
НЕЙРОНАУКИ NEUROSCIENCES

Ритмы ЭЭГ и когнитивные процессы

С.И. Новикова,

*кандидат психологических наук, старший научный сотрудник,
Центр нейрокогнитивных исследований (МЭГ-центр), Московский городской
психолого-педагогический университет, Москва, Россия,
zvita@list.ru*

Для изучения когнитивных процессов высокую ценность представляют работы, совмещающие в себе психологический подход с нейрофизиологическим. Такое построение исследования позволяет приблизиться к пониманию базовых механизмов различных когнитивных процессов, описать закономерности формирования этих механизмов в онтогенезе, исследовать причины различных когнитивных нарушений, разработать методы коррекции этих нарушений. Перспективным для изучения механизмов когнитивных функций представляется метод электроэнцефалографии (ЭЭГ). Это неинвазивный, безопасный, относительно дешевый метод исследования функционального состояния мозга. В характеристиках ритмов ЭЭГ, зарегистрированной при различных когнитивных нагрузках, отражаются процессы функциональной модуляции активности нейронных сетей коры, которые служат нейрофизиологической основой внимания, памяти и других когнитивных процессов. В статье представлен обзор работ, посвященных анализу динамики альфа- и тета-ритмов в различных состояниях бодрствования, приведено обоснование методологии функционально-регуляторного подхода к интерпретации «поведения» ритмов ЭЭГ.

Ключевые слова: электроэнцефалография (ЭЭГ), альфа-ритм, тета-ритм, амплитуда, память, внимание.

Для цитаты:

Новикова С.И. Ритмы ЭЭГ и когнитивные процессы [Электронный ресурс] // Психологическая наука и образование psyedu.ru. 2015. Т. 4, № 1. С. 91—108. URL: <http://psyjournals.ru/jmfp/2015/n1/76178.shtml> (дата обращения: дд.мм.гггг).

For citation:

Novikova S.I. EEG rhythms and cognitive processes [Elektronnyi resurs]. *Journal of Modern Foreign Psychology*, 2015, vol. 4, no. 1. pp. 91—108. Available at: <http://psyjournals.ru/en/jmfp/2015/n1/76188.shtml> (Accessed: dd.mm.yyyy). (In Russ., Abstr. in Engl.)

1. ЭЭГ и функциональные состояния

Экспериментальное исследование соотношения биоэлектрической активности мозга человека с психическими процессами ведет начало от первых работ по регистрации электроэнцефалограммы (ЭЭГ) у человека. Начиная с публикаций Ханса Бергера, было замечено, что параметры альфа-ритма ЭЭГ испытывают влияние различных факторов, связанных с функциональным состоянием испытуемого. В частности, хорошо известно, что обработка информации о зрительном паттерне сопровождается депрессией затылочного альфа-ритма. Кроме того, установлено, что ритмическая альфа-активность блокируется при умственном усилии, однако альфа-ритм восстанавливается, если умственная активность продолжается [35]. Эта закономерность позволила заключить, что степень синхронизации затылочного альфа-ритма находится в обратной зависимости от уровня внимания/активации. Исследования с использованием методов нейровизуализации подтвердили это предположение, показав, что повышенная синхронизация альфа-ритма сопровождается снижением метаболизма в зрительной коре мозга [39].

Лидирующее положение в области исследований взаимосвязи ЭЭГ с когнитивными процессами у человека занимают работы, направленные на поиск взаимосвязей между ритмами ЭЭГ и процессами памяти и внимания.

2. Нейрофизиологические основы памяти

Предположение о связи ритмов ЭЭГ с процессами памяти вписывается в общую канву представлений о морфофункциональных основах памяти. Согласно гипотезе Дональда Хебба, многократное прохождение электрической активности по замкнутым цепям нейронов (реверберация) является физиологическим механизмом сохранения следа (энграммы) в кратковременной памяти и необходимым условием для перехода этого следа в долговременную память. Продолжаясь определенное время, реверберация приводит к консолидации — морфофункциональным и биохимическим изменениям в синапсах нейронного ансамбля [26]. Когда нужно извлечь информацию из долговременной памяти, латентная энграмма актуализируется лишь при обратном переводе «молекулярного кода» на уровень электрической активности. Доступ к информации, хранящейся в долговременной памяти, осуществляет некая предполагаемая контролирующая система, которая для обеспечения поиска информации по всем нейросетям памяти должна быть связана с корой многочисленными аксонными связями. Такими свойствами обладают базальные ганглии и таламус, который связан фактически со всеми областями коры [38]. Известно, что альфа-ритм ЭЭГ генерируется в таламо-кортикальных нейронных сетях [21; 32], а его амплитуда коррелирует с интенсивностью гемодинамического сигнала в таламусе [16; 23]. С учетом этих фактов можно прийти к предположению о связи альфа с долговременной памятью.

Тета-ритм ЭЭГ отражает активность корково-лимбических нейросетей [5; 20]. С активностью лимбической системы и прежде всего с гиппокампом многие авторы связывают процессы контекстного кодирования информации, т. е. интеграции актуальной полимодальной информации для сохранения в памяти новых эпизодов [4; 30]. Если гиппокамп на самом деле участвует в кодировании контекста, то следует ожидать, что существуют многочисленные двусторонние связи гиппокампа с ассоциативными зонами коры. Такие связи хорошо известны [11]. Также известно, что в процессе обработки новой информации синхронизируется лишь небольшой процент гиппокампально-корковых петель обратной связи [48]. Это может означать, что тета-активность возникает избирательно только в некоторых областях коры, в которых происходит кодирование новой информации или извлечение недавней информации из памяти. Наконец, было показано, что именно в гиппокампе происходит долговременная потенциация и что тета-активность индуцирует или, по крайней мере, усиливает ее [43]. Долговременная потенциация представляет собой длительное увеличение эффективности синаптической передачи и выступает в теории синаптической пластичности как основа механизмов обучения и памяти. Тот факт, что долговременная потенциация рассматривается как наиболее важный электрофизиологический коррелят процесса кодирования новой информации, подчеркивает возможную значимость гиппокампального тета для процессов эпизодической памяти. Тета-ритм также рассматривается как необходимый компо-

нент системы контроля, обслуживающей процессы рабочей памяти [8].

