

학습과 기억의 뇌파

인제대학교 일산백병원 임상감정인지기능연구소,¹ 정신건강의학과²
전 현 진¹ · 이 승 환^{1,2}

Electroencephalography of Learning and Memory

Hyeonjin Jeon,¹ Seung-Hwan Lee, MD^{1,2}

¹Clinical Emotion and Cognition Research Laboratory, ²Department of Psychiatry, Inje University, Ilsan Paik Hospital, Goyang, Korea

This review will summarize EEG studies of learning and memory based on frequency bands including theta waves (4–7 Hz), gamma waves (> 30 Hz) and alpha waves (7–12 Hz). Authors searched and reviewed EEG papers especially focusing on learning and memory from PubMed. Theta waves are associated with acquisition of new information from stimuli. Gamma waves are connected with comparing and binding old information in preexisting memory and new information from stimuli. Alpha waves are linked with attention. Eventually it mediates the learning and memory process. Although EEG studies of learning and memory still have controversial issues, the future EEG studies will facilitate clinical benefits by virtue of more developed and encouraging prospects.

Key Words EEG · Learning · Memory.

Received: May 9, 2016 / **Revised:** June 23, 2016 / **Accepted:** July 4, 2016

Address for correspondence: Seung-Hwan Lee, MD

Department of Psychiatry, Inje University, Ilsan Paik Hospital, 170 Juhwa-ro, Ilsanseo-gu, Goyang 10380, Korea

Tel: +82-31-910-7260, **Fax:** +82-31-910-7268, **E-mail:** lshpss@paik.ac.kr

서 론

뇌에서 발생하는 신호의 진동(oscillations)은 멀리 떨어져 있는 뇌 영역 사이의 연결과 소통을 가능케 한다.¹⁾ 1924년 Hans Berger가 최초로 인간 뇌파를 기록한 이후, 심리생리학적 연구들은 뇌파를 심리 현상과 행동의 신경상관물(neural correlate)로서 바라볼 수 있게 해주었다. 뇌신경과학에서 다루는 고전적인 주제인 학습과 기억 또한 뇌파 기록 및 분석 방법의 발전에 힘입어 지속적으로 연구되어 왔다.

초기 연구는 알파파(7~12 Hz)와 베타파(12~30 Hz)를 중심으로 한 학습과 기억에 관여하는 주의(attention)와 각성(awakeness)에 관한 뇌파 연구에 집중되었다. 또한 깊은 수면 중에 나타나는 느린 주기와 큰 진폭을 가지는 델타파(0.1~4 Hz)와 수면 중 기억 공고화(consolidation)의 관련성에 대한 연구가 이루어졌다. 세타파(4~7 Hz)는 행동주의 학파의 동물 조건화(conditioning) 실험을 통해 공간기억과 작업기억에 관련이 있는 것으로 알려졌다. 특히, 베타파와 감마파(> 30 Hz)

와 같은 고주파수 대역 진동에 초점을 맞춘 뇌파 연구들은 최근 10여 년간 활발하게 이루어졌으며, 이 고주파 활동이 중추 신경계의 정보 처리, 특히, 지각, 운동 통제, 감각-운동 통합, 주의, 억제, 기억 등 다양한 인지기능, 특히 고차원적 인지 에 관련되어 있음을 보여주었다.²⁻⁷⁾

본 종설은 학습과 기억 처리과정의 신경상관물로서의 뇌파에 대한 것으로, 주파수 대역에 따라 구분된 정량뇌파 연구들을 개략적으로 소개할 것이다.

학습과 기억의 신경상관물로서의 뇌파

학습과 기억의 기저에 위치한 세타파

세타파(설치류에서는 주로 4~12 Hz, 인간에서는 4~7 Hz)의 뇌파는 Jung과 Kornmüller⁸⁾가 토끼에서 최초로 발견했으나 당시 연구자들은 세타파의 의미를 파악할 수 없었다. 1972년 Landfield 등⁹⁾이 쥐가 전기충격을 기억하는 정도와 세타파의 양이 상관을 보인다는 것을 보고한 이후, 세타파가

기억에 관여하고 있다는 주장이 힘을 얻었다. 동물 연구를 통해 세타파의 근원 영역이 내측 중격(medial septum, MS) 임이 밝혀졌으며,¹⁰⁾ 인간에게서는 상동물(homologue)은 중격핵(septal nucleus)이다. 뿐만 아니라 해마 수평 개재뉴런(horizontal interneuron)에 의해 해마에서 내재적으로 세타파를 생성할 수 있음이 밝혀졌다.¹¹⁾¹²⁾

