

事件相关振荡与振荡脑网络

周 曙

(南方医科大学南方医院神经内科, 广州 510515)

摘 要 事件相关振荡是伴随认知、情感和行为过程的脑电磁振荡活动, 观察到其各类调频、调幅和调相现象, 这种介观和宏观尺度上大量神经元的集体活动与微观尺度上神经元平均发放率和发放定时相互影响, 共同参与神经信息的编码、表征、通讯和调控。动态细胞集群假说认为大脑认知功能是神经网络通过同步振荡相互作用的结果, 在基于振荡的大脑理论指引下, 多尺度、跨脑区和跨频率事件相关振荡研究为揭开振荡脑网络的工作原理带来了希望。

关键词 事件相关振荡, 动态细胞集群, 同步化。

分类号 B845

脑电图 (electroencephalography, EEG) 可能是最为突出和神秘的脑功能特征, 伴随认知、情感和行为过程的 EEG 振荡活动则称为事件相关振荡 (event-related oscillations, ERO)。虽然 EEG 早已用来检测和判断脑功能, 基于 EEG 的神经反馈也用于改善脑功能和治疗脑病, 但历经 80 年研究, EEG 产生机制和功能意义仍未完全澄清, 本文介绍 ERO 研究方法、进展和方向。

1 振荡脑网络分析方法

EEG 是一个包含许多不同频率成分的宽频振荡^[1], 其功率与频率成反比变化, $1/f$ 反比斜线上也可能出现以 10 Hz、40 Hz 振荡等为中心频率的突起。各频带下限和上限由低到高表示如下: δ [0.1, 4], θ [4, 8], α [8, 13], β [13, 30], γ [30, 100] (Hz)。频带界限值在文献中并未统一, “[]”和“()”分别表示包括或不包括对应界限值; δ , θ 和 α 频段称为低频振荡, β 和 γ 频段称为高频振荡, 低于 δ 频段者为超慢 (infraslow) 振荡, 高于 γ 频段者为超快 (ultrafast) 振荡。EEG 在不同脑区、不同生理和病理过程具有特定分布和不同频率组合。

振荡研究受制于分析方法。一个简谐振荡可用正弦函数的频率、幅值和相位三个参数完全描述。1807 年, 傅里叶提出可将复杂振荡分解为许多简谐

振荡的代数加权和的方法, 从而建立了信号时域与频域的变换。该变换因假设各简谐振荡能量均匀分布而丧失了时间信息, 不适合分析 ERO 这类振荡特征快速变化的非平稳信号。

1946 年, Gabor 引入一个固定长度的移动窗函数而把信号划分成许多片段, 再用傅里叶变换分析, 获得各个时刻的频域特征。对于非平稳信号, 高频部分希望窗函数有较高时间分辨率; 而其低频部分则要求窗函数有较高频率分辨率, 一个固定长度的窗函数不能兼顾两方面, 若要调整分辨率, 只能重新选择窗函数长度。

1980 年, Morlet 引入一个能量有限、兼具振荡和快速衰减特点的“窗”函数族, 故名“小波”。小波变换在时域和频域具有自适应多分辨分析的特点: 一个宽频信号内的低/高频成分可分别应用较高/低频率分辨率和较低/高的时间分辨率的小波函数来突出特征, 因而适合非平稳信号分析。Morlet 复值小波是 ERO 分析最常用的小波函数, 可提取瞬时功率和瞬时相位。

基于 EEG 考察大脑网络的方法主要有四类: (1) 时频分析方法如小波变换和 Hilbert 变换等^[2]; (2) 多变量自回归模型^[3]; (3) 信息论方法^[4]; (4) 图论及非线性网络动力学方法^[5]。前两者为可直接刻画振荡特点的线性方法, 后者虽不直接反映振荡特点, 但可用于包括非线性情形的数据分析。它们的性能需要深入比较, 还没有完美的指标和方法来全面刻画振荡大脑网络。

