Razlika u reprodukciji, diskriminaciji i produkciji percipiranih i prezentiranih vremenskih intervala

Šerbetar, Ivan

Doctoral thesis / Disertacija

2025

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, School of Medicine / Sveučilište u Zagrebu, Medicinski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:105:662273

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-24**

Repository / Repozitorij:

Dr Med - University of Zagreb School of Medicine Digital Repository

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
MEDICINSKI FAKULTET

Ivan Šerbetar

Razlika u reprodukciji, diskriminaciji i produkciji percipiranih i prezentiranih vremenskih intervala

DISERTACIJA

Zagreb, 2025.

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
MEDICINSKI FAKULTET

Ivan Šerbetar

Razlika u reprodukciji, diskriminaciji i produkciji percipiranih i prezentiranih vremenskih intervala

DISERTACIJA

Zagreb, 2025.

Disertacija je izrađena na Hrvatskom institutu za istraživanje mozga Medicinskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu.

Voditelji rada: prof. dr. sc. Zdravko Petanjek (mentor) i prof. dr. sc. Predrag Zarevski (komentor).

ZAHVALA: Zahvaljujem mentorima prof. dr. sc. Zdravku Petanjeku i prof. dr. sc. Predragu Zarevskom na vođenju, vrijednim savjetima, strpljenju i potpori tijekom doktorskog studija, a posebno tijekom izrade disertacije.
Zahvaljujem profesorima na HIIM-u na razumijevanju i pomoći tijekom studija, a posebno voditelju doktorskog studija prof. dr. sc. Mariju Vukšiću, te prof. dr. sc. Goranu Šimiću i prof. dr. sc. Milanu Radošu.

Zahvaljujem obitelji na ohrabrivanju i podršci.

SADRŽAJ:

1. UVOD I SVRHA RADA 1
1.1. Uvod 1
1.1.1. Terminološke odrednice i podjela tajminga 2
1.1.1.1. Prospektivni i retrospektivni tajming 2
1.1.1.2. Eksplicitni i implicitni tajming 3
1.1.1.3. Intervalni tajming i mehanizam *unutarnjega sata* 4
1.1.1.4. Namjenski i intrinzični modeli tajminga 5
1.1.1.5. Procesiranje intervala dužih od jedne sekunde – kognitivno kontrolirani tajming 5
1.1.1.6. Tajming intervala kraćih od jedne sekunde 7
1.1.1.7. Repetitivni motorički tajming i senzoričko-motorička sinkronizacija 8
1.1.1.8. Wing – Kristoffersonov model motoričkoga tajminga 10
1.1.2. Percepcija ritma 11
1.1.3. Neuronska osnova tajminga i percepcije vremenskih intervala 12
1.1.3.1. Mali mozak 12
1.1.3.2. Bazalni gangliji 14
1.1.3.3. Tjemena moždana kora 15
1.1.3.4. Dodatno motoričko polje 16
1.1.3.5. Dorzolateralna prefrontalna i inferiorna prefrontalna moždana kora 17
1.1.4. Neki neurobiološki modeli tajminga 18
1.1.4.1. Model učestalosti strijatalnoga ritma 18
1.1.4.2. Model populacijskog sata 20
1.1.4.3. Vremenska dimenzija epizodičkog pamćenja i stanice koje pamte vrijeme 22
1.1.4.4. Model mreže ovisne o stanju 25
1.1.5. Deficiti tajminga kod nekih kliničkih populacija 26
1.1.6. Eksperimentalne metode procjenjivanja trajanja vremenskih intervala 27
1.2. Svrha rada 29
2. HIPOTEZA 30
3. CILJEVI RADA 31
3.1. Opći cilj 31
3.2. Specifični ciljevi 31
4. METODE RADA 32

4.1. Sudionici 32
4.2. Način provođenja mjerenja i instrumenti 32
4.3. Testovi za procjenu tajminga i percepcije vremena 33
4.3.1. Reprodukcija vremenskih intervala - motorički tajming 33
4.3.2. Produkcija vremenskih intervala – kognitivno kontrolirani tajming 33
4.3.3. Diskriminacija trajanja zvučnog podražaja - perceptivni tajming 34
4.3.4. Reprodukcija intervala s konkurentnim zadatkom 35
4.3.5. Wing – Kristoffersonov model 36
4.4. Metode obrade podataka i primijenjene statističke metode 38
5. REZULTATI 40
5.1. Razlike u varijabilnosti reprodukcije, diskriminacije i produkcije vremenskih intervala 41
5.2. Povezanost paradigmi procjene vremenskih intervala 43
5.3. Razlike u varijabilitetima reprodukcije i produkcije vremenskih intervala i odnos sub i suprasekundnog tajminga 43
5.3.1. Reprodukcija intervala 43
5.3.1.1. Prosječno trajanje intervala u reprodukciji – motoričkom tajmingu 43
5.3.1.2. Varijabilnost izvedbi u reprodukciji intervala - motoričkom tajmingu 44
5.3.1.3. Preciznost izvedbi u reprodukciji intervala - motoričkom tajmingu 45
5.3.2. Produkcija vremenskih intervala – kognitivno kontrolirani tajming 46
5.3.2.1. Varijabilnost izvedbi u suprasekundnom rasponu 47
5.3.2.2. Preciznost izvedbi u suprasekundnom rasponu 47
5.3.2.3. Varijabilnost izvedbi u subsekundnom rasponu 48
5.3.2.4. Preciznost izvedbi u subsekundnom rasponu 49
5.3.2.5. Razlike u varijabilnosti u produkciji subsekundnih i suprasekundnih intervala 50
5.3.2.6. Razlike u preciznosti između subsekundnih i suprasekundnih intervala 51
5.4. Razlike između diskriminacije i reprodukcije vremenskih intervala 52
5.4.1. Varijabilnost u diskriminaciji vremenskih intervala 52
5.4.2. Razlike u varijabilnosti reprodukcije i diskriminacije vremenskih intervala 53
5.5. Reprodukcija vremenskih intervala s dodatnim zadatkom 53
5.5.1.1. Trajanje IRI-a u reprodukciji intervala s dodatnim zadatkom 53
5.5.1.2. Varijabilnost i preciznost IRI-a u reprodukciji intervala s dodatnim zadatkom 54

5.5.2. Razlike u reprodukciji vremenskih intervala u izvedbama s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka 55
5.5.2.1. Trajanja intervala u izvedbama s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka 55
5.5.2.2. Razlike u varijabilnosti reprodukcije intervala u izvedbama s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka 56
5.5.2.3. Razlike u preciznosti reprodukcije intervala u izvedbama s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka 57
5.6. Povezanost radnog pamćenja i reprodukcije kratkih vremenskih intervala 58
5.7. Wing Kristoffersonov model razdvajanja varijabiliteta motoričke i središnje komponente 60
6. RASPRAVA 62
6.1. Opća rasprava 62
6.2. Reprodukcija i produkcija vremenskih intervala, odnos subsekundnog i suprasekundnog tajminga 63
6.3. Razlike između diskriminacije i reprodukcije intervala odnosno perceptivnog i motoričkoga tajminga 67
6.4. Utjecaj dodatnog - ometajućeg zadatka na reprodukciju intervala 69
6.5. Povezanost radnog pamćenja i reprodukcije intervala 71
6.6. Odvajanje središnjeg od perifernog varijabiliteta u W-K modelu 73
6.7. Znanstveni doprinos istraživanja te prednosti i ograničenja istraživanja 77
7. ZAKLJUČCI 79
8. SAŽETAK 80
9. SUMMARY 81
10. LITERATURA 82
11. ŽIVOTOPIS 106

Popis oznaka i kratica:

ADHD	poremećaj pozornosti s hiperaktivnošću
AI	indeks preciznosti
CA1, CA2, CA3	polja u hipokampusu (CA - *lat. cornu Ammonis*)
CV	koeficijent varijabilnosti
DLPFC	dorzolateralna prefrontalna moždana kora
fMRI	funkcionalna magnetska rezonancija
IFC	inferiorna prefrontalna moždana kora
IRI	interval između reakcija *(engl. interresponse interval)*
ISI	međupodražajni interval (*engl. interstimulus interval*)
MPC	medijalna premotorička kora
MSN	srednje veliki projekcijski neuroni s dendritičkim trnovima (*engl. medium spiny neurons)*
MIDI	glazbeno digitalno sučelje *(engl. musical instrument digital interface)*
NMDA	N-metil-D-aspartat
PET	pozitronska emisijska tomografija (engl. *positron emission tomography)*
PFC	prefrontalna moždana kora
rTMS	ponavljajuća transkranijalna magnetska stimulacija
SCT	sinkronizacijsko-kontinuacijski *taping*
SDN	mreže ovisne o stanju (engl. *state dependent networks*)
SMA	dodatno motoričko polje (engl. *supplementary motor area)*
SMS	senzoričko-motorička sinkronizacija
SBF	model učestalosti strijatalnoga ritma (engl. *Striatal Beat Frequency)*
SŽS	središnji živčani sustav

TMS	transkranijalna magnetska stimulacija
W-K model	Wing-Kristoffersonov model
2AFC	metoda prisilnog izbora između dvije mogućnosti *(engl. two-alternative forced choice)*

1. UVOD I SVRHA RADA

1.1. Uvod

Percepcija i procesiranje vremenskih intervala tj. tajming (engl. *timing*) koncept je koji obuhvaća subjektivno iskustvo prolaženja (fizičkog) vremena te interpretaciju trajanja događaja (1).

Procesiranje vremenskih intervala povezano je s kognitivnim i perceptivnim funkcioniranjem, a isto tako, od ključnog je značaja za motoričko funkcioniranje. Tajming je, naime, temeljna komponenta u motoričkoj koordinaciji jer predodređuje sve motoričke akcije. Osjećaj prolaska vremena potreban je kako bi se odredile vremenske relacije između događaja te da bi se mogle predvidjeti akcije. Na temelju procesiranja vremenskih intervala donose se odluke u svakodnevnom životu, npr. o prelasku ulice u prometnoj gužvi ili u anticipaciji promjene svjetla na semaforu i posljedičnoj akciji.

Čovjek procesira vremenske informacije na skalama različitih raspona, od, primjerice, cirkadijanih ritmova u rasponu od otprilike 24 sata do interauralne detekcije izvora zvuka u rasponu od otprilike 10 mikrosekundi (2). S obziro m na to da ne postoje eksplicitni senzorički receptori za vrijeme, vremenska informacija mora biti izvedena kroz operacije nekog neuronskog mehanizma čija svojstva su predmet opsežne i dugotrajne rasprave (2).

Procesiranje i percepcija vremenskih intervala uključuju sve senzoričke modalitete iako nije posve jasno u kojem rasponu moždane strukture sudjeluju u reprezentaciji vremenske informacije (3). Naime, iako ne postoji senzorički sustav/organ koji je predodređen za percepciju vremena (3), procesiranje trajanja vremenskih intervala moguće je u raznim senzoričkim modalitetima (slušni, vidni, taktilni, vestibularni) (4). Tako je npr., moguće izvesti usporedbu dužine trajanja vidnog i slušnog podražaja (5, 6) ili trajanje podražaja reproducirati pritiskom tipke (7).