3. Типы синхронизации ритмов ЭЭГ

Вольфганг Климеш и его коллеги изучали соотношение ритмов ЭЭГ с семантической и эпизодической формами долговременной памяти [3; 15; 45]. Исходным положением для исследований этой группы послужило предположение о том, что ритмическая активность мозга представляет собой базовую форму передачи информации в мозге и участвует в процессах памяти. Более конкретно, были сформулированы гипотезы: 1) альфа-ритм связан с семантическими процессами долговременной памяти; 2) тета-ритм отражает процессы эпизодической памяти.

Исследования группы В. Климеша проводились с использованием парадигмы связанной с событием синхронизации/десинхронизации, CCC/ССД (event related synchronization/event related desynchronization). Связанная с событием (де)синхронизация отражает кратковременные (фазические) изменения функционального состояния мозга и измеряется как процент изменения мощности ЭЭГ в определенном частотном диапазоне во время выполнения задания по отношению к референтному интервалу, предшествующему предъявлению задачи. О синхронизации говорят, когда уровень мощности ЭЭГ увеличивается по сравнению с уровнем в референтном интервале, о десинхронизации — когда мощность уменьшается. Способ измерения CCC/ССД сходен с методом получе-

ния вызванных потенциалов: в обоих случаях производится усреднение ЭЭГ по эпохам анализа, привязанным к однотипным событиям. При этом в парадигме СССР/ССД усредняют в данной частотной полосе на определенной стадии выполнения задачи модуль спектральной амплитуды ЭЭГ-сигнала или его мощность (квадрат амплитуды), т. е. исключают из рассмотрения фазу колебаний. При таком способе усреднения колебания ЭЭГ, не совпадающие по фазе в усредняемых эпохах, не обращаются в ноль по мере накопления эпох, а составляют определенную положительную величину, отражающую среднее значение мощности в данном наборе эпох.

В. Климеш предложил классификацию типов синхронизации ритмов в спонтанной ЭЭГ [27]. Первоначальная классификация, которая была впоследствии пересмотрена, включала общую и локальную синхронизацию. Примером синхронизации первого типа, отражающей «холостой ход» работы сенсорно-специфических зон коры, может служить классический альфа-ритм. Он лучше всего виден в ЭЭГ при условии покоя, а умственное усилие или внимание к какому-либо стимулу блокирует эту ритмическую активность. Генерализованная синхронизация альфа в покое означает, что миллионы корковых нейронов синхронно генерируют медленные дендритные потенциалы с одной и той же фазой и в сравнительно узком частотном диапазоне. Этот базовый феномен ЭЭГ указывает на отсутствие обработки информации. Депрессия (исчезновение) альфа-ритма при умственной активнос-

ти означает, что прекращается глобальная синхронизация активности отдельных нейронных популяций, они начинают продуцировать дендритные потенциалы с различной фазой. Известно, что депрессия альфа-ритма указывает на активацию коры. Таким образом, общая десинхронизация ритма ЭЭГ сопровождается активной обработкой сенсорной информации в соответствующих зонах коры, и, возможно, отражает кодирование информации для хранения в памяти.

На фоне общей десинхронизации ритма может наблюдаться локальная синхронная активность нейронов, относящаяся ко второму типу синхронизации. Так как обработка информации в мозге представляет собой распределенный процесс, при когнитивной активности большое количество распределенных нейронных ансамблей демонстрируют локальную синхронизацию. Этот феномен можно зарегистрировать при помощи микроэлектродов, однако на ЭЭГ из-за меньшего пространственного разрешения такое «поведение» клеточных ансамблей часто выглядит как общая десинхронизация.

Тета-ритм в ЭЭГ взрослого бодрствующего человека — слабовыраженная активность, которая индуцируется в коре распределенными гиппокамально-корковыми связями [11; 17]. Синхронизация этого ритма в состоянии бодрствования относится, по В. Климешу, к локальному типу и отражает активную избирательную обработку информации в небольшом количестве гиппокамально-корковых петель обратной связи. Однако в литературе есть свидетельства то-

го, что в ряде экспериментальных ситуаций, для которых характерен рост эмоционального возбуждения, в ЭЭГ младенцев наблюдается ярко выраженная генерализованная синхронизация тета-активности [29; 31; 42]. Очевидно, что первоначальная классификация В. Кли-меша нуждалась в уточнении.

Представление о двух типах синхронизации ритмов было модифицировано по мере накопления экспериментальных данных о «поведении» компонентов ЭЭГ при различных функциональных нагрузках [24; 28]. Синхронизация затылочного альфа-ритма при закрытых глазах, согласно новому представлению, отражает состояние пассивной инактивации зрительных нейросетей в условиях отсутствия сенсорного входа в зрительную кору. Этому типу синхронизации противопоставлена активная синхронизация, вызванная работой регуляторных механизмов мозга и возникающая, например, в тета-диапазоне частот у бодрствующего человека в моменты умственного напряжения [17]. Новая классификация отличается от предыдущей тем, что учитывает только функциональное значение синхронизации ритма, но не масштаб ее распространения по коре мозга. Это отличие позволяет однозначно отнести ко второму типу синхронизацию тета-ритма, которая может охватывать значительную область коры мозга младенца в ряде состояний бодрствования.

В альфа-диапазоне также наблюдается активная синхронизация. Спектральная амплитуда сенсомоторного мю-ритма увеличивается над центральными областями коры при обработке зрительной стимуляции, когда не требуется двигатель-

го ответа, и отражает сниженный уровень обработки информации в сенсомоторной коре [7]. Такая синхронизация рассматривается как следствие работы специального регуляторного механизма, который может частично подавлять активность корковых ансамблей, занятых обработкой информации, конкурирующей с той, что находится в фокусе внимания.

Помимо регуляции межмодальной обработки информации, этот механизм может участвовать и в перераспределении корковых ресурсов, обрабатывающих разную информацию внутри одной сенсорной модальности. Так, при сжатию руки в кулак мю-ритм подавляется в зоне коркового представительства руки, но усиливается в зоне представительства ноги. Распределение мю-ритма в этом случае отражает функциональное подавление активности нейронной сети, конкурирующей с обработкой нужной информации. Аналогичный феномен наблюдался для зрительной модальности: была обнаружена парадоксальная регионально специфическая положительная связь между спектральной амплитудой альфа над теменной корой в момент ожидания зрительного стимула и способностью младенцев поддерживать предвосхищающее зрительное внимание [34]. Авторы полагают, что связанное с задачей увеличение спектральной амплитуды альфа-ритма отражает функциональную инактивацию тех нейронных сетей теменной коры, которые опосредуют перемещение внимания к периферии поля зрения. В этом случае синхронизация теменного альфа отражает активное торможение обработки инфор-

мации, интерферирующей с обработкой информации об объекте в текущем фокусе зрительного внимания [41].