收稿日期: 2007-12-31

通讯作者: 周曙, E-mail: zhoushu@hotmail.com,
zhous2004@126.com

用一阶特征和二阶特征可区分出两类同步振荡^[6]：一阶特征如功率谱和波幅等反映局部神经活动的同步程度以及调幅变化；二阶特征如锁相值（phase-locked value）和相干函数等描述远隔脑区振荡之间的同步程度，锁相值只与两个振荡相位差的统计分布有关^[2]，后者则受波幅和相位共同影响。

由于没有理想的“零电势点”作为参考部位，基于 EEG 直接计算二阶特征受容积导体效应与共同参考影响^[7]，可用空间滤波如 Hjorth 变换或 Laplacian 变换来消除，故获取“免参考”（reference-free）数据是计算二阶特征必要的预处理。而两个脑区之间的联系受第三区共同驱动的效应要用偏相关/偏相干技术来削弱^[3]。

2 事件相关振荡

EEG 振荡可自组织（self-organized）自发（spontaneous）产生而与事件无关，如睡眠 EEG，同 ERO 一样，其研究实际上受人类定义、记录和分析各类事件能力的限制，同时考察其与环境、行为、主观体验以及各类设备提供的测量指标等的关系，才能深入理解。

依据振荡相位与事件锁时（time-locked）关系，ERO 分为两类：锁相（phase-locked）和非锁相（non-phase-locked）振荡，也分别称为诱发（evoked）和引发（induced）节律。将一组 ERO 片段依事件发生时刻对齐后直接叠加，即获得平均事件相关电位（event-related potentials, ERP）。对平均 ERP 的贡献主要来自锁相振荡部分，特别是功率更强的低频振荡，非锁相振荡成分却在平均叠加过程中与噪声同时衰减。Sayers 等认为 ERP 主要由调相机产生，刺激使原先随机变化的自发 EEG 振荡相位重置（phase resetting）而转变成同步振荡^[8]。Jervis 等则强调调幅机制：刺激引出额外增强的诱发反应^[9]。Shah 等的结果支持相互包容的观点^[10]：调幅和调相（同步）是早期刺激的自底向上加工的共同机制；而在晚期源自额叶或顶叶的自顶向下加工中，调相机机制更为重要。由于平均 ERP 丢失了非锁相成分，混淆了多频段动态信息，因而难以直接探究神经信息加工本质。

欲考察非锁相成分，需对 ERO 进行特别预处理：先用窄带滤波获得不同频段的时间序列，其波幅经平方后再平均叠加，避免非锁相成分因相位正负极性而在叠加中抵消，从而获得事件相关（去）同步（event-related synchronization/desynchronization,

ERS/ERD），该方法同时保留了锁相和非锁相振荡成分。这样得到的 ERS 和 ERD 分别对应局部神经群活动的同步增强和减弱，但实际上调幅机制也可能参与其中，它们并不反映远隔脑区之间 EEG 相位的关系。 α 阻断（ α -blocking）就是典型的 ERD 现象^[11]，表现为安静闭眼时，原本处于闲置状态（idling）的枕区较强 α 节律（ERS）在睁眼时减弱（ERD）。奇怪的是，一些研究发现工作记忆及心算任务相关的额区和顶区 α 节律增强（ERS）^[12]， α 节律在认知加工中是主动抑或被动角色有待探讨。功能神经影像学的结果可以提供 EEG 振荡在能量代谢方面的限制条件信息，Mukamel 等报告人类听觉任务中，fMRI 位于听觉皮层的血氧水平依赖信号与低频段（5~15 Hz）局部场电位（local field potential, LFP）和动作电位（神经发放）平均发放率呈负相关、而与高频段（40~130 Hz）振荡活动呈正相关^[13]，提示 α 振荡处于闲置的低能耗状态。Makeig 等利用小波分析和独立成分分析同时考察诱发振荡、引发振荡及其发生部位^[14]。