Unutar različitih skala na kojima se odvija procesiranje vremenskih intervala, najčešće se izdvajaju tri skale za koje se smatra da imaju različitu neuronsku osnovu, no isto tako i različitu razinu preciznosti (8, 9).

Skala *cirkadijanog ritma* kontrolira metaboličke i bihevioralne ritmove, a pokriva vremenski raspon od otprilike 24 sata, skala *intervalnog tajminga* pokriva raspon sekundi i minuta te je u osnovi donošenja odluka, planiranja akcija i općenito kognitivnog funkcioniranja (10), dok se treća skala odnosi na *tajming u rasponu milisekundi* koji je od ključnog značaja za npr.

produkciju govora, za sport ili glazbu, odnosno općenito za motoričku kontrolu ali i percepciju (11).

1.1.1. Terminološke odrednice i podjela tajminga

Riječ *tajming* može označavati dužinu trajanja ili početak nekog događaja, što implicira da bi "neuronski sat" trebao imati sposobnost kodiranja proteklog vremena od pojave podražaja, početka događaja ili procesa, i kapacitet mjerenja vremena preostalog za akciju, pri čemu treba precizno izabrati trenutak kako bi se ostvario točan rezultat, npr. prilikom udarca u tenisu (9).

Koncept *tajminga* obuhvaća široki raspon tema koje uključuju *procjenu vremenskih intervala* (koliko je trajao neki događaj), *vremensko predviđanje* (kada će se nešto dogoditi), *vremenski slijed događaja* (da li se događaj A odvija prije događaja B), *usporedbu trajanja intervala* (da li je interval A "duži" ili "kraći" od intervala B) ili jednostavno *osjet prolaska vremena*, tzv. kronesteziju koja je dio epizodičkog pamćenja (12).

Određeni broj autora razdvaja *motorički tajming i percepciju vremena*. Tako npr. Rubia i Smith (13) navode da se *motorički tajming* odnosi na vremenske aspekte izlaza u ponašanju, kao što je vremenska organizacija motoričke izvedbe ili govora, dok se *percepcija vremena* odnosi na pasivne i perceptivne aspekte kognitivnoga upravljanja vremenom kao što je percepcija vremenskih intervala i sposobnost procjenjivanja vremenskog zastoja.
Daljnja podjela tajminga je na tzv. *automatski*, za koji se smatra da je baziran na motoričkim krugovima malog mozga i odgovoran za događaje u rasponu milisekundi (14, 15). Drugi, *kognitivno kontrolirani*, funkcionira na temelju prefrontalnih i tjemenih areja, povezan je s pozornošću i pamćenjem, a odgovoran je za periode sekundi i minuta (16, 17). Osim navedenih, navode se i druge taksonomije tajminga, no u nastavku se kratko opisuju samo neke od onih koje se učestalo pojavljuju u relevantnoj literaturi.

1.1.1.1. Prospektivni i retrospektivni tajming

Prospektivni tajming podrazumijeva određivanje trajanja vremenskog intervala od neke početne točke u sadašnjosti pa nadalje (u budućnost), a kao dobra metafora prospektivnog tajminga može se navesti zaporni sat. Nasuprot tome, u *retrospektivnom tajmingu* procjenjuje se koliko je vremena prošlo od nekog momenta u prošlosti pa do sadašnjeg trenutka (2). U prospektivnom tajmingu sudionici unaprijed znaju da se od njih zahtijeva procjenjivanje

vremenskih intervala, dok u retrospektivnom tajmingu sudionici ne dobivaju takvu informaciju (18, 19).

Tijekom prospektivnog tajminga, vremenska točka od koje se mjeri (referentna točka) utvrđuje se unaprijed, te omogućuje eksplicitno praćenje fizičkog protoka vremena. Prospektivne procjene vremena relativno su točne, ali slijede skalarno svojstvo, pokazujući povećanu varijabilnost kako se fizičko trajanje povećava (225).

Nasuprot tome, retrospektivni tajming odražava fizički protok vremena neizravno, kroz strukturu događaja u iskustvu koje se događa u prošlom vremenu. Za razliku od prospektivnog tajminga, koji se odnosi na fiksni referentni događaj, vremenske točke koje definiraju interval koji se procjenjuje u retrospektivnom tajmingu biraju se slobodno iz prošlih događaja. Retrospektivne vremenske procjene mogu biti varijabilnije i manje točne (225).

Većina istraživanja, utemeljenih na paradigmi prospektivnog tajminga, podrazumijeva procjenu vrlo kratkih intervala – do nekoliko sekundi. S druge strane, istraživanja u domeni retrospektivnog tajminga podrazumijevaju puno duže vremenske intervale (20), što je povezano s procesima pamćenja (21, 22).

1.1.1.2. Eksplicitni i implicitni tajming

Taping (od engl. *tap;* ritmičko udaranje prstom, *dodir* u daljnjem tekstu) predstavlja vrstu zadataka u kojoj je tajming posljedica djelovanja "unutarnjeg sata", a vremenski cilj je eksplicitno reprezentiran pa se upravo zbog toga takav model tajminga naziva *eksplicitni* (zamjenski engl. naziv je *event based*) (23).

Eksplicitni tajming u motoričkom kontekstu kontrolira izvedbu diskretnih pokreta, za što je *taping* dobar primjer jer podrazumijeva niz pokreta koji se odvijaju na temelju kognitivno generiranih periodičnih vremenskih intervala koji okidaju motoričke reakcije (23). Pokreti koji su organizirani kao serija diskretnih kontakata trebaju, kako izgleda, više eksplicitne kontrole nego kontinuirani pokreti (24) pa možda zbog toga uključuju različite moždane krugove, a posebno mali mozak (25, 26).

Opisana vrsta tajminga (i pokreta) je u suprotnosti s glatkim pokretima u kontinuiranom načinu izvedbe, npr. poput crtanja, gdje tajming proizlazi iz same dinamike pokreta. Takav tajming se obično naziva *implicitnim* (zamjenski engl. naziv je *emergent timing*). Implicitni tajming je pod kontrolom različitih procesa, koji proizlaze iz mehaničke osnove, npr. rezonancije sustava opruge (u prenesenom značenju - mišića) čija periodičnost je pod kontrolom nevremenskih parametara kao što je elastičnost mišića (23). S obzirom na to da implicitni (kontinuirani)

tajming nastaje kao posljedica pokreta efektora, smatra se da ne koristi cerebelarno procesiranje vremena (27).

Maes i sur. (28) navode da su diskretni ritmički pokreti karakterizirani "vidljivim" događajima koji su odvojeni stankama tijekom kojih se pokret ne odvija. Nasuprot tome, kontinuirani pokreti su fluentni, ne sadrže prekide i ne uključuju umetnute pauze. Druga razlika u kontroli ritmičkih pokreta je razlika između subsekundnih i suprasekundnih intervala između motoričkih odgovora (IRI – engl. *interresponse interval;* 28) na temelju razlike u tempu (16).

1.1.1.3. Intervalni tajming i mehanizam *unutarnjega sata*

Od posebnog je značaja procesiranje intervala u sekundnom i minutnom trajanju, a takav oblik tajminga se naziva *intervalni tajming* (29). Taj oblik procesiranja vremenskih intervala od ključne je važnosti za učenje, pamćenje i donošenje odluka (30) pa je zbog toga nužan za kognitivno funkcioniranje.

Intervalni tajming zasnovan je na modelu mehanizma *unutarnjeg sata,* koji je u podlozi vremenske percepcije. Među prvima koji su izložili tu ideju bili su Francois 1927. (19) te ubrzo nakon njega Hoagland 1933. (prema 19). Na temelju navedene ideje, brojni su autori kasnije predlagali razne psihofizičke modele tajminga (npr. 31, 32, 33, 34).

Većina modela procjenjivanja vremena, počevši od navedenih inicijalnih radova (33, 34) o *modelu unutarnjeg sata (*engl. *internal clock model),* pretpostavlja da se procesiranje vremenskih intervala odvija u nekoliko različitih faza (35). Prva faza, tj. faza *sata (clock phase)* podrazumijeva funkciju *davatelja signala (pacemaker)* koji emitira impulse koji se usmjeravaju u *spremnik.* Sljedeća je *faza pamćenja* koja podrazumijeva pohranu prikupljenih impulsa u radnom pamćenju te njihovu usporedbu s impulsima reprezentiranim u dugotrajnom pamćenju, pridobivenim u proteklim procjenama vremenskih intervala. Završna faza predstavlja *donošenje odluke* i to pomoću mehanizma koji uspoređuje dužinu trenutnog intervala s dužinom intervala pohranjenog u pamćenju. Dakle, sama procjena dužine trenutnog intervala, svodi se na usporedbu broja akumuliranih impulsa sa standardom, tj. brojem intervala pohranjenim u pamćenju, a rezultat te usporedbe određuje procjenu.

Vrlo utjecajnu varijantu opisanog modela razvili su Gibbon i sur. (36). Navedeni model podrazumijevao je funkciju *prekidača* u fazi *sata*, što je konceptualizirano na način da broj akumuliranih impulsa ovisi o stanju prekidača (otvoren – zatvoren) koji je pod utjecajem raspodjele pozornosti (37).

Jedna od najvažnijih karakteristika intervalnog tajminga je tzv. *skalarno svojstvo* koje proizlazi iz Weberovog zakona, prema kojem je varijanca tajminga proporcionalna sredini trajanja ciljnog intervala (38) ili, drugim riječima, greška u vremenskoj procjeni (standardna devijacija SD) raste proporcionalno s dužinom intervala koji se mjeri.
Posljedica takvog odnosa je nepromijenjeni koeficijent varijabilnosti (SD / aritmetička sredina ciljnog intervala) za sva trajanja mjerenih intervala.

1.1.1.4. Namjenski i intrinzični modeli tajminga

U taksonomiji tajminga pojedine vrste tajminga mogu se uvrstiti u tzv. *namjenske* (engl. *dedicated*) ili *intrinzične* modele tajminga (39). U *namjenskim* modelima predlaže se kako mozak sadrži centralizirani skup krugova tajminga koji pokriva razne modalitete, zadatke i vremenske raspone milisekundi i sekundi, pa se zbog toga tajming zasniva na namjenskim ili specifičnim neuronskim mehanizmima.
S druge strane, *intrinzični* modeli pretpostavljaju unutarnje komputacije većine neuronskih krugova, a tajming proizlazi iz općih svojstava neurona i svojstvene dinamike neuronskih krugova. Time se ne negira uključenost određenih moždanih areja u više različitih zadataka tajminga koji dijele slične zahtjeve vremenskog procesiranja, nego se smatra kako različite komputacije vremena (npr. procesiranje ritma i diskriminacija trajanja dva podražaja) zasnivaju na različitim krugovima i mehanizmima.
Zbog toga područja dosljedno uključena u tajming ne bi trebalo smatrati središnjim *satom*, već područjima koja su uključena u zadatke koji su tipično vremenske prirode - npr. priprema i izvedba motoričkih odgovora sadrži vremensku komponentu, pa su zbog toga motorička područja konzistentno uključena u tajming.