Одна из функций активной синхронизации в спонтанной ЭЭГ состоит в фильтрации поступающей к мозгу сенсорной информации. Этот механизм регулирует восприятие, усиливая обработку стимулов в одном информационном потоке и ослабляя ее в другом. Иначе говоря, он распределяет ресурсы мозга, осуществляя удержание релевантного канала для обеспечения эффективного приема нужной стимуляции и ответа на нее, что сближает его с функциями внимания.

4. Процессы памяти и альфа-ритмы ЭЭГ

Принципиально важным для установления взаимоотношений между ритмами ЭЭГ и когнитивными процессами оказался факт отсутствия единой функциональной роли для общего альфа-диапазона. В диапазоне альфа-ритма выделены функционально различные ритмические компоненты. Показано, что десинхронизация в низкочастотных поддиапазонах альфа (около 6—10 Гц) наблюдалась в ряде областей коры при выполнении разнообразных заданий, которые объединяло только то, что все они требовали участия внимания [2]. Активность в диапазоне 10—12 Гц десинхронизировалась лишь в определенных отведениях и только при выполнении заданий, требующих семантической обработки информации.

Принимая во внимание функциональную неоднородность альфа-диапа-

зона частот, В. Климеш и его коллеги анализировали отдельные поддиапазоны альфа, ориентируясь на индивидуальные значения доминирующей частоты.

Предположение о связи альфа-ритма ЭЭГ с процессами памяти и семантической обработки информации проверялось экспериментально [3; 15]. От испытуемых требовалось выносить семантическое суждение, т. е. решать, имеется ли смысловое соответствие в паре предъявляемых последовательно двух слов.

Результаты эксперимента указывают на избирательную связь высокочастотного поддиапазона альфа (10—12 Гц) с семантической обработкой информации: десинхронизация «верхнего» альфа возникла только в том интервале времени, когда происходило сопоставление слов в паре. Ответ наблюдался преимущественно в левом полушарии. Этот факт полностью согласуется с данными исследований с использованием методов функциональной нейровизуализации [49].

Во время выполнения задачи на семантическую обработку словесной информации десинхронизация также происходила в низкочастотных альфа-поддиапазонах (6—8 и 8—10 Гц), но она возникла прежде, чем появлялась возможность для принятия решения о смысловом соответствии слов [3; 15]. Такой характер десинхронизации авторы объясняют связью медленных компонентов альфа-ритма с процессами внимания. Те же испытуемые выполняли задания на семантическую и эпизодическую память. По качеству выполнения заданий на каждый вид памяти испытуемые были поделены на две подгруппы. Оказалось,

что у испытуемых с лучшей семантической памятью десинхронизация высоко-частотного компонента альфа-ритма ЭЭГ в фазе вынесения семантического суждения была более выраженной. Сходные результаты о связи быстрого компонента альфа с памятью были получены в исследовании, в котором также использовались индивидуальные значения альфа-частоты [60].

В проведенных экспериментах процесс вынесения семантического суждения сопровождался избирательной фазической десинхронизацией высокочастотного компонента альфа-ритма ЭЭГ. Была обнаружена прямая взаимосвязь степени этой десинхронизации с индивидуальными различиями в сложности организации долговременной семантической памяти.

5. Процессы памяти и тета-диапазон ЭЭГ

В литературе неоднократно сообщалось о связи тета-активности с кодированием информации в эпизодическую память [22; 33; 40; 58]. Результаты экспериментов группы В. Климеша подтверждают эти факты. Успешность выполнения задания на эпизодическую память в описанном выше эксперименте достоверно коррелировала с уровнем синхронизации тета в фазе вынесения семантического суждения: испытуемые, лучше припомнившие парные понятия к предъявляемым признакам, демонстрировали более выраженную синхронизацию, тогда как в подгруппе с худшей эпизодической па-

мятью наблюдался обратный паттерн — десинхронизация тета [15].

Проверялось также предположение, что повышение мощности тета в ЭЭГ конкретного индивида при выполнении задания избирательно отражает успешное запоминание новой информации [45]. Результаты показали, что во время предъявления тех слов, которые испытуемый впоследствии смог припомнить, синхронизация тета была значительно более выраженной. Результаты не зависели от того, знали ли испытуемые, что их память будут тестировать.

Таким образом, обнаружена положительная связь степени кратковременной синхронизации тета-ритма в ЭЭГ при предъявлении словесной информации с меж- и внутрииндивидуальными различиями в успешности воспроизведения этой информации из кратковременной эпизодической памяти. Авторы указывают на то, что мощность тета при восприятии слов может отражать (по крайней мере отчасти) такие неспецифические факторы, как требования к вниманию, сложность задания и когнитивная нагрузка. Так как мощность тета увеличивается при выполнении очень разнообразных заданий [17; 25], логично предположить, что этот показатель отражает в данном задании требования не столько к памяти, сколько к вниманию.

6. Альфа- и тета-ритмы ЭЭГ как механизмы внимания

Благодаря интенсивным нейрофизиологическим исследованиям, в послед-

ние два десятилетия знание о функциональных свойствах тета-ритма ЭЭГ существенно увеличилось. Известно, что ЭЭГ младенцев и дошкольников характеризуется обильной тета-активностью, это часто интерпретировалось как признак незрелости. Однако в литературе неоднократно сообщалось о тесной связи тета-активности в спонтанной ЭЭГ с поведением. Например, хорошо известно, что у взрослых «лобный тета средней линии» (frontal midline theta) коррелирует с умственным усилием при выполнении когнитивных заданий [17]. Однако роль тета-волн во время выполнения заданий на память едва ли специфична для функции памяти [6; 9; 25]. Так, в экспериментах на взрослых с интракраниальной регистрацией ЭЭГ было обнаружено, что спектральная амплитуда тета-активности коррелировала не с успешностью обучения (прохождение виртуального лабиринта), а со сложностью задания [10]. И у взрослых, и у младенцев повышение тета-активности, регистрируемой с поверхности головы, может наблюдаться при поведенческих состояниях, при которых нет существенной нагрузки на память. Например, у взрослых тета появляется при ожидании болевого стимула [50]. У младенцев он синхронизируется при сосании и стереотипном поведении [1]. Таким образом, тета-синхронизация, по видимому, отражает более общий процесс, чем память. Этот процесс может быть важным для кодирования и извлечения информации из памяти и поэтому будет влиять на выполнение мнемических задач.

