846–850.
- Senior, T.J., Huxter, J.R., Allen, K., O'Neill, J., Csicsvari, J., 2008. Gamma oscillatory firing reveals distinct populations of pyramidal cells in the CA1 region of the hippocampus. *J. Neurosci.* 28, 2274–2286.
- Sheer, D.E., 1984. Focused arousal, 40 Hz and dysfunction. In: Elbert, T., Rockstroh, B., Lutzenberger, W., Birbaumer, N. (Eds.), *Self-Regulation of the Brain and Behavior*. Springer, Berlin-Heidelberg, pp. 64–84.
- Skaggs, W.E., McNaughton, B.L., Wilson, M.A., Barnes, C.A., 1996. Theta phase precession in hippocampal neuronal populations and the compression of temporal sequences. *Hippocampus* 6 (2), 149–172.
- Sokolov, E.N., 1963. Higher nervous functions: the orienting reflex (1963). *Annu. Rev. Physiol.* 25, 545–580.
- Sokolov, E.N., 1990. The orienting response and future directions of its development. *Pavlov J. Biol. Sci.* 25 (3), 142–150.
- Solms, M., Turnbull, O., 2003. *The Brain and the Inner World*. H. Karnac (Books), London, p. 64.
- Squire, L.R., Alvarez, P., 1995. Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective. *Curr. Opin. Neurobiol.* 5, 169–177.
- Stampfer, H.G., Başar, E., 1985. Does frequency analysis lead to better understanding of human event-related potentials? *Int. J. Neurosci.* 26, 181–196.
- Stark, C., 2007. Functional role of the hippocampus (Ch. 12). In: Andersen, P., Morris, R., Amaral, D., Bliss, T., O'Keefe, J. (Eds.), *The Hippocampus Book*. Oxford University Press, New York, pp. 549–580.
- Stefanics, G., Hangya, B., Hernádi, I., Winkler, I., Lakatos, P., Ulbert, I., 2010. Phase entrainment of human delta oscillations can mediate the effects of expectation on reaction speed. *J. Neurosci.* 30 (41), 13578–13585.
- Stewart, M., Fox, S.E., 1990. Do septal neurons pace the hippocampal theta rhythm? *Trends Neurosci.* 13 (5), 163–168.
- Stumpf, C., 1965. Drug action on the electrical activity of the hippocampus. *Int. Rev. Neurobiol.* 8, 77–138.
- Stuss, D.T., Benson, D.F., 1986. *The Frontal Lobes*. Raven, New York.
- Sutherland, G.R., McNaughton, B., 2000. Memory trace reactivation in hippocampal and neocortical neuronal ensembles. *Curr. Opin. Neurobiol.* 10 (2), 180–186.
- Tulving, E., 1972. Episodic and semantic memory. In: Tulving, E., Donaldson, E. (Eds.), *Organization of Memory*. Academic Press, New York, pp. 381–403.
- Ungerleider, L.G., Mishkin, M., 1982. Two cortical visual system. In: Ingle, D.J., Goodale, M.A., Mansfield, R.J.W. (Eds.), *Analysis of Visual Behavior*. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 549–586.
- Ungerleider, L.G., Posternak, T., 2004. Ventral and dorsal processing streams. In: Chalupa, L.M., Werner, J.S. (Eds.), *The Visual Neurosciences*. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 541–562.
- Vanderwolf, C.H., 1969. Hippocampal electrical activity and voluntary movement in the rat. *EEG Clin. Neurophysiol.* 26 (4), 407–418.
- Vertes, R.P., Kocsis, B., 1997. Brainstem-diencephalo-septohippocampal systems controlling the theta rhythm of the hippocampus. *Neuroscience* 81 (4), 893–926.
- Vertes, R.P., Hoover, W.B., Viana Di Prisco, G., 2004. Theta rhythm of the hippocampus: subcortical control and functional significance. *Behav. Cogn. Neurosci. Rev.* 3 (3), 173–200.
- Vinogradova, O.S., 1970. Registration of information in the limbic system. In: Horn, G., Hindle, R.A. (Eds.), *Short-Term Changes in Neural Activity and Behaviour*. Cambridge Univ. Pr, Cambridge.
- Vinogradova, O.S., 1976. Functional organization of the limbic system in the process of registration of information: facts and hypotheses. In: Isaacson, R.L., Pribram, K.H. (Eds.), *The Hippocampus, Neurophysiology and Behavior*, vol. II. Plenum Pr, New York.
- Vinogradova, O.S., 2001. Hippocampus as comparator: role of the two input and two output systems of the hippocampus in selection and registration of information. *Hippocampus* 11 (5), 578–598.
- Vinogradova, O.S., Dudareva, K.I., 1972. Comparator function of the hippocampus. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 202, 486–489.
- Wagner, A.D., Desmond, J.E., Glover, G.H., Gabrieli, J.D., 1998. Prefrontal cortex and recognition memory. Functional MRI evidence for context-dependent retrieval process. *Brain* 121 (10), 1985–2002.
- Walter, D.O., Etevenon, P., Pidoux, B., Tortrat, D., Guillou, S., 1984. Computerized topo-EEG spectral maps: difficulties and perspectives. *Neuropsychobiology* 11 (4), 264–272.
- Westphal, K.P., Grözinger, B., Diekmann, V., Scherb, W., Reess, J., Leibing, U., Kornhuber, H.H., 1990. Slower theta activity over the midfrontal cortex in schizophrenic patients. *Acta Psychiatr. Scand.* 81 (2), 132–138.
- Whishaw, I.Q., Vanderwolf, C.H., 1973. Hippocampal EEG and behavior: changes in amplitude and frequency of RSA (theta rhythm) associated with spontaneous and learned movement patterns in rats and cats. *Behav. Biol.* 8 (4), 461–484.
- Yamaguchi, Y., 2003. A theory of hippocampal memory based on theta phase precession. *Biol. Cybern.* 89 (1), 1–9.
- Yener, G., Başar, E., 2010. Sensory evoked and event related oscillations in Alzheimer's disease: a short review. *Cogn. Neurodyn.* 4, 263–274.
- Yener, G., Başar, E., 2013. Biomarkers in Alzheimer's disease with a special emphasis on event-related oscillatory responses. *Suppl. Clin. Neurophysiol.* 62, 237–273.
- Yener, G., Güntekin, B., Başar, E., 2006. Phase-locking of frontal theta oscillations in Alzheimer's disease and their modulation by cholinesterase inhibitors. *Int. J. Psychophysiol.* 64, 46–52.
- Yener, G., Güntekin, B., Öniz, A., Başar, E., 2007. Increased frontal phase-locking of event related theta oscillations in Alzheimer patients treated with cholinesterase inhibitors. *Int. J. Psychophysiol.* 64, 46–52.
- Yener, G., Güntekin, B., Tülay, E., Başar, E., 2009. A comparative analysis of sensory visual evoked oscillations with visual cognitive event related oscillations in Alzheimer's disease. *Neurosci. Lett.* 462, 193–197.
- Yordanova, J., Kolev, V., 1998. A single sweep analysis of the theta frequency band during auditory oddball task. *Psychophysiology* 35 (1), 116–126.