해마와 인접 뇌 영역들은 세타파를 이용해 정보를 포장(packaging)하여 전달하는 것으로 알려져 있다.¹³⁾ 다수의 연구는 세타파가 설치류의 연합 학습, 공간 기억과 후각 기억의 부호화(encoding) 및 인출(retrieval), 인간의 시각적 작업기억, 서술 기억(declarative memory)의 부호화 및 인출에 중요하다는 것을 보여주었다.¹⁴⁻²⁴⁾ 연합 학습이란 본래 독립적이던 사건들 사이의 연관성을 학습하는 것을 말한다. 아무런 의미를 갖지 못하는 중성자극(neutral stimulus, NS)이 무조건적인 특정 반응(unconditioned response, UCR)을 이끌어내는 무조건자극(unconditioned stimulus, UCS)과 짝지어짐에 따라 이 중성자극이 조건자극(conditioned stimulus, CS)으로 작용하게 되어 조건반응(conditioned response, CR)을 이끌어 내도록 하는 Pavlov의 고전적 조건화(classical conditioning), 유기체가 행동(behavior)을 하며 그 결과로 얻을 수 있는 자극인 강화인(reinforcer)을 통해서 행동-강화인의 관계를 짝짓게 되는 조작적 조건화(operant conditioning)가 연합 학습에 해당한다. 해마의 세타파가 연합 학습, 기억의 부호화와 인출과 관련이 있다는 것은, 학습과 기억에 있어 세타파가 중요한 신경상관물임을 시사한다.

또한 세타파는 설치류가 움직이는(movement) 동안 발생하는데,²⁵⁾ 특히 수동적인 활동을 할 때보다 능동적인 활동을 하는 동안 높은 진폭을 나타낸다.²⁶⁾ 설치류 세타파 주파수는 쥐가 수염으로 더듬는 빈도,²⁷⁾ 코를 쿵쿵대는 빈도¹⁶⁾와 일치한다. 그러나 쥐가 목표 없이 공중에 수염을 더듬을 때는 세타파와 수염 더듬기 사이의 상관관계를 관찰되지 않았다.²⁸⁾ 또한 세타파의 주파수는 인간의 단속적 안구 운동(saccadic eye movement)의 빈도와 일치한다는 보고가 있다.²⁹⁾ 즉, 세타파는 능동적 자극 수집 과정과 관련이 있으며,³⁰⁾ 공간상에서의 학습과 작업기억의 기초를 이룬다고 볼 수 있다.

그리고 세타파는 렘수면으로 알려진 고속 안구 운동(rapid eye movement, REM) 수면 중에 발생하는 것으로 알려져 있다.²⁵⁾³¹⁾ 세타파가 렘수면 중의 기억 공고화에 중요한 역할을 할 수 있다는 주장이 있으나,³²⁾³³⁾ 논쟁의 여지가 있으며 결론을 내리기에는 보다 많은 연구가 필요하다.³⁴⁾

정보의 결합과 감마파

전통적인 정의로는 베타 대역(12~30 Hz) 이상의 주파수, 즉

30 Hz 이상을 감마 대역이라고 한다.³⁵⁻³⁸⁾ 동물 연구를 통해 감마 대역 활동이 시지각과정 동안 나타나는 것이 밝혀졌고,³⁹⁻⁴²⁾ 인간 뇌파 연구에서 청각,⁴³⁻⁴⁷⁾ 시각⁴⁸⁻⁵⁵⁾과 체감각 자극⁵⁶⁾⁵⁷⁾에 대한 응답으로서 감마파가 관찰되었다. 이는 감마파가 단순한 감각 신호 처리과정에 맞물려 나타나는 것이 아니라, 자극의 감각적 특징들을 결합하여 하나의 대상으로 통합적으로 지각할 수 있게 해주는, 이른바 “결합 문제(binding problem)”에 관련되어 있음을 보여준다. 뿐만 아니라 감마파는 자발적인 움직임,⁵⁸⁻⁶⁰⁾ 주의,⁶¹⁻⁶⁴⁾ 작업 기억,⁶⁵⁻⁶⁸⁾ 기억의 회상³⁶⁾에 의해 유도되었다. 이러한 실험적 발견 이후 감마파는 보다 고차원적인 인지활동에 수반되는 신경상관물로 간주되어 왔다. 측두엽 감마파는 사람들이 직감적으로 문제해결을 할 때 해답을 “아하!” 하고 깨닫는 순간 짧은 폭발(burst) 형태로 관찰되는데,⁶⁹⁾ 이는 단순히 지각된 자극의 속성들끼리만 결합했을 때 감마파가 관찰되는 것이 아니라, 이미 기억하고 있는 사전지식과의 비교를 통해 통합적 경험을 했을 때 감마파가 관찰되는 것임을 시사한다.

최근에는 감마파를 활용한 뉴로피드백이 등장하였다. 인센티브 훈련 과정에서, 무작위 강화 또는 전혀 강화가 없는 조건에 비해 강화물을 사용한 조건에서 두정(parietal) 전극의 40 Hz 부근의 감파 활동이 증가했고 좌반구 전두(frontal) 전극의 20~30 Hz(연구자들은 베타파가 아니라 저감파로 정의했다) 활동이 증가했다.⁷⁰⁾ 이는 감파 활동과 관련된 조작적 조건화의 사례가 될 수 있다. 이를 근거로 연구자들은 감파 활동 또한 학습과 기억 과정에 동반되는 신경상관물일 수 있음을 제안했다. 또 다른 감파파 조건화 연구에서, Oz에서 기록된 36~44 Hz 대역의 감파 파워를 높이는 8일간의 훈련 중 세션이 지날수록 감파 파워는 점진적으로 증가했다. 훈련 후에, 시각적 특징(feature)을 결합하는 과제의 수행은 향상되었다.³⁵⁾ 더불어, 감파 파워 변화와 지능 사이에서 양의 상관관계가 발견되었다. 현재, 인간에게서 “감파 결합 가설”의 실험적 검증은 현저하게 부족하다. 이러한 사실에도 불구하고, 지금까지의 연구는, 감마파는 새로이 지각된 자극의 특징들을 결합하는 처리과정과 관련이 있을 뿐만 아니라, 기존 기억 내용을 인출하여 새로이 지각된 자극과 비교하는 기능, 자극과 그에 따른 반응 그리고 결과를 종합할 수 있는 연합 학습(associative learning) 능력과도 깊은 관련성을 보여주고 있다.