Нейрофизиологические исследования на животных показали, что синхронизация тета в гиппокампе наблюдается тогда, когда внимание сильно сфокусировано на конкретной стимуляции. Тета-ритм работает как фильтр, улучшая обработку запустившего его стимула и одновременно защищая ее от интерференции со стороны других стимулов [48]. У человека, как и у животных, тета-синхронизация может рассматриваться как механизм избирательного внимания [48]. Внимание, первоначально распределенное, фокусируется на конкретном стимуле, когда произведена оценка этого стимула по отношению к внутреннему контексту и стимул представляет важность для индивида. Можно предположить, что тета-ответ в ЭЭГ отражает высоко сфокусированное внимание, направленное на конкретную мишень и вызываемое внутренней значимостью определенной стимуляции или ее репрезентации в памяти [41].

Широко известно, что тета-ритм сопровождает эмоциональные переживания. Первоначально тета-ритм был описан у взрослых при переживании положительных и отрицательных эмоций. Роберт Молсби [31] описал у младенцев во время эмоционального возбуждения в ответ на тактильную стимуляцию так называемый «гедонический тета». Дж. Куглер и М. Лауб сообщили о похожем феномене эмоционального тета-ритма в ответ на показ куклы на большой выборке детей в возрасте от 1 до 3 лет [29]. С тех пор во многих исследованиях сообщалось о присутствии волн частотой 4—6 Гц у младенцев при различных условиях по-

вышенного эмоционального возбуждения: кормление [44], общение со взрослым [14], манипуляция с игрушками [16], плач [16]. В ЭЭГ детей дошкольного возраста тета-волны наблюдались при внимании к речи взрослого [14], манипуляции с игрушками [14] и ряде других эмоционально нагруженных состояний. Определение эмоций как отражения оценки внутренней значимости текущего состояния сближает понятия «эмоции» и «внимание». При переживании эмоций внимание индивида занято процессами оценивания субъективного смысла ситуации. Таким образом, предложенная интерпретация тета-ответа как высоко сфокусированного внимания к значимому событию находится в согласии с установленной взаимосвязью между эмоциональным возбуждением и тета-ритмом как у взрослых, так и младенцев. Однако присутствие в ЭЭГ тета-волн в фоновом состоянии без выраженного участия процессов внимания, напротив, может отражать сниженные функциональные возможности внимания [36].

Механизмы генерации и функциональное значение осцилляций альфа-диапазона частот принципиально различаются в зависимости от функционального состояния. В условиях спокойного бодрствования с закрытыми глазами синхронизация альфа-ритма отражает режим частичной функциональной инактивации его нейронных генераторов в отсутствие зрительной стимуляции. Эта же система нейронных генераторов затылочного альфа-ритма, находясь в активном режиме, участвует в корковом анализе зрительных паттернов.

Мы рассмотрели выше, что при устойчивом зрительном внимании синхронизация альфа-ритма отражает работу активных механизмов системы регуляции состояния коры мозга, обеспечивающих как локальную активацию (снижение синхронизации альфа-активности) отдельных зон коры, так и их локальную инактивацию (рост альфа-амплитуд). Предполагается, что в основе всех этих механизмов лежит система управления локальной активацией коры мозга [18]. Эта распределенная мозговая система, включающая фронтальный неокортекс и его проекции на ретикулярное ядро таламуса, способна управлять процессами активации/инактивации отдельных нейронных ансамблей коры, что и отражается в локальных изменениях спектральных амплитуд альфа-ритма [7].

Изложенные выше данные о закономерностях динамики тета- и альфа-ритмов в ЭЭГ человека в ряде функциональных состояний легли в основу *функционально-регуляторного подхода*, разрабатываемого в лаборатории Т.А. Строгановой [41]. Согласно этой аналитической идеологии, ритмы ЭЭГ, зарегистрированные в определенных функциональных состояниях, служат нейрофизиологической основой отдельных модулей в системе внимания. Так, альфа-ритм отражает работу системы тормозной регуляции функционального состояния мозга [13; 14; 19; 27; 37]. Эта система способна снижать уровень сенсорного входа из таламуса в те зоны коры, которые участвуют в обработке информации, не релевантной для поддержания текущего состояния (напри-

мер, сфокусированного зрительного внимания к центру поля зрения). Таким образом, альфа-ритм может ассоциироваться с выбором канала внимания. Роль лимбико-таламо-кортикального тета-ритма состоит в избирательной обработке значимой информации и одновременной защите этой обработки от интерференции, что можно интерпретировать как процессы селекции мишени внимания.

Итак, в рамках функционально-регуляторного подхода альфа- и тета-ритмы ЭЭГ рассматриваются как индикаторы работы отдельных модулей внимания. Весомым подтверждением этого положения служат многочисленные экспериментальные работы по изучению вызванной активности мозга, сопровождающей процессы избирательного внимания (парадигма «oddball») [47]. В парадигме «oddball» с предъявлением звуковых стимулов под каналами внимания понимались правое и левое ухо: испытуемый должен был анализировать сигналы, поступающие в одно ухо, и игнорировать стимулы, поступающие в другое. В более широком смысле каналы внимания могут иметь не только слуховую сенсорную модальность и различаться по своей сенсорной модальности. Это могут быть, например, центр и периферия поля зрения, зрительная и соматосенсорная модальность. Мишенью внимания в парадигме «oddball» называют те звуковые стимулы, на которые испытуемый должен определенным образом отвечать в релевантном канале. Они отличаются физическими характеристиками от остальных

стимулов (например, высотой звука). Остальные стимулы, поступающие по обоим каналам, должны игнорироваться.

В результате экспериментов в парадигме «oddball» с регистрацией вызванных потенциалов компонент N1 стал связываться с процессами селекции канала внимания, а компонент P300 — с процессами детекции мишени в релевантном канале [66]. Есть основания полагать, что компоненты N1 и P300 представляют собой связанную по фазе с моментом предъявления стимула вызванную активность в альфа- и тета-дельта-диапазонах частот соответственно. Иначе говоря, эти компоненты могут генерироваться в тех же нейронных сетях, что и спонтанная ЭЭГ-активность в соответствующих частотных диапазонах [12].