1.1.1.5. Procesiranje intervala dužih od jedne sekunde – kognitivno kontrolirani tajming

Tajming intervala dužih od sekunde ima svjesnu osnovu te je pod kognitivnom kontrolom (40). Povijesno gledano, već je Münsterberg 1889. odvojio subsekundni od suprasekundnog tajminga navodeći kako “trajanja kraća od otprilike 300 ms mogu biti percipirana izravno dok duža trajanja moraju biti formirana na temelju viših mentalnih procesa” (citirano u Ramssayer i sur., 41). Suvremena istraživanja također navode da uključenost kognitivne kontrole varira

zavisno od dužine intervala koji se procjenjuje (42). Ivry i Hazeltine (43) i Zarco i sur. (44) navode da je varijabilnost u diskriminaciji i kontinuiranom *tapingu*, u rasponu od otprilike 350 ms do 1 sekunde, praktički linearna prema trajanju intervala, dok iznad 1 sekunde, relacija između trajanja intervala i njegove izvedbe pokazuje određene nelinearnosti (45).
Podjela tajminga na "automatski" (<1s) i "kognitivni" (>1s) naglašava se u brojnim istraživanjima (16, 17, 46, 28). Takva podjela ima u podlozi i donekle različitu osnovu u odnosu na moždane strukture koje su angažirane u jednom odnosno drugom obliku tajminga.

Navedena podjela često se dokazuje tzv. *učinkom interferencije* (47) koji se odnosi na narušavanje, tj. ometanje izvedbe zadatka tajminga uzrokovano konkurentnim, ometajućim zadatkom. U tipičnom istraživanju efekata interferencije, sudionici izvode ometajući zadatak i simultano prate prolaz vremena u tekućoj procjeni vremena.
U istraživanjima u kojima su korištene paradigme dvostrukoga zadatka (engl. *dual-task*) s primarnim vremenskim zadatkom i dodatnim zadatkom "kognitivne prirode" (npr. mentalna aritmetika) pojavili su se dokazi u prilog već navedene hipoteze prema kojoj je za vrlo kratke vremenske intervale zadužen senzoričko-automatski sustav tajminga, dok je za intervale duže od sekunde zadužen sustav tajminga koji zahtijeva kognitivno procesiranje. Rammsayer i Ulrich (48) navode kako dodatni kognitivni zadatak nije imao utjecaj na diskriminaciju kratkih intervala od 50 do 100 ms, dok je diskriminacija dužih intervala u rangu sekunde bila znatno narušena zbog drugog zadatka. Slično tome, i Brown (47) je pronašao kako razina složenosti matematičkog zadatka ima utjecaj na preciznost konkurentnog tajming zadatka produkcije intervala od 2 s. Isto tako, u meta-analizi (19) navodi se cijeli niz istraživanja u kojima je konkurentni zadatak imao negativne posljedice na preciznost tajminga.
U istraživanjima u kojima se koristi paradigma dvostrukog zadatka standardno se navodi kako procjene vremenskih intervala pod takvim uvjetima postaju kraće, varijabilnije i/ili nepreciznije u usporedbi s pojedinačnim zadacima.

U istraživanju Maes i suradnika (28) pronađeno je kako su čelisti povećali varijabilnost u tempu kada bi izvodili konkurentni zadatak brojanja, dok Nagasaki (49) navodi relativno marginalne učinke konkurentnog zadatka u *tapingu*.
Holm i sur. (50) u istraživanju u kojem je korišten *taping* nisu pronašli značajan učinak kognitivne kontrole na varijabilnost u repetitivnom motoričkom tajmingu u rasponu između 0.5 s i 2.0 s.
Repp i Keller (51) su manipulirali pozornošću u zadatku u kojem su sudionici primarno izvodili *taping* uz istovremenu mentalnu aritmetiku. U zadatku *tapinga* tempo metronoma se,

doduše, mijenjao što je zahtijevalo stalne korekcije faze, no unatoč tome, konkurentni matematički zadatak nije utjecao na faznu korekciju u *tapingu*.
Sudeći prema literaturi rezultati su dvojaki. S jedne strane, izgleda da konkurentni zadaci nemaju utjecaja na procjenjivanje vremenskih intervala, dok je, sudeći prema drugim istraživanjima, tajming vrlo osjetljiv na interferenciju, tako da ometajući zadaci, čak i s malim opterećenjem pozornosti, bitno opterećuju izvedbu tajming zadataka (46).

Procesiranje intervala u ovome rangu povezuje se s funkcijom pamćenja, tj. sposobnošću pohranjivanja i prisjećanja informacija (52). Posebno je važna uloga tzv. kratkoročnog pamćenja, u koje informacija dolazi nakon što je bila zapisana u senzoričkom pamćenju i gdje se može neko vrijeme zadržati (53). Radno pamćenje podrazumijeva sposobnost održavanja, manipulacije i pristupa mentalnim reprezentacijama kada postoji potreba za potporom složene kognicije (54, str. 1). U Baddeley-evom multikomponentnom modelu kapaciteta radnog pamćenja ne podrazumijeva samo upamćivanje nego se odnosi na općenitiju sposobnost kontrole pozornosti i upravljanja kognicijom (citirano u 54). Sudeći prema istraživanjima, individualne razlike u kapacitetu radnog pamćenja predviđaju procjene vremenskih trajanja u metodi reprodukcije intervala (54).

1.1.1.6. Tajming intervala kraćih od jedne sekunde

U rasponu milisekundi određuje se interval između dva događaja u vremenu, ali isto se tako odvajaju i interpretiraju složeni vremenski obrasci u glazbi, ili npr., trajanje sloga ili pauza u govoru (2).
Buonomano i Karmarkar (4) navode kako procesiranje u rangu milisekundi obuhvaća raspon iznad 10 i ispod 500 do 1000 ms. Senzoričko procesiranje u tom rasponu često se naziva *perceptivnim tajmingom*, budući da je procesiranje informacija u navedenom rasponu "naglašeno perceptivne prirode, jako paralelno, te nije u kognitivnom dosegu" (Michon prema 4). Autori dalje navode kako praktički sve vremenske odrednice u govoru i diskriminaciji vokalizacije, te brojni vremenski indikatori percepcije u glazbi spadaju u taj raspon. Nadalje, procesiranje kretanja u vidnom i somatosenzoričkom sustavu odvija se na toj skali, isto tako fina motorička koordinacija funkcionira u rasponu desetina i stotina milisekundi, te se, prema tome, izuzetna postignuća sportaša i glazbenika zasnivaju na neuronskim mehanizmima koji mogu proizvoditi vremenski dobro usklađene događaje u rasponu milisekundi (4). Tajming kratkih vremenskih intervala često se povezuje s motoričkom kontrolom jer se voljni pokreti

tipično izvode u subsekundnom rasponu i mogu se ponavljati vrlo konzistentno. Vrlo je vjerojatno da su krugovi koji tu konzistentnost omogućuju locirani u motoričkom sustavu te se mogu koristiti za mjerenje kratkih intervala čak i u odsustvu pokreta (55).

Takav tajming može se odvijati korištenjem kortikalno moduliranih središnjih generatora obrazaca na razini leđne moždine, kortikalnih generatora vremenskih obrazaca ili vremenski predvidljivih promjena u stanicama (17).

Farmakološka istraživanja su pokazala kako određeni lijekovi (*remoxipride,* benzodiazepini, antagonisti *N-metil-D-aspartatnih* (NMDA) receptora), za koje je poznato da ometaju procesiranje u radnom pamćenju, odabirano narušavaju tajming u rasponu sekundi, no ne i u rasponu milisekundi (56).

1.1.1.7. Repetitivni motorički tajming i senzoričko-motorička sinkronizacija

Repetitivni motorički tajming je od ključnog značaja za brojne svakodnevne aktivnosti, od kojih su neke jedinstvene za čovjeka, kao npr. ples ili produkcija glazbe, ali i sposobnost da se sinkronizira aktivnost s drugima (42). Navedeni model tajminga često se istražuje u vidu paradigme *senzoričko-motoričke sinkronizacije* (SMS) koja označava koordinirani vremenski odnos između pokreta tijela i ritmičkih obrazaca u okruženju u određenom periodičkom kontekstu (48, 57). Najpoznatiji zadatak za procjenu SMS-a, odnosno repetitivnog tajminga, je već spomenuti *taping* prstom po podlozi u kojem se sudionici usklađuju s ponavljajućim zvučnim ili vidnim signalima.

Iako je *taping* moguć u rasponu 0.2 - 10 Hz izgleda da se najuspješnija sinkronizacija ostvaruje s vanjskim tempom koji mora biti blizu *unutarnjeg tempa* izvođača (engl. *spontaneous motor tempo)*, odnosno, blizu njihovog *referentnog tempa* (58).

Spontani motorički tempo djece (2-7 godina) kreće se u rasponu između 400 i 500 ms, a u ranoj odrasloj dobi usporava na oko 600 ms (59, 60, 61, 62). Odrasli mogu producirati i duže intervale i to do granice od 1800 ms (63, 64, 65, 66).

Kod intervala dužih trajanja ne radi se više o SMS-u nego o *produkciji vremenskih intervala* jer se zbog spomenute vremenske granice sinkronizacija više ne opaža (67). Naime, poslije navedene granice sudionici zvučne signale opažaju kao nezavisne jedan od drugog, budući da kod intervala dužih od 1800 ms, sudionici izvode dodir nakon pojave zvučnog signala, odnosno, kao reakciju na zvuk, a ne u anticipaciji (67). Granica od 1.8 s povezuje se s trajanjem *subjektivne sadašnjosti* i vremenskim kapacitetom radnog pamćenja (68, 69).

U nekoliko je istraživanja (sumirano u 65) navedena i donja granica na kojoj je sinkronizacija još uvijek moguća, te se smatra da je to na razini od 150-200 ms, što odgovara 5-7 dodira (udaraca) u sekundi.

Još od Klemmera (1957, 1967; citirano u 65) poznato je, kako u zadacima, u kojima je potrebno brzo reagirati na zvučne ili vidne podražaje koji se pojavljuju u izokronoj sekvenci s kratkim IRI-em, reakcije uglavnom dolaze prijevremeno, tj. prije podražaja, a ne nakon njega. To znači da se odgovori usklađuju s podražajima i prelaze u anticipaciju, što je karakteristično za SMS. Dakle, iako zadatak djeluje vrlo jednostavno, u pravilu se pojavljuje sistematska pogreška (*"greška sinkronizacije" ili "negativna asinkronija"*) jer dodiri često preduhitruju signal metronoma i to u rasponu od 20 do 80 ms (70). Nadalje, pozitivne asinkronije se pronalaze vrlo rijetko, a u izvedbama se redovito pojavljuju velike inter-individualne razlike (70).