흥미롭게도, 감파 진동은 세타파 진동과 동시에 발생(co-occur)하고,⁷¹⁾⁷²⁾ 세타 위상 선행(theta phase precession)과 같은 신경 활동이나 순차 회상(sequence retrieval)과 같은 기억 기능에 있어서 중요한 역할을 할 수 있다.⁷³⁾⁷⁴⁾ 세타 위상 선행이란 해마 세타 활동과 CA1 영역 피라미드 세포 스파이크 활동의 상호작용으로, 쥐가 어떤 장소 세포(place cell)의 공간장

(place filed)을 통과할 때 그보다 앞서 해마 CA1 영역의 스파이크 활동이 나타나는 현상이다.⁷⁵⁾ 해마 CA1 영역은 해마 세부 조직 중 하나로 셰퍼 콜라지(Schaffer collaterals) 등 여러 신경 경로가 통과하는 영역으로, 단기 기억을 장기 기억으로 전환하는 것과 같이 학습과 기억에 크게 기여한다. 따라서 감마파는 해마 세타파나 스파이크와 함께 협조하여 학습과 기억에 관여하고 있음을 알 수 있다. 쥐가 미로 결정 지점에서 일시 정지해서 다가올 위치의 순서를 장소 세포(place cell)가 표상할 때 강력한 감마파가 발생하고,⁷⁶⁾ 느린 감마 리듬은 양 반구 해마의 세타-감마 동기화(synchronizaion)를 통해 기억에 대한 재활성화(replay 또는 reactivation)를 촉진한다.⁷⁷⁾ 이러한 주파수 간 상호작용(cross-frequency interaction)의 발견은 서로 다른 주파수 대역의 뇌파 활동이 학습과 기억에 공동으로 관여하고 있음을 보여준다.

주의와 정보처리 속도에 의해 매개되는 알파파

알파파는 7~12 Hz의 느리고 큰 진폭을 갖는 진동 신호이다. 알파파를 다룬 초기 신경생리학적 연구들은 자발적(spontaneous) 알파파에 대한 연구였다. 시각 자극 제시 후에 후두(occipital) 전극에서 알파파가 일시적으로 차단(block)되었다가 다시 등장하는 현상과, “적절한 방해의 결과(result of appropriate disturbance)”로서 알파파가 수면의 초기 단계와 마지막 단계에서 등장하는 현상이 보고되었다.⁷⁸⁻⁸⁰⁾ 알파파는 눈을 감고 있거나 안정된 상태에서 쉽게 관찰되었기 때문에 주로 뉴로피드백에 활용되어 왔다. 뉴로피드백은 피검자의 신경생리학적 신호를 측정해 피검자에게 실시간으로 제공함으로써 그가 스스로 신경계를 통제할 수 있도록 훈련하는 기법이다. 기존에는 알파파 뉴로피드백이 조건화 학습에 의한 것으로 이해되었다. 그러나 몇몇 연구들은 그러한 해석에 동의하지 않았다. 예를 들어, 희미한 주변 조명 조건에서 이루어진 알파파 뉴로피드백 훈련은 참가자의 알파파 지속시간을 더욱 길게 했으나, 완전히 조명을 차단한 조건에서는 그렇지 않았다.⁸¹⁾ 즉, 희미한 빛의 알파 억제 효과가 훈련을 통해 극복된 것임을 암시한다. 어둠 속에서는 이미 알파 활동이 높아져 있기 때문에 알파 활동의 추가적 증진이 불가능하고 빛에 의한 알파 억제 또한 나타나지 않은 것으로 해석된다. 알파파를 억제하는 빛에 대한 주의를 낮춤으로써 달성될 수 있는, 빛이 존재하는 상황에서의 알파 증진 가능성은, 알파파의 진정한 조건화가 존재하는지 여부에 대한 의문을 품게 했다.⁸²⁾ 알파파의 강화가 알파 수반성 시각 피드백이 주어진 참가자와 알파 비수반성 피드백을 받은 참가자 모두에게서 일어났다는 연구 역시 알파파에 대해 조작적 조건화가 가능하다는 주장에 의문을 제기했다.⁸³⁾ 알파파는 주의와 밀접하

게 관련되어 있다는 것이 지속적으로 보고되었기 때문에,⁸⁴⁻⁸⁷⁾ 알파 조건화는 주의의 조건화와 분리될 수 없다. 이러한 뇌파 연구 결과들은 학습과 기억이 단순한 정보처리과정이라 아니라 주의와 같은 하위 인지기제에 의존적임을 시사한다.