Функциональное значение ритма с необходимостью связано с условиями регистрации ЭЭГ. Из разграничения понятий «активной» и «пассивной» синхронизации ритмов следует, что один и тот же параметр ЭЭГ в двух разных состояниях (например, спектральная амплитуда альфа-ритма в теменных отведениях при закрытых глазах и при зрительном внимании) может иметь различный функциональный смысл.

В соответствии с функционально-регуляторным подходом, для исследования ЭЭГ-коррелятов когнитивных процессов и психологических характеристик индивидуальности решающее значение должны иметь те функциональные состояния, при которых активно работают нейрофизиологические механизмы регуляции внимания.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Строганова Т.А., Посикера И.Н.* Функциональная организация поведенческих состояний бодрствования младенцев (электроэнцефалографическое исследование) // Мозг и поведение младенца / Под ред. О.С. Адрианова. М.: Изд-во Ин-та психол. РАН. 1993. С. 78—166.
2. A method for the calculation of induced band power: implications for the significance of brain oscillations / Klimesch W., [et al.] // *Electroencephalogr Clin. Neurophysiol.* 1998. Vol. 108, № 2. P. 123—130. doi:10.1016/S0168-5597(97)00078-6.
3. Brain oscillations and human memory: EEG correlates in the upper alpha and theta band / Klimesch W., [et al.] // *Neurosci Lett.* 1997. Vol. 238, № 1—2. P. 9—12. doi:10.1016/S0304-3940(97)00771-4.
4. *Burgess N., Maguire EA, O'Keefe J.* The human hippocampus and spatial and episodic memory // *Neuron.* 2002. Vol. 35, № 4. P. 625—641. doi: 10.1016/S0896-6273(02)00830-9.
5. *Buzsáki G.* Theta oscillations in the hippocampus // *Neuron.* 2002. Vol. 33, № 3. P. 325—340. doi: 10.1016/S0896-6273(02)00586-X.
6. *Buzsáki G., Moser E.I.* Memory, navigation and theta rhythm in the hippocampal-entorhinal system // *Nature Neuroscience.* 2013. Vol. 16. P. 130—138. doi: 10.1038/nn.3304.
7. Computational model of thalamo-cortical networks: dynamical control of alpha rhythms in relation to focal attention / Suffczynski P., [et al.] // *Int. J. Psychophysiol.* 2001. Vol. 43, № 1. P. 25—40. doi:10.1016/S0167-8760(01)00177-5.
8. Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations / Sauseng P., [et al.] // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews.* 2010. Vol. 34. P. 1015—1022. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.12.006.
9. Distinct contributions of human hippocampal theta to spatial cognition and anxiety / Cornwell B.R., [et al.] // *Hippocampus.* 2012. Vol. 22, № 9. P. 1848—1859. doi: 10.1002/hipo.22019.
10. Distinct patterns of brain oscillations underlie two basic parameters of human maze learning / Caplan J.B., [et al.] // *J. Neurophysiol.* 2001. Vol. 86, № 1. P. 368—380.
11. *Duvernoy H.M.* The human hippocampus: functional anatomy, vascularization and serial section with MRI. 3rd ed. New York: Springer, 2005. 232 p.
12. Dynamic Brain Sources of Visual Evoked Responses / Makeig S., [et al.] // *Science.* 2002. Vol. 295. P. 690—694. doi:10.1126/science.1066168.
13. EEG alpha and cortical inhibition in affective attention / Uusberg A., [et al.] // *International Journal of Psychophysiology.* 2013. Vol. 89, № 1. P. 26—36. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2013.04.020.
14. EEG theta rhythm in infants and preschool children / Orekhova E.V., [et al.] // *Clin. Neurophysiol.* 2006. Vol. 117, № 5. P. 1047—1062. doi: 10.1016/j.clinph.2005.12.027.
15. Event-related desynchronization in the alpha band and the processing of semantic information / Klimesch W., [et al.] // *Cogn. Brain Res.* 1997. Vol. 6, № 2. P. 83—94. doi: 10.1016/S0926-6410(97)00018-9.

16. Finding thalamic BOLD correlates to posterior alpha EEG / Liu Z., [et al.] // *Neuroimage*. 2012. Vol. 63, № 3. P. 1060—1069. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.08.025.
17. Frontal-midline theta from the perspective of hippocampal «theta» / Mitchell D.J., [et al.] // *Prog. Neurobiol.* 2008. Vol. 86, № 3. P. 156—85. doi: 10.1016/j.pneurobio.2008.09.005.
18. *Guillery R.W., Harting J.K.* Structure and connections of the thalamic reticular nucleus: Advancing views over half a century // *J. Comp. Neurol.* 2003. Vol. 463, № 4. P. 360—371. doi: 10.1002/cne.10738.
19. *Handel B.F., Haarmeier T., Jensen O.* Alpha oscillations correlate with the successful inhibition of unattended stimuli // *J. Cogn. Neurosci.* 2011. Vol. 23, № 9. P. 2494—2502. doi:10.1162/jocn.2010.21557.
20. *Hasselmo M.E., Stern C.E.* Theta rhythm and the encoding and retrieval of space and time // *Neuroimage*. 2014. Vol. 85. P. 656—666. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.06.022.
21. *Hindriks R., van Putten M.J.A.M.* Thalamo-cortical mechanisms underlying changes in amplitude and frequency of human alpha oscillations // *Neuroimage*. 2013. Vol. 70. P. 150—163. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.12.018.
22. *Hsieh L.-T., Ranganath C.* Frontal midline theta oscillations during working memory maintenance and episodic encoding and retrieval // *Neuroimage*. 2014. Vol. 85. P. 721—729. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.08.003.
23. Intrinsic connectivity networks, alpha oscillations, and tonic alertness: a simultaneous electroencephalography/functional magnetic resonance imaging study / Sadaghiani S., [et al.] // *J. Neurosci.* 2010. Vol. 30. P. 10243—10250. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1004-10.2010.
24. *Jensen O., Mazaheri A.* Shaping functional architecture by oscillatory alpha activity: gating by inhibition. // *Front. Hum. Neurosci.* 2010. Vol. 4. P. 186. doi: 10.3389/fnhum.2010.00186.
25. *Kahana M.J., Seelig D., Madsen J.R.* Theta returns // *Curr. Opin. In Neurobiol.* 2001. Vol. 11, № 6. P. 739—744. doi: 10.1016/S0959-4388(01)00278-1.
26. *Kandel E.R.* Cellular Mechanisms of Learning and the Biological Basis of Individuality // E. R. Kandel, J. H. Schwartz, and T. M. Jessell (Eds.), *Principles of Neural Science*, 4th Ed. McGraw-Hill Companies, Inc. 2000. P. 1247—1279.
27. *Klimesch W.* Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information // *Trends in cognitive sciences.* 2012. Vol. 16, № 12. P. 606—617. doi: 10.1016/j.tics.2012.10.007.
28. *Klimesch W., Sauseng P., Hanslmayr S.* EEG alpha oscillations: The inhibition/timing hypothesis // *Brain Research Reviews.* 2007. Vol. 53. P. 63—88. doi: 10.1016/j.brainresrev.2006.06.003.
29. *Kugler J., Laub M.* «Puppet show» theta rhythm // *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 1971. Vol. 31. P. 532—533.