Kao što je već navedeno, različiti senzorički sustavi (slušni, vidni, taktilni i vestibularni) omogućuju usklađivanje s podražajima iz okoline, no smatra se da je slušni sustav u određenoj prednosti (71). Repp (65; str. 973) npr. navodi da sinkronizacija s bljeskovima svjetla nije moguća u intervalima manjim od "otprilike 460 ms", što je oko četiri puta viši prag nego kod zvučnih intervala. Nadalje, i diskriminacija kratkih vremenskih intervala puno je bolja kada su ti intervali označeni zvučnim signalima, a ne vidnim ili taktilnim (5).

Razlike se vjerojatno pojavljuju zbog toga što se veze između motoričkoga i slušnog sustava razlikuju od veza motoričkoga i vidnog sustava (73). Thaut i sur. (74) navode kako postoje *prilično izravne* veze između slušne moždane kore i spinalnih motoneurona, što omogućava slušnom ritmu *ulaz u motoričko ponašanje*.

S druge strane, zanimljivo je napomenuti da, kako izgleda, slušni modalitet nije nužan da bi se razvila jaka SMS, naime, pokazalo se kako se i kongenitalno gluhe osobe mogu dobro uskladiti s periodičkim vidnim signalima, čak bolje od čujućih osoba (75).

Mjere kojima se procjenjuje izvedba u *tapingu* obično su srednje vrijednosti *IRI-a* i pripadajuće standardno odstupanje (SD), a mjere koje se najčešće analiziraju su koeficijenti varijabilnosti IRI-a (u slučaju da se radi o različitim skalama), te mjere asinkronije – razlike između ciljanog i prezentiranog IRI-a koje određuju preciznost izvedbe.

1.1.1.8. Wing – Kristoffersonov model motoričkoga tajminga

Tajming periodičnih motoričkih akcija (repetitivni motorički tajming) često se modelira prema teoriji *unutarnjeg sata* koji motoričkom sustavu omogućuje vremenske informacije potrebne za izvedbu namjeravane akcije (76). Jedan od najpoznatijih modela te vrste je Wing-Kristoffersonov dvokomponentni model repetitivnog *tapinga* (77, 78; W-K model; Slika 1).

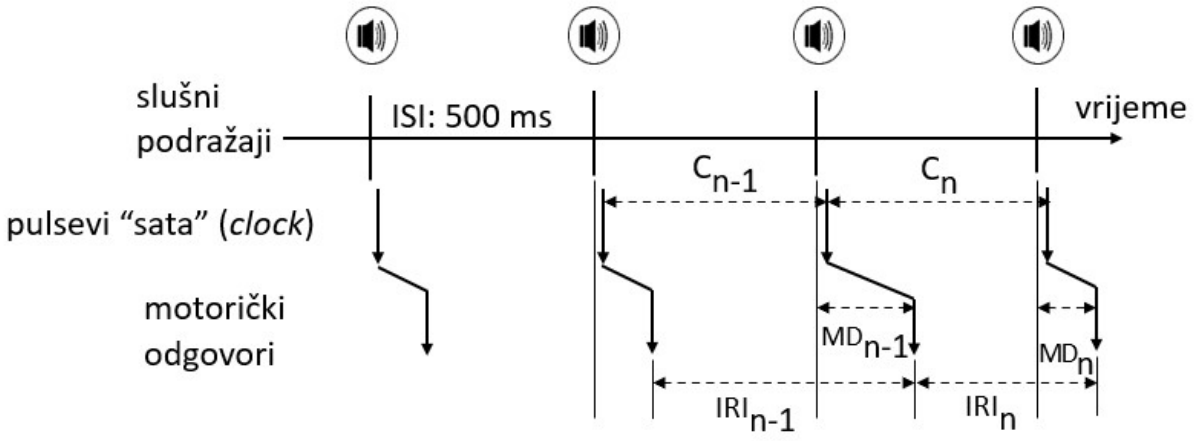
U modelu se koriste svojstva varijance i autokovarijance serije dodira da bi se odredio izvor varijabilnosti, tj. da bi se odredilo da li varijabilnost proizlazi iz središnjeg sustava mjerenja vremena ili je uzrokovana kašnjenjem motoričkoga sustava.

W-K model pretpostavlja funkciju dva odvojena procesa koji doprinose navedenoj varijabilnosti izvedbe u seriji repetitivnih pokreta. Prvi proces je povezan s djelovanjem *centralnog sata* koji signalizira kada bi odgovor trebao biti iniciran, a drugi je povezan s perifernim sustavom izvedbe motoričke akcije koja sadrži kašnjenje. Prema pretpostavci autora, ta dva procesa funkcioniraju odvojeno. Naime, proces koji kontrolira *sat* određuje kada bi reakcija trebala biti inicirana, no nema informacije o motoričkoj izvedbi, isto tako, implementacijski sustav ne zna je li *sat* precizan ili nije. S obzirom na navedeno, procesi sata i motoričkoga kašnjenja u W-K modelu smatraju se slučajnim nezavisnim varijablama s normalno distribuiranom varijancom.

Varijabilitet u modelu može se izraziti kao: *var(I)=var(C)+2var(MD*), gdje *var(I)* označava ukupnu varijancu, dok je *var(C)* predstavlja varijancu *centralnog sata*, a *MD* varijancu implementacijskog procesa (*motor delay*).

Daljnja pretpostavka modela je da se varijance sata i motoričkoga kašnjenja mogu procijeniti iz kovarijančne funkcije serije intervala između odgovora (IRI-a). S obzirom da je motoričko kašnjenje proces koji je nezavisan od procesa *sata*, eventualno dugo motoričko kašnjenje produžiti će trenutni IRI, a skratiti sljedeći. Zbog toga varijabilnost u motoričkom procesu producira negativnu kovarijancu između uzastopnih intervala.

S obzirom na to da se takva međuzavisnost ne pronalazi u procesima *sata*, dugi (ili kratki) interval nema učinak na uzastopne IRI-e, varijanca motoričkoga kašnjenja se dobiva iz *Lag1* kovarijance *autocov(1)=- var(MD).* Uzimajući u obzir da se ukupna varijanca IRI-a dobiva izravno iz osnovnih podataka, varijanca *sata* dobiva se odgovarajućim supstitucijama u jednadžbi.



Slika 1. Prikaz WK modela. Dvokomponentni model prikazuje razinu sata i motoričku razinu. Na razini sata (C) stvara se serija impulsa koji odražavaju dužinu intervala između podražaja te induciraju dodir koji sadrži motoričko kašnjenje (MD) koje je varijabilno, a određuje dužinu intervala između dodira (IRI-a) (skicirano prema Birket i Talbot, 2012).

1.1.2. Percepcija ritma

Čini se da unutarnji periodički tajming može utjecati na percepciju ritma (71). Naime, smatra se da, osim što senzorički ulaz može pokrenuti motoričko planiranje, motoričke regije također mogu generirati senzorička predviđanja u odnosu na ishod planirane ili izvršene akcije (71). Brojna istraživanja pokazuju da je moždana aktivnost izazvana slušnim podražajem modulirana kroz percepciju ritma (engl. *beat*) odnosno kroz unutarnji ritam (79, 80, 81, 82), što se često događa u *beta* pojasu EEG-a (73, 83, 84) pa takva modulacija može imati i motoričko porijeklo.

Cijeli niz istraživanja podržava ulogu motoričkoga sustava u stvaranju perceptivnih predviđanja, naime, kod slušanja ritmova koji nisu jasno sinkronizirani s naglašenim dobama opaženo je kortikalno motoričko planiranje i aktivnost strijatuma (85, 86, 87, 88), osim toga, tijekom percepcije ritma motoričke areje se uspješno povezuju sa senzoričkim arejama (85). Navedeno upućuje na moguću uključenost motoričkih struktura u perceptivne prosudbe vremenskih intervala, čak i kada akcija nije potrebna (12, 89, 90). Ipak, nije poznato kako točno motorički sustav utječe na slušnu percepciju, no smatra se da ili djeluje supresivno (92) ili služi kao izvor senzoričkih predviđanja što oblikuje ritmičku percepciju. Arnal i Giraud (93) i Todd

i Lee (94) smatraju da slušno procesiranje koristi sustav motoričkoga planiranja koji je baziran na apstraktnom internom modelu vremena. Štoviše, smatra se da motoričko planiranje nije samo u funkciji predviđanja, nego uzročno oblikuje percepciju preko dorzalnog slušnog puta koji povezuje premotoričko, tjemeno i slušno područje kako bi se implementirale dvosmjerne zvučno-motoričke transformacije (71).

Ukoliko se promatra složenija poliritmička sinkronizacija pronalazi se aktivacija dodatnih kortikalnih područja uključujući tjemenu i inferiornu čeonu moždanu koru (95), dok manipulacija ritmovima uključuje tjemenu moždanu koru (96).

1.1.3. Neuronska osnova tajminga i percepcije vremenskih intervala

U nekim meta-istraživanjima (97, 98) navode se rezultati dobiveni na temelju fMRI analiza (funkcionalna magnetska rezonancija) koji ukazuju na konzistentnu aktivaciju cijelog niza kortikalnih i subkortikalnih struktura tijekom percepcije i procjenjivanja vremenskih intervala i to: senzoričko-motorička područja, premotoričko polje, dodatno motoričko polje, tjemena moždana kora te bazalni gangliji i mali mozak. U slučaju motoričkoga tajminga (*taping*), aktivacija navedenih regija u fazi nastavka razlikuje se između *tapinga* koji je vođen izvana i *tapinga* u vlastitom tempu bez metronoma.

1.1.3.1. Mali mozak

Iako se mali mozak nekada povezivao samo s motoričkom funkcijom, danas se smatra da je uključen u različite procese kao npr. motivaciju, pozornost, asocijativno učenje i propriocepciju (99, 100, 101, 102).

Mali mozak je izravno ili neizravno povezan sa skoro svim dijelovima središnjeg živčanog sustava (SŽS; 103, 104), a posebno je naglašeno sudjelovanje malog mozga u biološkoj bazi percepcije vremena (105). Iako je Braitenberg još 1967. (106) postavio hipotezu tajminga kao jedne od glavnih funkcija malog mozga, uloga te strukture u tajmingu još ni danas nije razjašnjena.

Jedan od tradicionalnih eksperimenata u istraživanju tajminga motoričkih akcija bio je eksperiment kondicioniranja treptaja oka. U tome pokusu, životinjama se prezentira zvučni signal te im se istovremeno upuhne zrak u rožnicu. Posljedica ponavljanja tih radnji je treptanje na zvučni signal bez upuhivanja zraka. Navedeno rezultira time da životinje nauče izvoditi periodične treptaje jednake intervalima između pojedinih podražaja. U tome pokusu otkriveno

je da lezije kore malog mozga ne ukidaju kondicionirani odgovor, ali znatno narušavaju njegov tajming (107).