3 微观与介观尺度研究

基于观察的神经元数量，可大致将实验划分为三个尺度^[15]，这实际上由传感器与神经组织接触面积决定：微米尺度的微电极可考察微观的单个神经元的膜电位及发放；厘米尺度电极记录的 EEG 反映的是宏观上百万神经元集体活动；介观（mesoscope 或 mesoscale）则位于微观与宏观之间：毫米尺度电极记录的 LFP 是数十万局域兴奋性与抑制性神经元群体突触后电位的总和，也是更大尺度的颅内 EEG 或头皮 EEG 的发生基础。

Singer 等研究猫单眼短期遮蔽前后条件下视觉皮层神经元功能变化^[16]，观察到神经发放锁相于 γ 频段的 LFP，具有不同朝向感受野的神经元之间的 γ 振荡随着符合格式塔原理的光栅刺激变化而同步化，位居两个半球的脑区之间同步活动随半球联络纤维的切断而消失，从而排除了同步受刺激共同驱动所致可能。同步振荡不仅受自底向上的刺激驱动，Fries 等在视觉辨别任务实验中显示注意调节了恒河猴的 V4 区的神经振荡，V4 区是视觉目标识别的重要区域^[17]。Womelsdorf 等研究显示同分心物的神经振荡相比较，目标相关的 γ 振荡增强，而低频振荡减弱^[18]；当恒河猴错误选择了分心物时， γ 振荡增强同样发生在分心物相关的神经元。高频振荡可能是注意这类自顶向下加工的神经相关物。

O'Keefe 等报告迷宫内直线前进的大鼠海马内神经发放与路径的不同位置相关,这些与 γ 振荡同步的神经发放依位置顺序排列在同一个 LFP 的 θ 振荡周期内,并以“先进先出”顺序在连续的 θ 振荡周期内提升(phase precession, 相位递进)^[19]。这是高频和低频神经振荡相互作用和显示 EEG 功能的有力证据。海马神经元群使用了双重编码^[20],其中反映位置变化的相位递进为时域(相位)编码,发放率反映漫游速度。

在实验基础上,Singer 等提出时域编码假设^[16]:神经元通过毫秒精度的同步发放建立关联且以此做为后续加工的基础,即脑运用时域同步来编码客体特征乃至客体之间的关系。既往人们以为只有动作电位参与神经编码,关注的也仅仅是神经发放频率而非发放定时(timing)模式,忽视突触后电位构成的场电位。Traub 等认为脑区局部抑制性中间神经元与锥体细胞之间的缝隙连接(gap junction)起到了电突触的作用^[21]。许多研究表明 LFP 振荡可以直接影响发放阈值而调节发放定时和发放率^[22],从而反映神经元群兴奋性的波动。Varela 等认为介观水平的 LFP 是探讨脑区间相互作用的最优层次^[15]。

考察癫痫病人颅内深部电极阵列获得的颅内 EEG,观察到跨频段振荡的相互影响(调频)、振荡强弱变化(调幅)和相位同步变化(调相)等现象。对应于大鼠巡游实验,从事迷宫漫游游戏的病人颅内 EEG 中也观察到 θ 振荡^[23]。在 Sternberg 工作记忆任务中,刺激引发的多脑区 θ 振荡增强延续至信息保持阶段^[24];且内侧颞叶 γ 振荡随保持项目数增加而增强^[25];而调相和调幅现象可以相互独立变化^[26]。研究发现神经发放可以分别锁相于 δ 、 θ 和 γ 振荡^[27],有意思的是发放可以锁定于低频振荡不同相位,但只锁定于高频振荡的相位波谷,从而提示低频振荡相位对发放定时的调节可能是编码,而高频振荡为解码作用。成功的回忆伴随海马结构及其相邻皮层的 γ 和 θ 同步振荡的增强^[28]。在颅内同一部位(nested)的跨频段振荡记录中,观察到 θ 振荡相位调节高频 γ 振荡(80~150 Hz)且在不同脑区随实验任务变化^[29]。这些实验提示 LFP 或 EEG 这类场电位振荡是参与神经信息加工的要素,可能担当着并不相互排斥的多重角色:信息编码、表征、通讯和调控^[30]。因此,寻求 EEG 功能意义也是对大脑工作原理的探索。