30. *Lega B.C., Jacobs J., Kahana M.* Human hippocampal theta oscillations and the formation of episodic memories // *Hippocampus*. 2012. Vol 22, № 4. P. 748—761. doi: 10.1002/hipo.20937.
31. *Maulsby R.L.* An illustration of emotionally evoked theta rhythm in infancy: hedonic hypersynchrony // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1971. Vol. 31, № 2. P. 157—165. doi: 10.1016/0013-4694(71)90186-6.
32. Neuronal Mechanisms and Attentional Modulation of Corticothalamic Alpha Oscillations / *Bollimunta A., [et al.]* // *The Journal of Neuroscience*. 2011. Vol. 31, № 13. P. 4935—4943; doi: 10.1523/JNEUROSCI.5580-10.2011.
33. *Nyhus E., Curran T.* Functional role of gamma and theta oscillations in episodic memory // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2010. Vol. 34, № 7. P. 1023—1035. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.12.014.
34. *Orekhova E.V., Stroganova T.A., Posikera I.N.* Alpha activity as an index of cortical inhibition during sustained internally controlled attention in infants // *Clin. Neurophysiol.* 2001. Vol. 112, № 5. P. 740—749. doi: 10.1016/S1388-2457(01)00502-8.
35. Report of IFCN Committee on Basic Mechanisms. Basic mechanisms of cerebral rhythmic activities / *Steriade M., [et al.]* // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1990. Vol. 76, № 6. P. 481—508. doi:10.1016/0013-4694(90)90001-Z.
36. Resting EEG theta activity predicts cognitive performance in attention-deficit hyperactivity disorder / *Hermens D.F., [et al.]* // *Pediatric Neurology*. 2005. Vol. 32, № 4. P. 248—256. doi: 10.1016/j.pediatrneurol.2004.11.009.
37. *Roux F., Uhlhaas P.J.* Working memory and neural oscillations: alpha-gamma versus theta-gamma codes for distinct WM information? // *Trends in Cognitive Neuroscience*. 2014. Vol. 18, № 1. P. 16—25. doi: 10.1016/j.tics.2013.10.010.
38. *Sherman S.M., Guillery R.W.* Functional connections of cortical areas: a new view from the thalamus. Cambridge: The MIT Press, 2013. 296 p.
39. Spontaneous EEG alpha oscillation interacts with positive and negative BOLD responses in the visual-auditory cortices and default-mode network / *Mayhew S.D., [et al.]* // *Neuroimage*. 2013. Vol. 76. P. 362—372. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.02.070.
40. *Staudigl T., Hanslmayr S.* Theta oscillations at encoding mediate the context-dependent nature of human episodic memory // *Current Biology*. 2013. Vol. 23, № 12. P. 1101—1106. doi: 10.1016/j.cub.2013.04.074.
41. *Stroganova T.A., Orekhova E.V.* EEG and infant states. // *Infant EEG and Event-Related Potentials*. M. de Haan (Ed.). New York: Psychology Press, 2013. P. 251—287.
42. *Stroganova T.A., Orekhova E.V., Posikera I.N.* Externally and internally controlled attention in infants: an EEG study // *Int. J. Psychophysiol.* 1998. Vol. 30, № 3. P. 339—351. doi: 10.1016/S0167-8760(98)00026-9.
43. Synaptic kainate receptors in CA1 interneurons gate the threshold of theta-frequency-induced long-term potentiation / *Clarke V.R.J., [et al.]* // *J Neurosci*. 2012 Vol. 32, № 50. P. 18215—26. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2327-12.2012.

44. The effects of feeding on the electroencephalogram in 3- and 6-month-old infants / Lehtonen J., [et al.] // *Psychophysiology*. 2002. Vol. 39. № 1. P. 73—79. doi: 10.1111/1469-8986.3910073.
45. Theta band power in the human scalp EEG and the encoding of new information / Klimesch W., [et al.] // *Neuroreport*. 1996. Vol. 7. № 7. P. 1235—1240.
46. Theta rhythms associated with sucking, crying, gazing and handling in infants / Futagi Y., [et al.] // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1998. Vol. 106, № 5. P. 392—399. doi: 10.1016/S0013-4694(98)00002-9.
47. *Van der Molen M.W.* Developmental changes in inhibitory processing: evidence from psychophysiological measures // *Biological Psychology*. 2000. Vol. 54. P. 207—239.
48. *Vinogradova O.S., Kitchigina V.F., Zenchenko C.I.* Pacemaker neurons of the forebrain medial septal area and theta rhythm of the hippocampus // *Membr. Cell. Biol.* 1998. Vol. 11, № 6. P. 715—725.
49. Where is the semantic system? A critical review and meta-analysis of 120 functional neuroimaging studies / Binder J.R., [et al.] // *Cereb. Cortex*. 2009. Vol. 19, № 12. P. 2767—2796. doi: 10.1093/cercor/bhp055.
50. Will and frontal theta activity / Kornhuber A.W., [et al.] // C.H.M. Brunia, A.W.K. Galliard, A. Kok (Eds.), *Psychophysiological brain research*. Tillburg: Tillburg University Press, 1990. Vol. 1. P. 53—58.

EEG rhythms and cognitive processes

S.I. Novikova,

candidate of psychological sciences, senior researcher, Centre for neurocognitive research (MEG-Center), Moscow State University of Psychology and Education, Moscow, Russia, zvita@list.ru.