Isto tako, u istraživanju pacijenata s cerebelarnim lezijama, pronađena je veća varijabilnost u spontanom motoričkom tempu (*taping*) u usporedbi sa zdravim odraslim osobama (108, 109, 110, 111, 112, 113). Dakle, cerebelarna disfunkcija izgleda umanjuje efikasnost izvedbe u zadatku SMS-a (114).

Droit-Volet i sur. (115) navode lošiju izvedbu djece s meduloblastomom u usporedbi s kontrolnom skupinom u zadatku vremenske reprodukcije s motoričkom komponentom, ali ne i u zadatku čiste vremenske percepcije. Međutim, treba napomenuti da je većina djece u navedenom istraživanju imala oštećenje medijalnog dijela malog mozga, uključujući vermis.

S druge strane, postoje određene indicije uključenosti malog mozga u senzorički tajming, kao što je diskriminacija intervala. Ivry i Keele (116) pokazali su da su pacijenti s cerebelarnim lezijama manje precizni u diskriminaciji intervala od 400 ms nego što su to pacijenti s kortikalnim lezijama. Gooch i sur. (117) također navode najveći utjecaj u aktivnostima koje su se odnosile na milisekunde. U drugim istraživanjima na pacijenti s cerebelarnim lezijama u zadacima diskriminacije intervala 400 ms i 4 s ustanovljeno je i oslabljena percepcija u rasponu milisekundi i sekundi (118).

Osim pitanja dužine vremenskih intervala, pitanje je da li se mehanizmi uključeni u percepciju trajanja razlikuju od onih uključenih u percepciju ritmova. Ivry (119) smatra da percepcija i proizvodnja ritmova dijele zajednički vremenski sustav, dok Grahn i Brett (120) navode aktivaciju malog mozga za vrijeme slušanja ritma bez ikakve produkcije ritma. Nadalje, u nekim istraživanjima slikovnih prikaza mozga navodi se uključenost malog mozga u različitim ritmičkim zadacima i to u motoričkoj proizvodnji i u percepciji ritma (121, 122, 123, 124). S druge strane, u određenom broju istraživanja slikovnih prikaza mozga (PET i fMRI) navodi se kako nije pronađena nikakva cerebelarna aktivaciju tijekom percepcije trajanja podražaja (pregled u 14, 16).

Ipak, utjecaj cerebelarnih lezija na sinkronizaciju može biti uvjetovan njihovom lokalizacijom. Naime, kod medijalnih cerebelarnih lezija pronađeno je povećanje varijabilnosti motoričkoga odgovora, dok se kod lateralnih lezija pronalazi povećana varijabilnosti koja se povezuje s središnjim mjeračem vremena, tj. s vremenskom komponentom izvedbe (125, 15, 126, 13).

Jirenhed i Hesslow (127) zapazili su povećanu aktivnost Purkinjeovih stanica tijekom određivanja vremenskih intervala između uvjetovanog i neuvjetovanog stimulusa, a Jueptner i

sur. (121) pokazali su u istraživanju slikovnih prikaza mozga kako je vermis aktiviran tijekom zadataka diskriminacije intervala od 300 ms.

Neki istraživači povezuju djelovanje malog mozga s drugim regijama, tako npr. Mioni i sur. (128) smatraju da mali mozak i bazalni gangliji tijekom motoričkoga zadatka integriraju proprioceptivne informacije i mehanizam percepcije vremena, dok Grahn i Rowe (85), te Grube i sur. (91) specifično navode kako mali mozak kodira diskretne periode vremena, dok su bazalni gangliji više uključeni u percepciju ritma. Iversen i Balasubramaniam (71) navode da je cerebelarna aktivacija primijećena samo tijekom SMS-a, a ne i u fazi nastavka što upućuje na značaj malog mozga za motoričku koordinaciju i tajming koji je vođen vanjskim podražajem.

S druge strane aktivacija strijatuma je pronađena i u sinkroniziranom *tapingu* i u *tapingu* vlastitim tempom što upućuje na ulogu strijatuma u stvaranju periodičnih ponavljanja. Takva interpretacija je u skladu s modelom Teki-ja i sur. (129) prema kojem se senzoričko-motoričke asinkronije na razini pojedinačnog intervala procesiraju u kortikalno-cerebelarnim mrežama, dok kortikalno-strijatalne mreže procesiraju periodičnost intervala.

U funkciji vremenskog procesiranja, mali mozak komunicira i s kortikalnim regijama, te neki autori smatraju da vremenski regulira aktivnost neurona u tim regijama (130, 131). U tome kontekstu, O'Reilly i sur. (132) zapazili su veću interakciju između malog mozga i intraparijetalnih regija kada perceptivno predviđanje sadrži vremenski aspekt. Rezultati su također u skladu s onima koje su pronašli Harrington i sur. (133) kod odraslih osoba s cerebelarnim lezijama gdje nije pronađeno nikakvo oštećenje u zadacima percepcije vremena.

1.1.3.2. Bazalni gangliji

Bazalni gangliji pospješuju motoričku kontrolu (134, 105), no bazalni gangliji su također povezani s kognitivnim i emocionalnim funkcioniranjem te s motivacijom (135, 136), ali isto tako i s učenjem, proceduralnim pamćenjem, nagradom i ovisničkim ponašanjem, stvaranjem navika i percepcijom vremena (137). Osim malog mozga, bazalni gangliji se često navode kao struktura koja bi mogla biti odgovorna za hipotetske operacije mjerenja vremena, budući da oštećenje tih struktura narušava ponašanje koje ovisi o preciznom tajmingu, što je vidljivo iz ritmičkih pokreta u Parkinsonovoj bolesti (138, 139).

Iako se te abnormalnosti u izvedbi pokreta mogu pripisati nekim općenitijim motoričkim funkcijama, izgleda da bazalni gangliji participiraju u percepciji vremena (139). U

istraživanjima na pacijentima koji boluju od Parkinsonove bolesti (140) i farmakološkim istraživanjima na životinjama, dokazuje se da su operacije mjerenja vremena regulirane neurotransmisijom dopamina u strijatumu. Štoviše, neki autori navode strijatum kao središnji „tajmer“ koji kontrolira vremenske mreže (30) budući da su animalna istraživanja pokazala kako se nakon lezije strijatuma gubi sposobnost mjerenja trajanja intervala u prije naučenom zadataku (141).
Matell i sur. (146) navode da strijatum sudjeluje u reprezentaciji vremenskih intervala na temelju sposobnosti detekcije sličnih obrazaca kortikalnih i talamičkih oscilacija te da nakon toga sinkronizira okidanje neurona sukladno različitim zahtjevima percepcije vremena.

To se podudara s nalazima Jonesa i sur. (147) koji su ispitivali uključenost bazalnih ganglija u procesiranje intervala milisekundi i sekundi, ali također i modulacijsku ulogu dopamina. U istraživanju u kojem su sudjelovali pacijenti s Parkinsonovom bolešću te zdravi subjekti pronađeno je kako je očuvanost bazalnih ganglija nužna za produkciju intervala vremena u sekundama, kao i za reprodukciju kraćih intervala.
Nadalje, Coull i sur. (148) navode da je preciznost percepcije vremena narušena zbog promijenjenog utjecaja dopamina na putamen, što dovodi do umanjene ili uveličane procjene vremenskih intervala. Ti su učinci također zapaženi u istraživanjima koja su uključivala dopaminergičke agoniste i antagoniste te kod pacijenata s Parkinsovom bolešću (147).
Frontostrijatalni krugovi omogućavaju reprezentaciju perioda vremena na način da doprinose procesima kodiranja trajanja motoričke akcije (149), odnosno bazalni gangliji utječu na prilagodbe motoričke komponente na percepciju vremena.

1.1.3.3. Tjemena moždana kora

Unutar cijelog niza moždanih struktura koje su u literaturi bile povezivane s tajmingom, pronalazi se i tjemena moždana kora - područje koje je važno za integraciju senzoričkih informacija (150, 151), no to je područje povezano i s raznim kognitivnim funkcijama (152, 153).

Anatomsko funkcionalne relacije tjemenog i sljepoočnog režnja te dorzolateralna prefrontalna moždana kora (DLPFC) povezane su s kontrolom akcije i spacijalnim odrednicama (154) pri čemu je tjemena moždana kora esencijalna za planiranje pokreta baziranih na senzoričkim informacijama i u kodiranju kognitivnih funkcija (155).

Tjemena moždana kora je povezana i s *teorijom magnitude* u kojoj se predlaže sličnost između prostora, veličine, broja, brzine i vremena (1), no sudjelovanje tjemene moždane kore u procjenjivanju vremenskih intervala i u prostornoj orijentaciji teško je razgraničiti. U tome kontekstu, u istraživanjima u kojima su evaluirane te komponente identificirana je aktivacija lijeve inferiorne tjemene moždane kore (156), i posebno, lateralne intraparijetalne areje koja je bila povezana s percepcijom vremenskih intervala (157), ali i s tajmingom pokreta (158).

Istraživanja na pacijentima koji su preboljeli moždani udar uz posljedične lezije desne tjemene moždane kore, pokazala su deficit u diskriminaciji intervala od 300 i 600 milisekundi (159).

Istraživanja koja su uključivala transkranijalnu magnetsku stimulaciju (TMS), pokazala su promjene u desnom posteriornoj tjemenoj moždanoj kori tijekom izvedbe zadataka koji uključuju percepciju vremena (160) uključujući medijacijsko funkcioniranje posteriorne tjemene moždane kore u prostornom procesiranju vremena (161).

1.1.3.4. Dodatno motoričko polje

Dodatno motoričko polje (engl. *supplementary motor area;* SMA) je uključeno u stvaranje voljnog pokreta i pohranu naučenih motoričkih akcija (148). Iako je polje SMA primarno odgovorno za generiranje pokreta, brojni zadaci tajminga pokazali su aktivaciju u tom području, iako motorički izlaz nije bio potreban (180). U suvremenim istraživanjima navodi se kako je uloga polja SMA u vremenskoj produkciji odabir populacija neurona u medijaciji vremenske pozornosti. Snimanja aktivnosti pojedinih neurona *(single cell recordings)* kod primata pokazala su neuronsko kodiranje intervalnog tajminga u prednjem dijelu SMA polja (193).

Neki autori povezuju verbalnu procjenu vremenskih intervala sa SMA poljem te navode da lezije u tom području dovode do modificirane produkcije ritma i percepcije trajanja zadatka (162). S druge strane, Coull i sur. (148) pokazali su da su aktivnosti DLPFC-a i SMA polja povezane s kognitivnim teškoćama zadatka, a ne s percepcijom vremenskih intervala.