흥미로운 것은, 여러 인지 과제에서 더 빠른 반응시간을 기록한 참가자들의 알파 주파수가 반응시간이 느린 참가자들에 비해 더 높다는 보고이다.²⁰⁾ 이 결과는 기억 과제 수행을 더 잘한 참가자들의 알파파 주파수가 기억 과제 수행을 못한 참가자들의 알파 주파수보다 약 1 Hz 높다는 다른 실험 결과와도 일맥상통한다.⁸⁸⁻⁹³⁾ Klimesch⁹⁴⁾는 두 집단에게서 기억으로부터 정보를 불러내는 속도가 다르기 때문에 반응 속도 차이와 알파 주파수 차이가 나는 것으로 해석했다. 따라서 알파파는 주의와 정보처리 속도에 종속적이지만, 학습과 기억 상황과도 깊이 연관되는 신경상관물이라고 할 수 있다.

결론 : 학습과 기억 연구의 미래

세타파의 경우에는 동물 연구로부터 강력한 행동적 증거와 함께 외부 자극으로부터의 정보 획득을 통한 공간 기억 및 작업 기억에 대한 기여를 확인할 수 있다. 감마파의 경우, 고차 인지기능의 신경상관물로 알려져 있으며, 특히 지각된 자극과 기존의 기억 내용을 무의식적이고 직관적으로 비교하는 기능과 관련이 있다. 알파파는 이완 상태에서 증가하고 각성 상태에서 감소하는 특징이 있는데, 여기에는 주의가 핵심적인 역할을 한다. 주의를 조절함으로써 알파파 그 자체를 조절하는 법을 학습하는 뉴로피드백은 알파파가 주의의 신경상관물이자 동시에 학습과 기억에 강하게 영향을 주고 있음을 나타낸다. 또한 알파파의 속도 그 자체는 기억의 인출과 반응속도에 영향을 미치는 것으로 알려져 있다. 이를 요약하면 Table 1과 같다.

뇌파의 발견 이래로 학습과 기억뿐만 아니라 여러 뇌신경학적 개념의 뇌파 신경상관물에 대한 지식이 축적되어 왔다. 하드웨어가 발전하여 다채널 고밀도 뇌파를 기록할 수 있게 되며 디지털 신호처리 기법을 활용한 다양한 분석법이 고안됨에 따라 우리는 뇌의 전기적 활동에 대해 보다 많이 알 수 있게 되었다. 그럼에도 불구하고 여전히 논쟁적인 주제가 남아 있다. 최근, Heib 등⁹⁵⁾은 수면 중 기억 공고화 과정에서 잃어버린 고리(missing link)에 해당했던 수면 직전 세타 활동의 중요성을 수면 단어 회상(recall)이 유발하는 세타 활동의 증가를 통해 확인했다. 그러나, 수면 중이거나 깨어 있을 때 일어나는 기억 공고화와 관련이 있는 뇌파의 연구와 더불어 공고화된 기억을 인출한 뒤의 재공고화(reconsolidation)에 대한 뇌파 연구, 기억의 소거(extinction)와 망각(forgetting)

Table 1. Functions and roles of each EEG frequency band in learning and memory described in the present review

EEG	Frequency band	Functions and roles
Theta wave	4–7 Hz	Information acquisition from external stimuli, memory encoding and retrieval, spatial memory, working memory
Alpha wave	7–12 Hz	Attention (mediating learning and memory), retrieval of pre-existing memory contents
Gamma wave	> 30 Hz	Binding features of perceived external stimuli, comparison between newly acquired information and existing memory

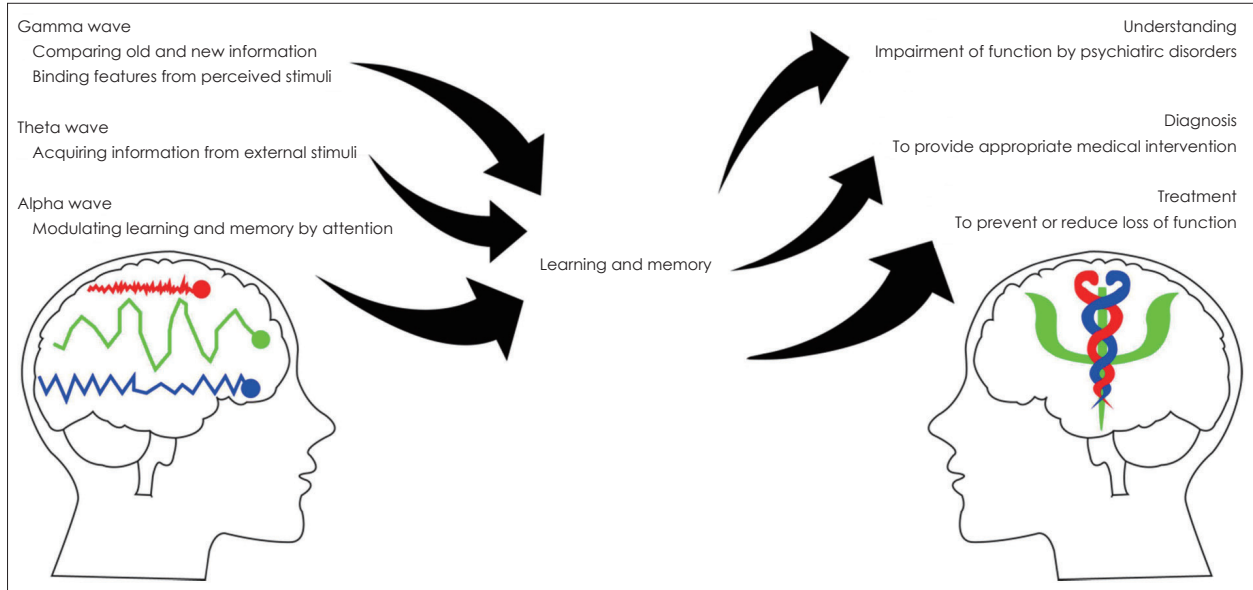


Fig. 1. EEG studies on learning and memory can be adapted to neuropsychiatric illness.