4 宏观尺度研究

头皮记录的 EEG 反映局部厘米尺度的神经集

体电活动,适合研究远隔脑区构成的振荡大脑网络。知觉、注意、意识和语言等认知过程或病理条件下均发现了 ERO 各类振荡调节现象。与 EEG 耦合的脑磁图(magnetoencephalograph, MEG)在观察脑深部活动方面有特殊优势。

ERO 与知觉: Tallon-Baudry 等最早应用小波分析 ERO,以 Kanizsa 知觉三角、真实三角与非三角形做为刺激,发现前两种刺激均可以在 280 ms 后引出常规平均方法所见不到的非锁相 γ 振荡^[31]。 γ 振荡被认为是绑定(binding)客体多个特征的机制,这些特征通常在脑内不同区域分布加工。Rodriguez 等运用正立和倒立面孔侧面图片的辨别反应任务^[32],发现在较易识别的正立面孔出现 250 ms 的知觉阶段和 720ms 的反应阶段之后,受试者的额叶、顶叶和枕叶之间出现 γ 同步振荡;两个阶段之间则是相位分散(phase scattering)的失同步现象。

ERO 与注意: Bauer 等发现被试在一侧食指受到触觉刺激前呈现的线索可以导致其 γ 振荡增强^[33],类似于上述猴 V4 区的实验,在注意负荷增加时,低频振荡减弱。Vidal 等让被试分别关注视觉刺激的组群(grouping)特点或局部特征并记录其 MEG^[34],短暂呈现 8 个不同朝向的光条,被试在知觉组群阶段分别注意全部或其中 4 个光条,在回忆阶段被试必须指出再现的光条朝向是否发生了改变。结果发现知觉阶段的高组群难度导致高段 γ 振荡(70~120 Hz)增强,而回忆阶段的任务难度变化却是低段 γ 活动(44~66 Hz)增强,提示同步振荡在多脑区参与的活动中所起的协调作用,且不同类型的任务利用了不同频段的振荡。许多研究发现选择性注意涉及远隔脑区之间的同步 γ 振荡^[35]。

ERO 与记忆: Debener 等运用听觉刺激记忆搜索任务和 EEG 记录,发现再认阶段与模板匹配的刺激诱发出更强的 γ 振荡^[36]。Herrmann 等报告具有长时记忆表征的刺激诱发的 γ 振荡显著强于新刺激^[37],研究者猜测 γ 振荡实现了刺激与记忆的匹配和进一步利用^[38]。受相位递进现象和 Sternberg 工作记忆项目串行检索结论的双重启发,Lisman 等提出工作记忆容量限制表现为 θ 振荡内容容纳的 γ 振荡周期数^[39], θ 振荡提供了记忆项目有序化的时间参考框架,而 γ 振荡及神经发放分别编码了项目顺序及内容^[40]。多项目记忆组织和神经振荡关系的假说仍需基于 ERO 的实验证据

ERO 与意识和语言: 额叶、颞叶和顶叶之间的

同步振荡在意识性察觉方面发挥关键作用。Gross 等利用 MEG 研究注意瞬失 (attentional blink) 现象^[41], 受试者任务是检测间隔 100 ms 先后呈现的两个目标, 发现第二个目标的成功检测伴随着上述区域之间 β 振荡的同步增强, 而错失第二个目标伴随着同步削弱。他们提出高度的同步振荡与更好地分配注意资源相关。Melloni 等利用掩蔽的样本延迟匹配任务和 EEG 考察意识性察觉^[42], 可见和不可见的单词均可产生 γ 振荡, 然而, 只有可见单词伴随编码阶段广泛远隔脑区的 γ 振荡同步和保持阶段额区局部 θ 振荡的增强, 提示意识通达和维持可能需要涉及多个脑区的多频段同步振荡。Weiss 等在语言加工过程中观察到跨越多个脑区的多频段同步振荡^[43], 并提出瞬时语言中枢的观点, 强调语言的理解和产生依赖不同脑区的动态协同, 挑战传统的语言中枢定位观点。