1.1.3.5. Dorzolateralna prefrontalna i inferiorna prefrontalna moždana kora

U zadacima tajminga je za praćenje prezentiranog podražaja i održavanje reprezentacije zadanog trajanja u radnom pamćenju odgovorno područje DLPFC (182, 130).
Neka su istraživanja pokazala da je integritet desnog DLPFC-a i desnog inferiornog tjemenog režnja od kritičnog značaja za deficite u diskriminaciji i procjeni trajanja vremenskih intervala od nekoliko sekundi (140, 163). No, pronađeno je kako je DLPFC uključen i u procese milisekundnog tajminga u kojima je uloga pozornosti i radnog pamćenja manje važna (164, 139, 165).

U istraživanju Smith i sur. (165) diskriminirani su intervali u trajanju od oko 1 sekunde, koji su se međusobno razlikovali u rasponu od nekoliko stotina milisekundi pa su zbog toga zahtjevi pozornosti i radnog pamćenja bili relativno mali i pod kontrolom dodatnog zadatka, no svejedno je zapažena jaka aktivacija DLPFC-a i IFC-a na desnoj strani.

U nekim se istraživanjima navodi da DLPFC ima ulogu komponente koja održava vremenski interval "online", pa je zbog toga važna kognitivna komponenta u procjeni vremenskih intervala, a navedena uloga istovremeno objašnjava zašto se DLPFC aktivira u zadacima procjenjivanja vremenskih intervala. U kontekstu modela *unutarnjeg sata* DLPFC time dobiva ulogu *spremnika,* a radno pamćenje poprima ulogu hipotetskog *unutarnjeg sata* (166, 119).
Neka istraživanja (168, 169) nude drugo objašnjenje prema kojem neke regije unutar DLPFC-a služe tajmingu, a druge funkcijama radnog pamćenja.
U većini istraživanja prefrontalna aktivacija pronađena je u desnoj hemisferi pa se navodi da dominantno desni DLPFC i IFC posreduju u određivanju vremenskih intervala u rasponu sekundi (167, 170) i diskriminaciji intervala u rasponu milisekundi (139, 165).
Larsson i sur. (171) te Rubia i sur. (174) navode aktivaciju DLPFC-a u *tapingu* u intervalima u rasponu stotina milisekundi.
Desni IFC je prefrontalna regija koja se također uobičajeno aktivira tijekom zadataka motoričkoga tajminga, npr. prilikom *tapinga* prstima (125), ritmičkih pokreta prstiju (172), reprodukcije ritma (173) i SMS-a (174).
No, pronađeno je isto tako da je IFC uključen u perceptivni tajming poput diskriminacije intervala u rasponu stotina milisekundi (175, 176, 165), percepciju ritma (55) i produkciju intervala u rasponu nekoliko sekundi (177).

U pokušaju da razdvoje uključenost različitih prefrontalnih regija u aspekte tajminga Brunia i sur. (177) pripisali su aktivaciju IFC-a izvedbi predviđenih pokreta (produkcija intervala od 3 sekunde) na temelju povratne informacije iz protekle izvedbe, dok za DLPFC navode uključenost u vremensko programiranje motoričkoga izlaza.
Nadalje, Gruber i sur. (166) te Schubotz i sur. (55) pronašli su aktivaciju IFC-a prilikom praćenja ritma bez izvedbe pokreta. Prema tome, IFC bi prije mogao biti u relaciji s procesima perceptivne procjene nego s aspektima izvedbe motoričkoga tajminga.

1.1.4. Neki neurobiološki modeli tajminga

1.1.4.1. Model učestalosti strijatalnoga ritma

Najveći nedostatak skalarne teorije tajminga jest neidentificirani neurobiološki mehanizam kojem bi se mogla pripisati funkcija faze *sata* u skalarnom modelu tajminga. Jedan od najpoznatijih neurobiološki prihvatljivih modela intervalnoga tajminga koji rješava spomenuti nedostatak jest model *učestalosti strijatalnoga ritma* (engl. *Striatal Beat Frequency*; SBF; 29, 269, 8). U SBF modelu predlaže se alternativna neuronska osnova za fazu *sata* prema kojoj je primarni izvor vremenske informacije talamo-kortikalno-strijatalna mreža.
SBF model utemeljen je na pretpostavci da kortikalni neuroni ili skupine neurona *(kortikalni oscilatori)* relativno stabilno osciliraju u određenom vremenskom trajanju, a međusobno se razlikuju po svojim frekvencijama. Kortikalni oscilatori su najvjerojatnije locirani u prefrontalnoj moždanoj kori (PFC), no moguće su uključene i druge regije kao npr. SMA, posteriorni dio tjemene moždane kore ili senzorička područja (273). SBF model pretpostavlja da se, s obzirom na to da oscilatori imaju različite frekvencije, određeni momenti u vremenu povezuju s određenim obrascima oscilatora. Naime, smatra se da svaki oscilator ima vlastitu frekvenciju te postaje aktivan kada razina aktivacije dosegne određenu veličinu praga. Aktivacija traje tako dugo dok razina ne padne ispod određene vrijednosti što tipično rezultira u trajanju aktivnosti svakog pojedinoga oscilatora u omjeru od 1 do 2 posto od ukupnoga trajanja ciklusa (273).
Srednje veliki projekcijski neuroni s dendritičkim trnovima (engl. *medium spiny neurons*; MSN) u strijatumu imaju ulogu detektora kortikalnih oscilacija te se aktiviraju ako opaze određeni obrazac aktivnosti oscilatora. Prema drugoj pretpostavci modela trajanje vremenskih intervala kodira podudarna aktivacija velikoga broja kortikalnih neurona (ulaz) koji projiciraju na MSN neurone (izlaz), a oni odabirano odgovaraju na određene pojačane obrasce.

Moglo bi se reći da su strijatalni MSN-ovi neurobiološka implementacija izlazne jedinice što je potkrijepljeno neurobiološkim dokazima (14, 30, 270). Općenito se smatra da je strijatum glavni ulazni sustav u bazalne ganglije, a svaki strijatalni MSN može primati i do trideset tisuća ulaza iz različitih kortikalnih i talamičkih jedinica što je u skladu s pretpostavkom da je izlazna jedinica povezana s velikim brojem oscilatora (273). Nadalje, bazalni gangliji, a posebno dorzalni strijatum, često se smatraju sustavom perceptivnoga filtriranja, što dokazuje da strijatalni MSN-ovi trebaju veliki broj usklađenih ulaznih signala prije nego započnu okidati. Zbog toga MSN-ovi ne okidaju ako ulaz iz oscilatora nije adekvatan (273).

Na početku vremenskoga intervala, model pretpostavlja fazno poništenje (engl. *reset*) trenutnog stanja kortikalnih oscilatora, nakon čega očitavanje oscilacija započinje iznova. Faza kortikalnih oscilatora dovodi do jedinstvenoga obrasca aktivacije tijekom vremenskoga trajanja (8, 10), a MSN-ovi imaju ulogu otkrivanja podudarnosti, dakle navedeni neuroni očitavaju trenutno stanje kortikalnih oscilatora. Nakon događaja u kojima je naglašena vremenska dimenzija, strijatalni neuroni na osnovi dopaminergičkoga ulaza postaju osjetljivi na specifične obrasce u oscilacijama. Navedeno upućuje na još jednu važnu pretpostavku modela prema kojoj tonička razina dopamina utječe na brzinu kortikalnih oscilatora (8) koji određuju brzinu unutarnjega sata.

U SBF modelu (29, 269) na ulaz u strijatalne MSN-ove utječe *snaga veze* između oscilatora i MSN-ova**,** a ona je određena prosjekom stanja oscilatora u prethodnim vremenskim točkama pojačavanja. Dakle *sinaptička snaga* ovisi o učenju na osnovi dugoročne potencijacije te je pod utjecajem dopamina koji se oslobađa nakon opažanja vremenski značajnoga događaja. Stoga, sposobnost reprezentacije određenoga trajanja ovisi o sinaptičkoj snazi koja je pod utjecajem učenja. Sinaptička snaga određenoga MSN-a u SBF modelu temelji se na memorijskoj reprezentaciji svih prethodnih iskustava s trajanjem događaja koje taj MSN kodira (29, 269).

Kortikalno-strijatalna sinaptička snaga u SBF modelu ima istu funkcionalnu ulogu kao i broj impulsa pohranjen u referentnom pamćenju u skalarnoj teoriji tajminga (36). To znači da sinaptička snaga služi kao mehanizam filtriranja koji ograničava aktiviranje MSN-a na vremenski interval povezan s određenim trajanjem događaja, na isti način kao što brojanje impulsa ograničava odgovor na određenu vrijednost u spremniku, odnosno na očitavanje sata pohranjeno u pamćenju.

U SBF modelu svaki individualni MSN ima jedinstvenu sinaptičku snagu što znači da svako pojedino subjektivno trajanje događaja kodira jedinstveni MSN. Prema tome, moglo bi se reći da doživljaj nekog vremenskog trajanja „D“ s određenim brojem ponavljanja rezultira u

određenoj (naučenoj) sinaptičkoj snazi, a povezani MSN postaje „detektor vremenskih svojstava“ i uvijek će okidati nakon isteka vremena „D“. Ako, u nekom kasnijem vremenskom trenutku, neki drugi događaj ima istu vremensku strukturu, prethodni MSN se može povezati i s tim događajem, što sugerira da strijatalni MSN-ovi djeluju na vrlo sličan način kao detektori svojstava ili perceptroni za druge senzoričke ulaze (273).

Intervalni tajming u SBF modelu funkcionira slično kao i u skalarnom modelu, a sadrži tri komponente: oscilatore, kortiko-strijatalne veze i MSN-ove koji imaju ulogu donošenja odluka. Oscilatori osiguravaju aktivacijski obrazac slično kao i brojanje impulsa za različita trajanja u skalarnom modelu tajminga, kortiko-strijatalne veze djeluju kao memorijski trag te uvjetuju djelovanje MSN-a čije okidanje reprezentira donošenje odluke. Za razliku od skalarnog modela u kojem se na temelju jednog pravila za donošenje odluka procjenjuju različita trajanja, u SBF modelu svako trajanje je povezano s jedinstvenim MSN-om zbog jedinstvene sinaptičke snage (273).

1.1.4.2. Model populacijskog sata

Vremenski intervali mogu se kodirati na osnovi promjene aktivnosti neuronske populacije tijekom vremena, odnosno na temelju promjene dinamike stanja populacije, i to na način da svaki trenutak fizičkog vremena odgovara jedinstvenom obrascu aktivacije populacije (271). Takav mehanizam tajminga neki autori nazivaju modelom *populacijskoga sata,* a zadanu točku u vremenu, slično kao i u SBF modelu, predstavlja jedinstveni obrazac aktivnosti unutar neuronske mreže (275).

Posljednja istraživanja aktivnosti pojedinačnih stanica u područjima mozga koja su uključena u prospektivni tajming pokazala su kako se i u motoričkom tajmingu i u kombiniranom senzoričko-motoričkom tajmingu, aktivnost neuronske populacije mijenja prema obrascu u kojem aktivnost populacije prelazi kroz nekoliko stanja. Navedena aktivnost naziva se *neuronskom trajektorijom* (engl. *neural trajectory*), a mogla bi se opisati kao niz stanja populacije neurona tijekom vremena koja odražavaju razvoj aktivnosti populacije (271).