에 대한 뇌파 연구, 멀리 떨어져 있는 영역 간의 신호 전달과 기억의 관련성에 대한 연구, 감각기억(sensory memory)-작업기억(working memory)-장기기억(long-term memory)을 가로지르는 기억 부호화 과정의 뇌파 연구 등은 앞으로 추가적인 조사가 필요한 주제이다. 특히, 고령화 사회로의 전환과 함께, 노화에 따른 기억 감퇴 연구의 필요성은 시급한 편이다. Lithfous 등⁹⁶⁾은 3D 미로를 부호화하는 공간 기억 과제에서 노년군이 젊은 성인군에 비해 더 낮은 좌반구 전두 영역 세타 활동을 나타내었다는 것을 보여주었으며, 이는 뇌파 연구용 패러다임이 임상적 개입의 시점과 정도를 파악하는 데에 크게 기여할 수 있음을 시사한다.

또한, 학습과 기억의 임상 뇌파 연구는 지속적으로 알츠하이머병, 주의력결핍 과잉행동장애, 학습장애, 실어증, 난독증, 조현병, 양극성 장애, 정서 장애 등 다양한 질환에 동반되는 기억 손상과 학습 결손을 다룰 것이다. Başar⁹⁷⁾가 개괄한 것과 같이, 특정 정신질환에 대해 관련된 신경전달물질(neurotransmitter)의 수준을 조절하는 약물을 처치함으로써 상황을 개선하고 이와 관련된 뇌파 상의 변화를 확인하는 것은 인지과정에 대한 우리의 지식을 확장할 것이다. 요약하자면, 학습과 기억의 뇌파 연구의 임상적 활용은 질환 그 자체

를 이해하는 데 도움을 줄 뿐만 아니라 진단 및 치료와 같은 실용적인 가치 역시 클 것으로 기대된다(Fig. 1).

중심 단어: 뇌파 · 학습 · 기억.

Acknowledgments

This work was supported by a grant from the Korea Science and Engineering Foundation (KOSEF), funded by the Korean government (NRF-2015R1A2A2A01003564).

Conflicts of interest

The authors have no financial conflicts of interest.

REFERENCES

- 1) Buzsáki G, Draguhn A. Neuronal oscillations in cortical networks. *Science* 2004;304:1926-1929.
- 2) Jensen O, Kaiser J, Lachaux JP. Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory. *Trends Neurosci* 2007; 30:317-324.
- 3) Llinás R, Urbano FJ, Leznik E, Ramírez RR, van Marle HJ. Rhythmic and dysrhythmic thalamocortical dynamics: GABA systems and the edge effect. *Trends Neurosci* 2005;28:325-333.
- 4) Ribary U. Dynamics of thalamo-cortical network oscillations and human perception. *Prog Brain Res* 2005;150:127-142.
- 5) Schnitzler A, Gross J. Normal and pathological oscillatory communication in the brain. *Nat Rev Neurosci* 2005;6:285-296.
- 6) Uhlhaas PJ, Singer W. Neural synchrony in brain disorders: relevance