ERO 与脑病: γ 振荡在某些神经精神疾病也呈现出显著的变化^[44]。精神分裂症病人的情感淡漠、思维和言语的贫乏等阴性症状与 γ 振荡减弱相关, 而妄想和幻觉等阳性症状伴随 γ 振荡增强。癫痫病人 γ 振荡的增强与常见的一些症状如似曾相识感 (déjà vu) 现象相关。多动症病人显示了 γ 振荡的增强。而痴呆病人则为 γ 振荡的下降。

5 动态细胞集群假说及验证

认知神经科学核心任务之一是阐明认知和思维过程是如何产生于神经活动的。大脑是一个高度分布的系统, 大量处理平行进行, 因而可以提出如下问题: (1) 大脑如何编码、表征关联的信息内容?

(2) 神经信息是如何产生、变换、无混淆的选择和发送的? (3) 分布的脑区内进行的并行加工如何协调和整合产生知觉、意识和行动?

Hebb 提出的细胞集群 (cell assemblies) 假说为解决上述问题提供了启发^[45], 认为大脑工作可能基于如下三个基本原则: (1) 共同激活的神经元之间突触联系增强; (2) 联系增强可以发生在相邻或远隔的神经元之间; (3) 紧密联系的神经元构成实现特定功能的单元。Hebb 假说强调宏观的脑功能体现在神经元的相互作用中, 而非单一神经元活动所能够表征和解释, 对单个神经元的探究难以揭示网络水平的规律。相互紧密联系的神经元集体构成细胞集群, 同一神经元可以扮演不同角色参与不同集群的活动。从而将神经信息表征和加工的主角从神经元转移到神经网络, 实现了微观、介观和宏观尺度

神经活动的沟通和跨越, 推进了心理与神经事件关系的理解, 成为整合心理科学各分支的基础^[46]。

Hebb 假说适合描述学习等可发生突触形态改变的慢时间尺度上发生的神经 (心理) 过程, 而认知过程等是在毫秒级时间尺度上发生的过程, 可能并不伴随明显突触形态变化。其另一个挑战来自“重叠灾难” (superposition catastrophe): 在知觉、短时记忆或行动中, 多目标对应的不同细胞集群是如何相互区分的? Malsburg 提出“动态细胞集群” (dynamical cell assembly) 假说解释脑工作原理^[47]: 神经活动同步和去同步可能是区分不同细胞集群的机制, 归属同一细胞集群内的神经发放同步, 而不同细胞集群间的神经发放失同步, 一个神经元在不同时段则可以参与不同的细胞集群, 隶属不同细胞集群的神经活动相位关系随机波动。Fries 提出同步振荡可以为神经信息加工提供时间窗口^[48], 远隔脑区之间神经振荡同步或失同步不仅指示着瞬时涌现或湮灭的动态细胞集群, 也标志通讯渠道的建立或解体。可运用多任务比较考察同一脑区具有参与不同认知过程或同一过程不同阶段的能力^[49]。

多层次实验研究能够深入验证上述假说。介观和宏观水平研究均展示不同认知过程中的 ERO 具有特定的时空特点, 提示同步振荡可能是分布式神经网络通讯和协调信息加工的机制。