Neuronske trajektorije su, osim u tajmingu pojedinačnih intervala, opažene i u tajmingu višestrukih trajanja kod složenijih vremenskih struktura, kao što su ritmičke sekvence (274). Npr., u eksperimentu u kojem su majmuni izvodili *taping* prema metronomu s intervalima između 450 i 1000 ms, autori su opazili da se tijekom *tapinga* neuronska trajektorija razvija u

kružni obrazac pri čemu je trajanje intervala bilo kodirano promjenama u promjeru trajektorije (274).

Neuronske trajektorije mogu kodirati vremenske informacije s rasponom trajanja od otprilike jedne sekunde do nekoliko minuta.

Stabilne neuronske trajektorije u obliku uzastopne aktivnosti opažene su u strijatumu i hipokampusu u rasponu koji pokriva intervale dužine minute, a izvedba zadataka ovisila je o hipokampalnoj aktivnosti, što je u skladu sa sve većim brojem istraživanja u kojima se sugerira da kod vremenskih trajanja u rasponu desetina sekundi i dužih hipokampus ima glavnu ulogu (271).

Jedan od najčešćih obrazaca aktivnosti opaženih kod pojedinačnih stanica je monotono linearno povećavanje okidanja (engl. *ramping activity)* što često traje tijekom cijelog intervala (270, 274).

Kao i u motoričkom tajmingu, u kojem subjekti uče predviđanje pokretanja akcije u odnosu na vanjski signal, na sličan način subjekti mogu naučiti predvidjeti kada će se zbiti vanjski događaj unutar stabilnoga *vremenskog očekivanja* koje se ponavlja, što omogućava efikasnije i preciznije procesiranje informacija povezanih sa zadatkom. Sudeći prema istraživanjima, neuronske trajektorije mogu kodirati takva naučena vremenska očekivanja slično kao i u senzoričkom i motoričkom tajmingu (274).

Istraživanja u području računalne neuroznanosti u kojima su korištene povratne neuronske mreže (engl. *recurrent neural networks*) u kojima je reproduciran prospektivni tajming ukazuju da stvaranje stabilnih neuronskih trajektorija može proizaći iz dinamike lokalnih krugova i vanjskoga senzoričkog ulaza koji se odnosi na neko trajanje intervala (276).

Iako lokalni krugovi mogu stvarati stabilne neuronske trajektorije, eksperimentalna opažanja su pokazala da interakcije između područja također igraju važnu ulogu u stvaranju stabilnih trajektorija.

U istraživanjima na ljudima sa slikovnim prikazom mozga tijekom zadataka prospektivnog tajminga konzistentno se zapaža uključenost mreža koje obuhvaćaju brojna područja mozga, a neka područja unutar tih mreža angažirana su samo tijekom određenih faza u zadatku (270).

Prema tome, stvaranje stabilnih neuronskih trajektorija može proizaći iz interakcija između brojnih područja mozga čije se uloge nadopunjuju (270).

Posebnu ulogu u prospektivnom tajmingu mogle bi imati kortikostrijatalne interakcije (14), naime u nekoliko istraživanja u kojima su istovremeno snimani strijatum i moždana kora tijekom istoga zadatka tajminga opaženo je odvajanje što sugerira da strijatum moguće djeluje tako da poboljšava kortikalne trajektorije koje reprezentiraju prolaz vremena (277).

U prospektivnom tajmingu važnu ulogu igra neuromodulacijski sustav. Pokazalo se da manipulacije u dopaminergičkom signaliziranju dovode do pomaka u procjeni vremenskih trajanja, što ukazuje da dopaminergički neuroni mogu kontrolirati brzinu nastajanja neuronske trajektorije (14).
U skladu s tim, izravna snimanja aktivnosti dopaminergičkih neurona u supstanciji nigri pokazala su da je aktivnost populacije povezana s procjenom trajanja (278).
Nadalje, optogenetičke manipulacije aktivnosti dopaminergičkih neurona, mijenjaju procjenu trajanja konzistentno s kontrolom brzine razvoja trajektorije, naime povećana dopaminergička aktivnost dovodi do precjenjivanja trajanja i obratno (278).
Osim kontrole brzine kojom se trajektorija razvija, dopaminergičko signaliziranje može također imati znatan utjecaj na inicijalno formiranje trajektorije na temelju svoje uloge u potkrepljivanju u učenju (278).
Ključno je pitanje postoji li u nastajanju stabilnih neuronskih trajektorija neki zajednički princip koji obuhvaća senzorički tajming, motorički tajming i vremensko očekivanje ili se ti procesi razlikuju u odnosu na specifični vremenski kontekst u kojem se pojavljuju.

1.1.4.3. Vremenska dimenzija epizodičkog pamćenja i stanice koje pamte vrijeme

Vremenska dimenzija epizodičkog pamćenja temelji se na kodiranju vremenskih odnosa između događaja, a neki autori smatraju da je upravo reprezentacija vremena ključna komponenta epizodičkog pamćenja (279). Sudeći prema brojnim istraživanjima izgleda da u vremenskoj organizaciji pamćenja glavnu ulogu ima hipokampus jer je neophodan u pamćenju redoslijeda u nizu događaja.

Otprije je poznato da hipokampus podržava reprezentaciju prostora (280) i to na temelju mehanizma koji uključuje *stanice koje pamte mjesto* (*engl. place cells;* prema 52), a radi se o stanicama u hipokampusu koje se aktiviraju kada životinja zauzme određeno mjesto u prostoru. U novije vrijeme pojavljuju se nalazi o hipokampalnim *stanicama koje pamte vrijeme (engl. time cells)* koje okidaju kada se životinja nalazi u određenom trenutku nekog vremenski strukturiranog iskustva (281).
Prvi izravni dokazi vremenskoga kodiranja hipokampalnih neurona pronađeni su u eksperimentima na štakorima u kojima su CA1 neuroni (CA polje u hipokampusu; lat. *cornu Ammonis*) snimani u zadatku u kojem se zahtijevalo zapamćivanje redoslijeda prezentiranoga

niza mirisa. U jednom takvom istraživanju (282) su u fazi testiranja, prezentirana dva mirisa u svakom pokušaju, a trebalo je prepoznati koji je miris u prethodnoj fazi (kodiranje) prezentiran ranije. Pokazalo se da se obrazac aktivnosti skupine CA1 neurona postupno mijenjao tijekom faze kodiranja, a snaga te promjene predviđala je izvedbu u sljedećoj fazi testa – u provjeri pamćenja. Navedene promjene obrasca aktivnosti CA1 neurona odražavaju razvoj vremenskoga konteksta u kodiranju pamćenja prezentacije mirisa (281).

Daljnja istraživanja sugeriraju da spomenute postupne promjene obrasca aktivnosti hipokampalnih skupina, koje odražavaju vremenski kontekst, obuhvaćaju periode sekundi i minuta do dana i tjedana (283).

Istraživanja na ljudima također su pokazala aktivaciju hipokampusa povezanu s vremenskom dimenzijom pamćenja. Npr. Lehn i sur. (284) prikazivali su sudionicima istraživanja novi film, a kasnije su, tijekom fMRI snimanja, tražili od sudionika da preurede i ponovno reproduciraju scene u pravilnom redoslijedu. Pronađena je intenzivna hipokampalna aktivnost koja je bila povezana s dohvaćanjem vremenskoga redoslijeda i pozitivno korelirana s preciznošću prisjećanja dijelova filma. U drugom istraživanju na ljudima (285) zapažena je aktivnost hipokampusa tijekom zapamćivanja redoslijeda objekata viđenih u računalnoj igri vožnje.

Nadalje, u istraživanjima na sudionicima istraživanja s lezijama hipokampusa otkrivene su poteškoće u prisjećanju ili prepoznavanju redoslijeda riječi ili parova riječi s liste iako su sudionici uspijevali prepoznati pojedinačne riječi ili parove riječi (286).

U posljednje vrijeme intenzivno se istražuju neuronske mreže u hipokampusu koje su u podlozi vremenske organizacije događaja. Smatra se da skupine neurona mogu predstaviti vremenski redoslijed na osnovi lanca aktiviranja uz pojačavanje veza između neurona koji reprezentiraju uzastopne vremenske događaje (287).

Istraživanja stanica hipokampusa koje kodiraju vrijeme pokazala su da je CA1 područje hipokampusa od presudne važnosti za premošćivanje vremenskih praznina u različitim bihevioralnim zadacima (281).

U jednom takvom zadatku štakori su učili povezivati određene predmete i mirise odvojene intervalom od 10 s. Pokazalo se da je povezivanje nakon vremenskoga zastoja zahtijevalo sudjelovanje CA1, ali ne i CA3 (281), isto tako i druga istraživanja ukazuju da glavne stanice hipokampalnog područja CA1 kodiraju vremensku strukturu događaja u zapamćenim iskustvima nezavisno od utjecaja prostora ili kretanja (279).

U istraživanju sa slikovnim prikazom mozga o vremenskoj organizaciji pamćenja, Hsieha i sur. (288) sudionici su trebali zapamtiti nizove objekata, a zatim je analizirana sličnost aktivacijskih obrazaca za iste objekte u različitim vremenskim sljedovima. Otkriveno je da, dok je aktivacija

peririnalne moždane kore pokazala slične obrasce aktivacije višestrukih voksela za pojedine objekte u nizovima, aktivacija parahipokampalnih područja odražavala je slijed vremenskih točaka, što ukazuje na reprezentaciju vremenske organizacije.
Nalazi iz istraživanja na glodavcima sugeriraju da su prostor i vrijeme integrirani u medijalnoj entorinalnoj kori. Lipton i Eichenbaum (289) navode da se kod štakora aktivnost neurona u medijalnom entorinalnom području izmjenjuje u skladu s izmjenom staza u T-labirintu, tj. da neuroni pokazuju obrasce aktivacije koji su specifični za prostor, odnosno za lijevo i desno skretanje. Autori zaključuju da se obrasci prostornoga aktiviranja medijalnih entorinalnih neurona ipak razlikuju zavisno o dijelu puta do cilja što definira vremenski kontekst te epizode.