- for cognitive dysfunctions and pathophysiology. *Neuron* 2006;52:155-168.
- 7) **Wang XJ.** Neurophysiological and computational principles of cortical rhythms in cognition. *Physiol Rev* 2010;90:1195-1268.
 - 8) **Jung R, Kornmüller AE.** Eine methodik der ableitung iokalasierter potentialschwankungen aus subcorticalen hirngebieten. *Eur Arch Psychiatry Clin Neurosci* 1938;109:1-30.
 - 9) **Landfield PW, McGaugh JL, Tusa RJ.** Theta rhythm: a temporal correlate of memory storage processes in the rat. *Science* 1972;175:87-89.
 - 10) **Vertes RP, Kocsis B.** Brainstem-diencephalo-septohippocampal systems controlling the theta rhythm of the hippocampus. *Neuroscience* 1997;81:893-926.
 - 11) **Maccaferri G.** Stratum oriens horizontal interneurone diversity and hippocampal network dynamics. *J Physiol* 2005;562(Pt 1):73-80.
 - 12) **Goutagny R, Jackson J, Williams S.** Self-generated theta oscillations in the hippocampus. *Nat Neurosci* 2009;12:1491-1493.
 - 13) **Kepecs A, Uchida N, Mainen ZF.** The sniff as a unit of olfactory processing. *Chem Senses* 2006;31:167-179.
 - 14) **Berry SD, Thompson RF.** Prediction of learning rate from the hippocampal electroencephalogram. *Science* 1978;200:1298-1300.
 - 15) **Winson J.** Loss of hippocampal theta rhythm results in spatial memory deficit in the rat. *Science* 1978;201:160-163.
 - 16) **Macrides F, Eichenbaum HB, Forbes WB.** Temporal relationship between sniffing and the limbic theta rhythm during odor discrimination reversal learning. *J Neurosci* 1982;2:1705-1717.
 - 17) **Mitchell SJ, Rawlins JN, Steward O, Olton DS.** Medial septal area lesions disrupt theta rhythm and cholinergic staining in medial entorhinal cortex and produce impaired radial arm maze behavior in rats. *J Neurosci* 1982;2:292-302.
 - 18) **Mizumori SJ, Perez GM, Alvarado MC, Barnes CA, McNaughton BL.** Reversible inactivation of the medial septum differentially affects two forms of learning in rats. *Brain Res* 1990;528:12-20.
 - 19) **M'Harzi M, Jarrard LE.** Effects of medial and lateral septal lesions on acquisition of a place and cue radial maze task. *Behav Brain Res* 1992;49:159-165.
 - 20) **Klimesch W, Doppelmayr M, Russegger H, Pachinger T.** Theta band power in the human scalp EEG and the encoding of new information. *Neuroreport* 1996;7:1235-1240.
 - 21) **Osipova D, Takashima A, Oostenveld R, Fernández G, Maris E, Jensen O.** Theta and gamma oscillations predict encoding and retrieval of declarative memory. *J Neurosci* 2006;26:7523-7531.
 - 22) **Robbe D, Buzsáki G.** Alteration of theta timescale dynamics of hippocampal place cells by a cannabinoid is associated with memory impairment. *J Neurosci* 2009;29:12597-12605.
 - 23) **Rutishauser U, Ross IB, Mamelak AN, Schuman EM.** Human memory strength is predicted by theta-frequency phase-locking of single neurons. *Nature* 2010;464:903-907.
 - 24) **Liebe S, Hoerzer GM, Logothetis NK, Rainer G.** Theta coupling between V4 and prefrontal cortex predicts visual short-term memory performance. *Nat Neurosci* 2012;15:456-462, S1-S2.
 - 25) **Vanderwolf CH.** Hippocampal electrical activity and voluntary movement in the rat. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1969;26:407-418.
 - 26) **Terrazas A, Krause M, Lipa P, Gothard KM, Barnes CA, McNaughton BL.** Self-motion and the hippocampal spatial metric. *J Neurosci* 2005;25:8085-8096.
 - 27) **Berg RW, Kleinfeld D.** Rhythmic whisking by rat: retraction as well as protraction of the vibrissae is under active muscular control. *J Neurophysiol* 2003;89:104-117.
 - 28) **Berg RW, Whitmer D, Kleinfeld D.** Exploratory whisking by rat is not phase locked to the hippocampal theta rhythm. *J Neurosci* 2006;26:6518-6522.