The study of cognitive processes is regarded to be more effective if it combines a psychological approach with a neurophysiological one. This approach makes it possible to come closer to understanding of the basic mechanisms of different cognitive processes, to describe the patterns of forming these mechanisms in ontogenesis, to investigate the origin of cognitive impairments, and to develop intervention techniques. The promising way of investigating the mechanisms of cognitive functions is the electroencephalography (EEG). This is a non-invasive, safe, and relatively cheap method of research of the functional condition of the brain. The characteristics of EEG rhythms, recorded with different cognitive loads, reflect the processes of functional modulation of neural network activity of the cortex, which serves the neurophysiologic basis for attention, memory and other cognitive processes. The article provides an overview of works containing the analysis of the alpha and theta rhythms' dynamics in various states of wakefulness. It also introduces the substantiation of methodology of functional regulatory approach to the interpretation of behaviors of EEG rhythms.

Keywords: electroencephalography (EEG), Alpha- rhythm, Theta- rhythm, amplitude, memory, attention.

REFERENCES

1. Stroganova T.A., Posikera I.N. Funktsional'naya organizatsiya povedencheskikh sostoyanii bodrstvovaniya mladentsev (elektroentsefalograficheskoe issledovanie) [Functional organization of behavioral states of wakefulness babies (electroencephalographic study)]. *Mozg i povedenie mladentsa [Brain and behavior of the baby]*. O.S. Adrianova, ed. Moscow: Publ. In-ta psikhol. RAN, 1993, pp. 78—166. (In Russ.).
2. A method for the calculation of induced band power: implications for the significance of brain oscillations. Klimesch W., [et al.]. *Electroencephalogr Clin. Neurophysiol*, 1998. Vol. 108, no. 2, pp. 123—130. doi:10.1016/S0168-5597(97)00078-6.
3. Brain oscillations and human memory: EEG correlates in the upper alpha and theta band. Klimesch W., [et al.]. *Neurosci Lett*, 1997. Vol. 238, no. 1—2, pp. 9—12. doi:10.1016/S0304-3940(97)00771-4.
4. Burgess N., Maguire EA, O'Keefe J. The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron*, 2002. Vol. 35, no. 4, pp. 625—641. doi:10.1016/S0896-6273(02)00830-9.

5. Buzsáki G. Theta oscillations in the hippocampus. *Neuron*, 2002. Vol. 33, no. 3, pp. 325—340. doi:10.1016/S0896-6273(02)00586-X.
6. Buzsáki G., Moser E.I. Memory, navigation and theta rhythm in the hippocampal-entorhinal system. *Nature Neuroscience*, 2013. Vol. 16, pp.130—138. doi:10.1038/nn.3304.
7. Computational model of thalamo-cortical networks: dynamical control of alpha rhythms in relation to focal attention. Suffczynski P., [et al.]. *Int. J. Psychophysiol*, 2001. Vol. 43, no. 1. pp. 25—40. doi:10.1016/S0167-8760(01)00177-5.
8. Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillation. Sauseng P., [et al.]. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 2010. Vol. 34, pp. 1015—1022. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.12.006.
9. Distinct contributions of human hippocampal theta to spatial cognition and anxiety. Cornwell B.R., [et al.]. *Hippocampus*, 2012. Vol. 22, no. 9. pp. 1848—1859. doi: 10.1002/hipo.22019.
10. Distinct patterns of brain oscillations underlie two basic parameters of human maze learning. Caplan J.B., [et al.]. *J. Neurophysiol*, 2001. Vol. 86, no. 1, pp. 368—380.
11. Duvernoy H.M. The human hippocampus: functional anatomy, vascularization and serial section with MRI (3rd ed.). New York: Springer, 2005. 232 p.
12. Dynamic Brain Sources of Visual Evoked Responses. Makeig S., [et al.]. *Science*, 2002. Vol. 295, pp. 690—694. doi:10.1126/science.1066168.
13. EEG alpha and cortical inhibition in affective attention. Uusberg A., [et al.]. *International Journal of Psychophysiology*, 2013. Vol. 89, no. 1, pp. 26—36. doi:10.1016/j.ijpsycho.2013.04.020.
14. EEG theta rhythm in infants and preschool children. Orekhova E.V., [et al.]. *Clin. Neurophysiol*, 2006. Vol. 117, no. 5, pp. 1047—1062. doi:10.1016/j.clinph.2005.12.027.
15. Event-related desynchronization in the alpha band and the processing of semantic information. Klimesch W., [et al.]. *Cogn. Brain. Res.*, 1997. Vol. 6, no. 2, pp. 83—94. doi:10.1016/S0926-6410(97)00018-9.
16. Finding thalamic BOLD correlates to posterior alpha EEG. Liu Z., [et al.]. *Neuroimage*, 2012. Vol. 63, no. 3, pp. 1060—1069. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.08.025.
17. Frontal-midline theta from the perspective of hippocampal "theta". Mitchell D.J., [et al.]. , 2008. Vol. 86, no. 3, pp. 156—85. doi: 10.1016/j.pneurobio.2008.09.005.
18. Guillery R.W., Harting J.K. Structure and connections of the thalamic reticular nucleus: Advancing views over half a century. *J. Comp. Neurol.*, 2003. Vol. 463, no. 4, pp. 360—371. doi: 10.1002/cne.10738.
19. Handel B.F., Haarmeier T., Jensen O. Alpha oscillations correlate with the successful inhibition of unattended stimuli. *J. Cogn. Neurosci*, 2011. Vol. 23, no. 9, pp. 2494—2502. doi:10.1162/jocn.2010.21557.
20. Hasselmo M.E., Stern C.E. Theta rhythm and the encoding and retrieval of space and time. *Neuroimage*, 2014. Vol. 85, pp. 656—666. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.06.022.
21. Hindriks R., van Putten M.J.A.M. Thalamo-cortical mechanisms underlying changes in amplitude and frequency of human alpha oscillations. *Neuroimage*, 2013. Vol. 70, pp. 150—163. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.12.018.