以人类为受试可方便利用复杂的实验范式探索振荡脑网络, 其成果也可以迅速推广到应用领域。在宏观层次同样观察到丰富的神经振荡调节现象: Demiralp 等报告在短时记忆任务中头皮 ERO 的 γ 振荡波幅锁相于 θ 振荡相位^[50], 并提出局部 γ 振荡需要通过 θ 振荡调制才能同远隔脑区通讯。Palva 等利用 MEG 考察心算过程, 发现 α 、 β 和 γ 跨频段同步振荡的空间分布不同于各频段内的同步^[51]。在判别一个刺激是否出现过的再认记忆任务中, 可以观测到两个 ERP 效应: 熟悉性 (familiarity) 效应发生在刺激出现后 200~400 ms 的额中区和颞区, 而回忆 (recollection) 效应出现在刺激后 500~1000 ms 的顶区^[52]。Supp 等运用基于 γ 振荡的方向相干函数和锁相值考察这些脑区之间的相互关系, 发现在熟悉目标呈现时, 额中区、左颞区和双侧顶区相互之间的联络是双向的, 而在陌生目标呈现时只有额中区和左颞区通向双侧顶区的单向联系^[53]。利用 ERO 获得了比 ERP 研究更为丰富和深入的结果, 这类研究不仅证实人类知识的存储和提取涉及多个脑区的动

态联系,更直接揭示振荡大脑网络的运作原理。

6 总结和未来研究方向

EEG可能直接参与了神经信息加工,一个频段成分可参与许多不同的认知过程,而一个认知过程也可涉及多个脑区的多频段振荡。神经振荡具有多重功能,并不单纯以频率来区分,单独脑区的孤立振荡与多脑区的同步振荡具有不同意义。多频段ERO的调频、调幅和调相现象在神经信息加工中的功能意义和实现机制有待深入探究,需要更多沟通微观尺度的神经发放与更高尺度的EEG如何协同工作的研究。该领域已跨入脑理论、实验和模拟方法紧密结合的阶段,在有关神经振荡的各类假说的指引下,跨尺度、跨脑区和跨频段ERO研究有望取得丰硕成果。