 - 29) **Otero-Millan J, Troncoso XG, Macknik SL, Serrano-Pedraza I, Martinez-Conde S.** Saccades and microsaccades during visual fixation, exploration, and search: foundations for a common saccadic generator. *J Vis* 2008;8:21.1-18.
 - 30) **Colgin LL.** Mechanisms and functions of theta rhythms. *Annu Rev Neurosci* 2013;36:295-312.
 - 31) **Winson J.** Patterns of hippocampal theta rhythm in the freely moving rat. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1974;36:291-301.
 - 32) **Louie K, Wilson MA.** Temporally structured replay of awake hippocampal ensemble activity during rapid eye movement sleep. *Neuron* 2001;29:145-156.
 - 33) **Montgomery SM, Sirota A, Buzsáki G.** Theta and gamma coordination of hippocampal networks during waking and rapid eye movement sleep. *J Neurosci* 2008;28:6731-6741.
 - 34) **Vertes RP.** Memory consolidation in sleep; dream or reality. *Neuron* 2004;44:135-148.
 - 35) **Keizer AW, Verschoor M, Verment RS, Hommel B.** The effect of gamma enhancing neurofeedback on the control of feature bindings and intelligence measures. *Int J Psychophysiol* 2010;75:25-32.
 - 36) **Herrmann CS, Munk MH, Engel AK.** Cognitive functions of gamma-band activity: memory match and utilization. *Trends Cogn Sci* 2004;8:347-355.
 - 37) **Keil A, Müller MM, Ray WJ, Gruber T, Elbert T.** Human gamma band activity and perception of a gestalt. *J Neurosci* 1999;19:7152-7161.
 - 38) **Engelhard B, Ozeri N, Israel Z, Bergman H, Vaadia E.** Inducing γ oscillations and precise spike synchrony by operant conditioning via brain-machine interface. *Neuron* 2013;77:361-375.
 - 39) **Singer W, Gray CM.** Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annu Rev Neurosci* 1995;18:555-586.
 - 40) **Rodriguez R, Kallenbach U, Singer W, Munk MH.** Short- and long-term effects of cholinergic modulation on gamma oscillations and response synchronization in the visual cortex. *J Neurosci* 2004;24:10369-10378.
 - 41) **von Stein A, Chiang C, König P.** Top-down processing mediated by interareal synchronization. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2000;97:14748-14753.
 - 42) **Spaak E, Bonnefond M, Maier A, Leopold DA, Jensen O.** Layer-specific entrainment of γ -band neural activity by the α rhythm in monkey visual cortex. *Curr Biol* 2012;22:2313-2318.
 - 43) **Galambos R, Makeig S, Talmachoff PJ.** A 40-Hz auditory potential recorded from the human scalp. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1981;78:2643-2647.
 - 44) **Başar E.** EEG-dynamics and evoked potentials in sensory and cognitive processing by the brain. In: Başar E, editor. *Dynamics of sensory and cognitive processing by the brain*. New York: Springer;1988. p.30-55.
 - 45) **Sheer DE.** Sensory and cognitive 40-Hz event-related potentials: Behavioral correlates, brain function, and clinical application. In: Başar E, Bullock TH, editors. *Brain Dynamics*. New York: Springer; 1989. p.339-374.
 - 46) **Pantev C, Makeig S, Hoke M, Galambos R, Hampson S, Gallen C.** Human auditory evoked gamma-band magnetic fields. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1991;88:8996-9000.
 - 47) **Snyder JS, Large EW.** Gamma-band activity reflects the metric structure of rhythmic tone sequences. *Brain Res Cogn Brain Res* 2005;24:117-126.
 - 48) **Keil A, Gruber T, Müller MM.** Functional correlates of macroscopic high-frequency brain activity in the human visual system. *Neurosci Biobehav Rev* 2001;25:527-534.
 - 49) **Minami T, Goto K, Kitazaki M, Nakauchi S.** Effects of color information on face processing using event-related potentials and gamma oscillations. *Neuroscience* 2011;176:265-273.
 - 50) **Müller MM, Junghöfer M, Elbert T, Rochstroh B.** Visually induced gamma-band responses to coherent and incoherent motion: a replication study. *Neuroreport* 1997;8:2575-2579.