22. Hsieh L.-T., Ranganath C. Frontal midline theta oscillations during working memory maintenance and episodic encoding and retrieval. *Neuroimage*, 2014. Vol. 85, pp. 721—729. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.08.003.
23. Intrinsic connectivity networks, alpha oscillations, and tonic alertness: a simultaneous electroencephalography/functional magnetic resonance imaging study. Sadaghiani S., [et al.]. *J. Neurosci*, 2010. Vol. 30, pp 10243—10250. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1004-10.2010.
24. Jensen O., Mazaheri A. Shaping functional architecture by oscillatory alpha activity: gating by inhibition. *Front. Hum. Neurosci*, 2010. Vol. 4, pp. 186. doi: 10.3389/fnhum.2010.00186.
25. Kahana M.J., Seelig D., Madsen J.R. Theta returns. *Curr. Opin. in Neurobiol*, 2001. Vol. 11, no. 6, pp. 739—744. doi: 10.1016/S0959-4388(01)00278-1.
26. Kandel E.R. Cellular Mechanisms of Learning and the Biological Basis of Individuality. In: E.R. Kandel, J.H. Schwartz, and T.M. Jessell (Eds.). *Principles of Neural Science*, 4th Ed. McGraw-Hill Companies, Inc. 2000. pp. 1247—1279.
27. Klimesch W. Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information. *Trends in cognitive sciences*, 2012. Vol. 16, no. 12, pp. 606—617. doi: 10.1016/j.tics.2012.10.007.
28. Klimesch W., Sauseng P., Hanslmayr S. EEG alpha oscillations: The inhibition/timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, 2007. Vol. 53, pp. 63—88. doi: 10.1016/j.brainres-rev.2006.06.003.
29. Kugler J., Laub M. "Puppet show" theta rhythm. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol*, 1971. Vol. 31, pp. 532—533.
30. Lega B.C., Jacobs J., Kahana M. Human hippocampal theta oscillations and the formation of episodic memories. *Hippocampus*, 2012. Vol 22, issue 4, pp. 748—761. doi: 10.1002/hipo.20937.
31. Mulsby R.L. An illustration of emotionally evoked theta rhythm in infancy: hedonic hypersynchrony. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol*, 1971. Vol. 31, no. 2, pp. 157—165. doi: 10.1016/0013-4694(71)90186-6.
32. Neuronal Mechanisms and Attentional Modulation of Corticothalamic Alpha Oscillations. Bollimunta A., [et al.]. *The Journal of Neuroscience*, 2011. Vol. 31, no. 13, pp. 4935—4943; doi:10.1523/JNEUROSCI.5580-10.2011.
33. Nyhus E., Curran T. Functional role of gamma and theta oscillations in episodic memory, *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 2010. Vol. 34, no. 7, pp. 1023—1035. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.12.014.
34. Orekhova E.V., Stroganova T.A., Posikera I.N. Alpha activity as an index of cortical inhibition during sustained internally controlled attention in infants, *Clin. Neurophysiol*, 2001. Vol. 112, no. 5, pp. 740—749. doi:10.1016/S1388-2457(01)00502-8.
35. Report of IFCN Committee on Basic Mechanisms. Basic mechanisms of cerebral rhythmic activities. Steriade M., [et al.]. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol*, 1990. Vol. 76, no. 6, pp. 481—508. doi:10.1016/0013-4694(90)90001-Z.

36. Resting EEG theta activity predicts cognitive performance in attention-deficit hyperactivity disorder. Hermens D.F., [et al.]. *Pediatric. Neurology*, 2005. Vol. 32, no. 4, pp. 248—256. doi:10.1016/j.pediatrneurol.2004.11.009.
37. Roux F., Uhlhaas P.J. Working memory and neural oscillations: alpha-gamma versus theta-gamma codes for distinct WM information? *Trends in Cognitive Neuroscience*, 2014. Vol. 18, no. 1, pp. 16—25. doi: 10.1016/j.tics.2013.10.010.
38. Sherman S.M., Guillery R.W. Functional connections of cortical areas: a new view from the thalamus. Cambridge: The MIT Press. 2013. 296 p.
39. Spontaneous EEG alpha oscillation interacts with positive and negative BOLD responses in the visual-auditory cortices and default-mode network. Mayhew S.D., [et al.]. *Neuroimage*, 2013. Vol. 76, pp. 362—372. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.02.070.
40. Staudigl T., Hanslmayr S. Theta oscillations at encoding mediate the context-dependent nature of human episodic memory. *Current Biology*, 2013. Vol. 23, no. 12, pp. 1101—1106. doi: 10.1016/j.cub.2013.04.074.
41. Stroganova T.A., Orekhova E.V. EEG and infant states. In: M. de Haan (Ed.), *Infant EEG and Event-Related Potentials*. New York: Psychology Press, 2013. pp. 251—287.
42. Stroganova T.A., Orekhova E.V., Posikera I.N. Externally and internally controlled attention in infants: an EEG study. *Int. J. Psychophysiol*, 1998. Vol. 30, no. 3, pp. 339—351. doi: 10.1016/S0167-8760(98)00026-9.
43. Synaptic kainate receptors in CA1 interneurons gate the threshold of theta-frequency-induced long-term potentiation. Clarke V.R.J., [et al.]. *J. Neurosci*, 2012 Vol. 32, no. 50, pp. 18215—26. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2327-12.2012.
44. The effects of feeding on the electroencephalogram in 3- and 6-month-old infants. Lehtonen J., [et al.]. *Psychophysiology*, 2002. Vol. 39, no. 1, pp. 73—79. doi: 10.1111/1469-8986.3910073.
45. Theta band power in the human scalp EEG and the encoding of new information. Klimesch W., [et al.]. *Neuroreport*, 1996. Vol. 7, no. 7, pp. 1235—1240.
46. Theta rhythms associated with sucking, crying, gazing and handling in infants. Futagi Y., [et al.]. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol*, 1998. Vol. 106, no. 5, pp 392—399. doi: 10.1016/S0013-4694(98)00002-9.
47. Van der Molen M.W. Developmental changes in inhibitory processing: evidence from psychophysiological measures. *Biological. Psychology*, 2000. Vol. 54, pp. 207—239.
48. Vinogradova O.S., Kitchigina V.F., Zenchenko C.I. Pacemaker neurons of the forebrain medial septal area and theta rhythm of the hippocampus. *Membr. Cell. Biol.*, 1998. Vol. 11, no. 6, pp. 715—725.
49. Where is the semantic system? A critical review and meta-analysis of 120 functional neuroimaging studies. Binder J.R., [et al.]. *Cereb. Cortex*, 2009. Vol. 19, no. 12, pp. 2767—2796. doi: 10.1093/cercor/bhp055.
50. Will and frontal theta activity. Kornhuber A.W., [et al.]. In: C.H.M. Brunia, A.W.K. Galliard, A. Kok (Eds.), *Psychophysiological brain research*. Tillburg: Tillburg University Press. 1990. Vol. 1, pp. 53—58.