参考文献

- Buzsaki G, Draguhn A. Neuronal oscillations in cortical networks. *Science*, 2004, 304: 1926~1929
- Lachaux J-P, Rodriguez E, Martinerie J, et al. Measuring phase synchrony in brain signals. *Human Brain Mapping*, 1999, 8: 194~208
- Brovelli A, Ding M Z, Ledberg A, et al. Beta oscillations in a large-scale sensorimotor cortical network: Directional influences revealed by Granger causality. *PNAS USA*, 2004, 101: 9849~9854
- Tononi G, Edelman G M. Consciousness and complexity. *Science*, 1998, 282: 1846~1851
- Bassett D S, Bullmore E. Small-world brain networks. *Neuroscientist*, 2006, 12: 512~523
- Von Stein A, Sarnthein J. Different frequencies for different scales of cortical integration: from local gamma to long range alpha/theta synchronization. *Int J Psychophysiol*, 2000, 38: 301~313
- Guevara R, Velazquez J L, Nenadovic V, et al. Phase synchronization measurements using electroencephalographic recordings: what can we really say about neuronal synchrony? *Neuroinformatics*, 2005, 3: 301~314
- Sayers B M, Beagley H A, Henshall W R. The mechanism of auditory evoked EEG responses. *Nature*, 1974, 247: 481~483
- Jervis B M, Nichols M J, Johnson T E, et al. A fundamental investigation of the composition of auditory evoked potentials. *IEEE Trans Biomed Eng*, 1983, 30: 43~50
- Shah A S, Bressler S L, Knuth K H, et al. Neural dynamics and the fundamental mechanisms of event-related brain potentials. *Cerebral Cortex*, 2004, 14: 476~483
- Pfurtscheller G, Lopes da Silva F H. Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clinical Neurophysiology*, 1999, 110: 1842~1857
- Palva S, Palva M. New vistas for α -frequency band oscillations. *Trends in Neurosciences*, 2007, 30: 150~158
- Mukamel R, Gelbard H, Arieli A, et al. Coupling between neuronal firing, field potentials, and fMRI in human auditory cortex. *Science*, 2005, 309: 951~954
- Makeig S, Debener S, Onton J, et al. Mining event-related brain dynamics. *Trends in Cognitive Sciences*, 2004, 8: 204~210
- Varela F, Lachaux J P, Rodriguez E, et al. The brainweb: Phase synchronization and large-scale integration. *Nature Reviews Neuroscience*, 2001, 2: 229~239
- Singer W. Neuronal synchrony: A versatile code for the definition of relations? *Neuron*, 1999, 24: 49~65
- Fries P, Reynolds J H, Rorie A E, et al. Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science*, 2001, 291: 1560~1563
- Womelsdorf T, Schoeffelen J M, Oostenveld R, et al. Modulation of neuronal interactions through neuronal synchronization. *Science*, 2007, 316: 1609~1612
- O'Keefe J, Recce M L. Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus*, 1993, 3: 317~330
- Huxter J, Burgess N, O'Keefe J. Independent rate and temporal coding in hippocampal pyramidal cells. *Nature*, 2003, 425: 828~832
- Traub R D, Kopell N, Bibbig A, et al. Gap junctions between interneuron dendrites can enhance synchrony of gamma oscillations in distributed networks. *J Neurosci*, 2001, 21: 9478~9486
- Tiesinga P, Fellous J M, Sejnowski T J. Regulation of spike timing in visual cortical circuits. *Nature Reviews Neuroscience*, 2008, 9: 97~109
- Kahana M J. The cognitive correlates of human brain oscillations. *J Neurosci*, 2006, 26: 1669~1672
- Raghavachari S, Kahana M J, Rizzuto D S, et al. Gating of human theta oscillations by a working memory task. *J Neurosci*, 2001, 21: 3175~3183
- Axmacher N, Mormann F, Fernandez G, et al. Sustained neural activity patterns during working memory in the human medial temporal lobe. *J Neurosci*, 2007, 27: 7807~7816
- Rizzuto D S, Madsen J R, Bromfield E B, et al. Reset of human neocortical oscillations during a working memory task. *PNAS USA*, 2003, 100: 7931~7936
- Jacobs J, Kahana M J, Ekstrom A D, et al. Brain oscillations control timing of single-neuron activity in humans. *J Neurosci*, 2007, 27: 3839~3844
- Fell J, Klaver P, Elfadil H, et al. Rhinal-hippocampal theta coherence during declarative memory formation: interaction with gamma synchronization? *Eur J Neurosci*, 2003, 17: 1082~1088
- Canolty R T, Edwards E, Dalal S S, et al. High gamma power is phase-locked to theta oscillations in human neocortex.