- 51) Tallon C, Bertrand O, Bouchet P, Pernier J. Gamma-range activity evoked by coherent visual stimuli in humans. *Eur J Neurosci* 1995; 7:1285-1291.
- 52) Tallon-Baudry C, Bertrand O, Delpuech C, Pernier J. Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans. *J Neurosci* 1997;17:722-734.
- 53) Lachaux JP, George N, Tallon-Baudry C, Martinerie J, Hugueville L, Minotti L, et al. The many faces of the gamma band response to complex visual stimuli. *Neuroimage* 2005;25:491-501.
- 54) Başar-Eroglu C, Strüber D, Kruse P, Başar E, Stadler M. Frontal gamma-band enhancement during multistable visual perception. *Int J Psychophysiol* 1996;24:113-125.
- 55) Lee SH, Kim DW, Kim EY, Kim S, Im CH. Dysfunctional gamma-band activity during face structural processing in schizophrenia patients. *Schizophr Res* 2010;119:191-197.
- 56) Pantev C. Evoked and induced gamma-band activity of the human cortex. *Brain Topogr* 1995;7:321-330.
- 57) Kaukoranta E, Reinikainen K. Somatosensory evoked magnetic fields from SI: An interpretation of the spatiotemporal field pattern and effects of stimulus repetition rate. Helsinki: Helsinki University of Technology;1985.
- 58) Pfurtscheller G, Flotzinger D, Neuper C. Differentiation between finger, toe and tongue movement in man based on 40 Hz EEG. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1994;90:456-460.
- 59) Salenius S, Salmelin R, Neuper C, Pfurtscheller G, Hari R. Human cortical 40 Hz rhythm is closely related to EMG rhythmicity. *Neurosci Lett* 1996;213:75-78.
- 60) Brown P, Salenius S, Rothwell JC, Hari R. Cortical correlate of the Piper rhythm in humans. *J Neurophysiol* 1998;80:2911-2917.
- 61) Gruber T, Müller MM, Keil A, Elbert T. Selective visual-spatial attention alters induced gamma band responses in the human EEG. *Clin Neurophysiol* 1999;110:2074-2085.
- 62) Pulvermüller F, Birbaumer N, Lutzenberger W, Mohr B. High-frequency brain activity: its possible role in attention, perception and language processing. *Prog Neurobiol* 1997;52:427-445.
- 63) Tiitinen H, Sinkkonen J, Reinikainen K, Alho K, Lavikainen J, Näätänen R. Selective attention enhances the auditory 40-Hz transient response in humans. *Nature* 1993;364:59-60.
- 64) Martinovic J, Gruber T, Ohla K, Müller MM. Induced gamma-band activity elicited by visual representation of unattended objects. *J Cogn Neurosci* 2009;21:42-57.
- 65) Jensen O, Lisman JE. An oscillatory short-term memory buffer model can account for data on the Sternberg task. *J Neurosci* 1998; 18:10688-10699.
- 66) Tallon-Baudry C, Bertrand O, Peronnet F, Pernier J. Induced gamma-band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *J Neurosci* 1998;18:4244-4254.
- 67) Sauseng P, Klimesch W, Heise KF, Gruber WR, Holz E, Karim AA, et al. Brain oscillatory substrates of visual short-term memory capacity. *Curr Biol* 2009;19:1846-1852.
- 68) Tallon-Baudry C. Oscillatory synchrony and human visual cognition. *J Physiol Paris* 2003;97:355-363.
- 69) Jung-Beeman M, Bowden EM, Haberman J, Frymiare JL, Arambel-Liu S, Greenblatt R, et al. Neural activity when people solve verbal problems with insight. *PLoS Biol* 2004;2:E97.
- 70) Keil A, Müller MM, Gruber T, Wienbruch C, Elbert T. Human large-scale oscillatory brain activity during an operant shaping procedure. *Brain Res Cogn Brain Res* 2001;12:397-407.
- 71) Buzsáki G, Leung LW, Vanderwolf CH. Cellular bases of hippocampal EEG in the behaving rat. *Brain Res* 1983;287:139-171.
- 72) Bragin A, Jandó G, Nádasdy Z, Hetke J, Wise K, Buzsáki G. Gamma (40-100 Hz) oscillation in the hippocampus of the behaving rat. *J Neurosci* 1995;15(1 Pt 1):47-60.
- 73) Jensen O, Lisman JE. Hippocampal CA3 region predicts memory sequences: accounting for the phase precession of place cells. *Learn Mem* 1996;3:279-287.
- 74) Dragoi G, Buzsáki G. Temporal encoding of place sequences by hippocampal cell assemblies. *Neuron* 2006;50:145-157.
- 75) O'Keefe J, Recce ML. Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus* 1993;3:317-330.
- 76) Johnson A, Redish AD. Neural ensembles in CA3 transiently encode paths forward of the animal at a decision point. *J Neurosci* 2007; 27:12176-12189.
- 77) Carr MF, Karlsson MP, Frank LM. Transient slow gamma synchrony underlies hippocampal memory replay. *Neuron* 2012;75:700-713.
- 78) Cruikshank RM. Human occipital brain potentials as affected by intensity-duration variables of visual stimulation. *J Exp Psychol* 1937; 21:625-641.
- 79) Jasper HH, Cruikshank RM. Electroencephalography II, Visual stimulation and the after image as affecting the occipital alpha rhythm. *J Gen Psychol* 1937;7:17:29-48.
- 80) Loomis AI, Harvey EN, Hobart G. Electrical potentials of the human brain. *J Exp Psychol* 1936;19:249.
- 81) Paskewitz DA, Orne MT. Visual effects on alpha feedback training. *Science* 1973;181:360-363.
- 82) Blanchard EB, Young LD. Clinical applications of biofeedback training. A review of evidence. *Arch Gen Psychiatry* 1974;30:573-589.
- 83) Lynch JJ, Paskewitz DA, Orne MT. Some factors in the feedback control of human alpha rhythm. *Psychosom Med* 1974;36:399-410.
- 84) Pfurtscheller G, Stancák A Jr, Neuper C. Event-related synchronization (ERS) in the alpha band--an electrophysiological correlate of cortical idling: a review. *Int J Psychophysiol* 1996;24:39-46.
- 85) Sauseng P, Klimesch W, Stadler W, Schabus M, Doppelmayr M, Hanslmayr S, et al. A shift of visual spatial attention is selectively associated with human EEG alpha activity. *Eur J Neurosci* 2005;22: 2917-2926.
- 86) Klimesch W, Sauseng P, Hanslmayr S. EEG alpha oscillations: the inhibition-timing hypothesis. *Brain Res Rev* 2007;53:63-88.
- 87) Bonnefond M, Jensen O. Alpha oscillations serve to protect working memory maintenance against anticipated distracters. *Curr Biol* 2012;22:1969-1974.
- 88) Begleiter H, Platz A. Cortical evoked potentials to semantic stimuli. *Psychophysiology* 1969;6:91-100.
- 89) Johnston VS, Miller DR, Burleson MH. Multiple P3s to emotional stimuli and their theoretical significance. *Psychophysiology* 1986;23: 684-694.
- 90) Baeyens F, Hermans D, Eelen P. The role of CS-US contingency in human evaluative conditioning. *Behav Res Ther* 1993;31:731-737.
- 91) Baeyens F, Vansteenwegen D, Hermans D, Eelen P. Human evaluative flavor-taste conditioning: conditions of learning and underlying processes. *Psychologica Belgica* 2001;41:169-186.
- 92) Rozin P, Wrzesniewski A, Byrnes D. The elusiveness of evaluative conditioning. *Learn Motiv* 1998;29:397-415.
- 93) Staats AW, Staats CK. Attitudes established by classical conditioning. *J Abnorm Psychol* 1958;57:37-40.
- 94) Klimesch W. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Res Brain Res Rev* 1999;29:169-195.
- 95) Heib DP, Hoedlmoser K, Anderer P, Gruber G, Zeitlhofer J, Schabus M. Oscillatory theta activity during memory formation and its impact on overnight consolidation: a missing link? *J Cogn Neurosci* 2015;27:1648-1658.
- 96) Lithfous S, Tromp D, Dufour A, Pebayle T, Goutagny R, Després O. Decreased theta power at encoding and cognitive mapping deficits in elderly individuals during a spatial memory task. *Neurobiol Aging* 2015;36:2821-2829.
- 97) Başar E. A review of gamma oscillations in healthy subjects and in cognitive impairment. *Int J Psychophysiol* 2013;90:99-117.