- Science, 2006, 313: 1626~1628
- 30 Sejnowski T, Paulsen O. Network oscillations: Emerging computational principles. *J Neurosci*, 2006, 26: 1673~1676
 - 31 Tallon-Baudry C, Bertrand O. Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Cognitive Sciences*, 1999, 3: 151~162
 - 32 Rodriguez E, George N, Lachaux J P, et al. Perception's shadow: Long-distance synchronization of human brain activity. *Nature*, 1999, 397: 430~433
 - 33 Bauer M, Oostenveld R, Peeters M, et al. Tactile spatial attention enhances gamma-band activity in somatosensory cortex and reduces low-frequency activity in parieto-occipital areas. *J Neurosci*, 2006, 26: 490~501
 - 34 Vidal J R, Chaumon M, O'Regan J K, et al. Visual grouping and the focusing of attention induce gamma-band oscillations at different frequencies in human magnetoencephalogram signals. *J Cogn Neurosci*, 2006, 18: 1850~1862
 - 35 Fell J, Fernández G, Klaver P, et al. Is synchronized neuronal gamma activity relevant for selective attention? *Brain Research Reviews*, 2003, 42: 265~272
 - 36 Debener S, Herrmann C S, Kranczioch C, et al. Top-down attentional processing enhances auditory evoked gamma band activity. *NeuroReport*, 2003, 14: 683~686
 - 37 Herrmann C S, Lenz D, Junge S, et al. Memory-matches evoke human gamma-responses. *BMC Neurosci*, 2004, 5: 13
 - 38 Hermann C S, Munk M H J, Engel A K. Cognitive functions of gamma-band activity: Memory match and utilization. *Trends in Cognitive Science*, 2004, 8: 347~355
 - 39 Lisman J E, Idiart M A P. Storage of 7 ± 2 short-term memories in oscillatory subcycles. *Science*, 1995, 267: 1512~1514
 - 40 Jensen O, Lisman J E. Hippocampal sequence-encoding driven by a cortical multi-item working memory buffer. *Trends in Neuroscience*, 2005, 28: 67~72
 - 41 Gross G, Schmitz F, Schnitzler I, et al. Modulation of long-range neural synchrony reflects temporal limitations of visual attention in humans. *PNAS USA*, 2004, 101, 13050~13055
 - 42 Melloni L, Molina C, Pena M, et al. Synchronization of neural activity across cortical areas correlates with conscious perception. *J Neurosci*, 2007, 27: 2858~2865
 - 43 Weiss S, Müller H M. The contribution of EEG coherence to the investigation of language. *Brain and Language*, 2003, 85: 325~343
 - 44 Uhlhaas P J, Singer W. Neural synchrony in brain disorders: Relevance for cognitive dysfunctions and pathophysiology. *Neuron*, 2006, 52: 155~168
 - 45 Hebb D. The organization of behavior. New York: John Wiley & Sons, 1949
 - 46 Posner M I, Rothbart M. Hebb's neural networks support the integration of psychological science. *Canadian Psychology*, 2004, 45: 265~278
 - 47 Fujii H, Ito H, Aihara K, et al. Dynamical cell assembly hypothesis - theoretical possibility of spatio-temporal coding in the cortex. *Neural Networks*, 1996, 9: 1303~1350
 - 48 Fries P. A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence. *Trends in Cognitive Science*, 2005, 9: 474~480
 - 49 Sakurai Y. How do cell assemblies encode information in the brain? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 1999, 23: 785~796
 - 50 Demiralp T, Bayraktaroglu Z, Lenz D, et al. Gamma amplitudes are coupled to theta phase in human EEG during visual perception. *Int J Psychophysiol*, 2007, 64: 24~30
 - 51 Palva J M, Palva S, Kaila K. Phase synchrony among neuronal oscillations in the human cortex. *J Neurosci*, 2005, 25: 3962~3972
 - 52 Rugg M D, Curran T. Event-related potentials and recognition memory. *Trends Cogn Sci.*, 2007, 11: 251~257
 - 53 Supp G G, Schlögl A, Trujillo-Barreto N, et al. Directed cortical information flow during human object recognition: analyzing induced EEG gamma-band responses in brain's source space. *PLoS ONE*, 2007, 2: e684

Event-related Oscillations within Oscillatory Brain Network

ZHOU Shu

(Department of Neurology, Nanfang Hospital, Southern Medical University, Guangzhou 510515, China)

Abstract: Both methodology and experimental researches of event-related oscillations (ERO) are reviewed. Phenomena of frequency, amplitude and phase modulations at the meso- and macroscale were observed from ERO. ERO affects both average firing rate and timing pattern of neurons (microscale). As well as neuronal spike, ERO may involve in various aspects of neural information processing including coding, representation, communication and control. Combined with brain theory of dynamical cell assembly that hypotheses cognitive functions result from synchronization and/or desynchronization of oscillatory neural ensembles, investigations on ERO of cross-frequency, cross-region and cross-scale may further disclose the working principles of brain.

Key words: event-related oscillations, cell assemblies, synchronization.