Stanice koje pamte vrijeme i stanice koje pamte mjesto su, kako izgleda, isti neuroni (283). Kod štakora koji su izvodili zadatak promjena mjesta u prostoru uz dodatno trčanje na pokretnoj traci, opažena je specifična aktivnost u vremenu kada su štakori bili na traci, a aktivacija specifična za prostor opažena je kada su štakori prolazili labirint (290). Naime, stanice koje pamte vrijeme i stanice koje pamte mjesto opažene su unutar iste populacije neurona koji su snimani istovremeno. Neki od neurona koji su se u određenim trenutcima (stanice koje pamte vrijeme) aktivirali na pokretnoj traci, također su okidali kada bi štakor prolazio kroz pojedine dijelove labirinta izvan pokretne trake, što dokazuje da iste stanice služe i kao stanice koje pamte mjesto.
Osim toga i stanice koje pamte mjesto i stanice koje pamte vrijeme kodiraju i druge važne odrednice događaja. Pod različitim uvjetima koji su relevantni za određenu bihevioralnu paradigmu, stanice koje pamte mjesto mogu kodirati i druga svojstva povezana s prostorom kao npr. udaljenost i smjer (291) kao i neprostorne podražaje npr. miris na određenom mjestu (291) te akcijske događaje.
Nadalje, Kraus i sur. (292) otkrili su da se medijalne entorinalne stanice koordinatne mreže (*engl. grid cells;* prema 52), koje pokazuju vrlo specifične prostorne obrasce aktivacije tijekom pretraživanja otvorenoga polja, također uzastopno aktiviraju u trenutcima trčanja, a aktivnost tih stanica signalizira i proteklo vrijeme i dužinu pretrčane dionice.
Ovi rezultati pokazuju kako iste stanice koje kodiraju mjesto u prostoru kodiraju i trenutke u vremenski strukturiranom iskustvu, iako se pojedinačni neuroni razlikuju u opsegu u kojem su kodirali vrijeme i udaljenost.

Sveukupno gledano, nalazi na ljudima i životinjama ukazuju na ulogu parahipokampalnog i medijalnoga entorinalnog kortikalnoga područja u pamćenju koja se jednako odnose i na prostornu i na vremensku organizaciju (295).
Navedeno upućuje da bi možda o glavnim hipokampalnim neuronima trebalo razmišljati kao multidimenzionalnim jer kodiraju vrijeme i prostor zajedno s drugim relevantnim prostornim i neprostornim svojstvima trenutačnoga iskustva (32).

1.1.4.4. Model mreže ovisne o stanju

U okviru *modela mreže ovisne o stanju* (engl. *state-dependent network model*; SDN) predlaže se da je procesiranje vremenskih intervala kodirano na osnovi stanja neuronskih mreža (293).
Navedeno bi se moglo ilustrirati analogijom dinamike vode u koju je bačen kamen. Udarac u površinu uzrokuje prostorno-vremenski obrazac mreškanja, a obrazac koji nastaje nakon svakog sljedećeg bačenog kamena složena je nelinearna funkcija međudjelovanja podražaja (kamen) i unutarnjeg stanja tekućine (trenutni obrazac mreškanja). Na taj način valovi uspostavljaju kratkoročno dinamično pamćenje nedavne povijesti dinamike tekućine (294).
Slično tome, stanje neuronske mreže uključuje trenutnu aktivnost *(aktivno stanje)* i svojstva neurona ovisna o vremenu *(prikriveno stanje)*.
U zadatku slušnog razlikovanja intervala postoji 'prazno' razdoblje u podražaju tijekom kojeg neuroni slušne moždane kore uglavnom prestaju okidati. Stoga se tajming prvenstveno oslanja na *prikriveno stanje*, tj. promjene u stanju mreže koje nastaju zbog svojstava kao što je kratkotrajna sinaptička plastičnost (294).
U navedenom zadatku, prvi ton aktivira populaciju neurona unutar lokalne kortikalne mreže, a s obzirom na brojna neuronska i sinaptička svojstva te vremenski raspon (red veličine stotina milisekundi), stanje mreže bi se trebalo promijeniti prije dolaska drugog impulsa, i to 100 ms kasnije. Kao rezultat kratkoročne sinaptičke plastičnosti (293), sinapse mogu postati jače ili slabije, što bi trebalo promijeniti odgovor populacije na isti ulaz, a upravo razlike u odgovoru populacije mogu kodirati vrijeme. Dakle, na isti način na koji dugoročna potencijacija osigurava pamćenje podudarne aktivnosti između skupina sinapsi, koja se dogodila prije nekoliko minuta ili nekoliko sati (293), kratkoročna sinaptička plastičnost omogućava pamćenje događaja koji se dogodio prije stotinu milisekundi.

1.1.5. Deficiti tajminga kod nekih kliničkih populacija

S obzirom na to da je procesiranje vremenskih intervala esencijalno za normalno funkcioniranje čovjeka, u brojnim bihevioralnim i neurološkim poremećajima pronalaze se abnormalnosti u vremenskoj organizaciji kognicije ili ponašanja. Devijacije u vremenskoj produkciji i percepciji vremenskih intervala pronađene su kod moždanih lezija (13), ADHD-a (6, 183, 184, 13), disleksije (185, 6), shizofrenije (186, 187), autizma (188), opsesivno kompulzivnog poremećaja. Nadalje, tu se ubrajaju i drugi poremećaji kao i Huntingtonova i Parkinsonova bolest (189, 190, 191).

Percepcija vremena u rasponu sekundi i minuta aktivira kortiko-strijatalne i kortiko-cerebelarne krugove uključujući i razne neurotransmitorske sustave, moždane krugove u čeonom režnju i bazalne ganglije, koji su modulirani dopaminom. Zbog toga su procjene vremenskih intervala kod pacijenata s ozljedama čeonog režnja netočne, dok pacijenti koji boluju od Parkinsonove bolesti pokazuju deficite u diskriminaciji vremenskih intervala zbog smanjene funkcije dopaminskog sustava u bazalnim ganglijima.

Prilikom procesiranja vremenskih intervala u rangu milisekundi, pacijenti s disleksijom, lezijama u lijevoj hemisferi ili oni s afazijom, pokazuju teškoće u vremenskom procesiranju. U afaziji se pojavljuju poremećaji redoslijeda, kod pacijenata s cerebelarnim oštećenjima pronalaze se znatni poremećaji u percepciji vremena općenito te poremećeni motorički tajming kratkih intervala, dok se u disleksiji pojavljuju deficiti procesiranja brzih govornih i ne-govornih podražaja (13).

ADHD se najčešće povezuje s kognitivnim poremećajima, odnosno, s oslabljenim izvršnim funkcijama, no ADHD je karakteriziran i s abnormalnostima u tajmingu (192, 183, 193). Djeca s ADHD-om te odrasli s impulzivnim ponašanjem tendiraju podcjenjivanju i precjenjivanju vremenskih intervala u produkciji. Noreika i sur. (193) navode konzistentne deficite ADHD pacijenata u motoričkom i perceptivnom tajmingu, u nesposobnosti predviđanja vremenskih intervala, i to od najkraćih do najdužih (milisekunde do godine), a kao najveće manjkavosti navode oslabljeno funkcioniranje u SMS-u, vremenskoj diskriminaciji i reprodukciji.

Kod nekih mentalnih poremećaja koji se mogu smatrati „poremećajima svjesnog iskustva“ (190), pronalazi se i neadekvatni tajming, a jedan od primjera je shizofrenija jer bolesnici sa shizofrenijom imaju iskrivljen osjećaj za stvarnost i strukturu vremena (194, 187).

Promjene kod takvih bolesnika ali i kod drugih stanja u kojima se pronalazi iskrivljena percepcija vremena uključuju promjene u mreži temeljnog načina (DMN), u pozornosti, u

motoričkim mrežama koje su uključene u metakogniciju, kognitivnu kontrolu i intervalni tajming (195). Zbog toga je moguće da je svijest o mentalnim reprezentacijama tijesno isprepletena s percepcijom vremena, naime kontinuiranost iskustva uvjetovana vremenskom integracijom jedno je od najvažnijih, ako ne i najvažnije svojstvo koje određuje svijest (196). Svijest i posebno samosvijest, kako izgleda, ovise o sposobnosti opažanja vremenskog trajanja i razumijevanja koncepata prošlosti, sadašnjosti i budućnosti (12). Iako izvedba nekih klasičnih zadataka tajminga ne zahtijeva potpunu svijest o prolaženju vremena, svijest bi mogla biti organizirana na osnovi mehanizma tajminga koji je u podlozi (196).
Naime, kako navode Yin i sur. (196), za razliku od fizičkih entiteta koji imaju više dimenzija (npr. tri dimenzije prostora) vrijeme je moguće jedina dimenzija mentalnih entiteta (npr. misli, emocije, opažanja) stoga bi se moglo postaviti pitanje integracije subjektivnih iskustava u jedinstveno subjektivno stanje uglavnom zbog djelovanja procesa vremenske integracije koji koordiniraju različite ulaze.
Polazeći od stajališta da subjektivno vrijeme čini „infrastrukturu svijesti“ (197), prema nekim teorijama klaustrum ima glavnu ulogu u konceptu svijesti s obzirom da omogućuje vremensku integraciju kortikalnih i talamičkih oscilacija uključenih u višestruki senzorički ulaz koji koriste intervalni tajming i radno pamćenje (197).

U istraživanjima slikovnih prikaza mozga i transkranijalne magnetne stimulacije (rTMS) pronađena je povezanost DLPFC-a i procesiranja vremenskih intervala. Pokazalo se da prilikom aplikacije rTMS-a, na desnom DLPFC-u, kod zdravih sudionika dolazi do podcjenjivanja trajanja intervala (198, 199), dok je kod pacijenata s Parkinsonovom bolešću preciznost tajminga poboljšala nakon aplikacije rTMS-a na DLPFC (200). Navedeni učinci rTMS-a kod Parkinsonove bolesti se možda događaju zbog smanjene aktivnosti DLPFC-a zbog niže razine dopamina u usporedbi s zdravim sudionicima.

1.1.6. Eksperimentalne metode procjenjivanja trajanja vremenskih intervala

Iako je razvijeno dosta zadataka i procedura kojima se može procijeniti tajming, odnosno, percepcija vremena, u literaturi se ipak izdvajaju 4 dominantne procedure, a to su *produkcija vremenskih intervala, verbalna procjena, reprodukcija intervala i diskriminacija intervala* (111, 129).

U laboratorijskim uvjetima *motorički tajming* se mjeri u zadacima *tapinga* prstima, produkcije ritma, ritmičkim pokretima prstima, SMS-a i vremenske organizacije pokreta (13). Vremenski raspon tih paradigmi je u rangu milisekundi, sekundi i minuta.

Metoda *verbalne procjene* sadrži određenu prezentaciju ciljnog intervala, a sudionik mora verbalno izraziti svoju procjenu trajanja prezentiranog intervala u određenoj jedinici vremena (npr. sekunde ili minute; 202).

Metoda *reprodukcije intervala*, podrazumijeva prezentaciju ciljnog intervala (npr., zvučni ili svjetlosni), a sudionik treba reproducirati dužinu intervala na traženi način.

U metodi *produkcije* određuje se ciljni interval u nekoj jedinici vremena, a sudionik mora producirati taj interval najčešće motorički, npr. pritiskom i otpuštanjem tipke označiti početak i kraj intervala.

U *metodi usporedbe (diskriminacija intervala)* sudionici moraju procjenjivati relativno trajanje nekoliko sukcesivno prezentiranih intervala – npr. je li drugi interval bio duži ili kraći od prvog, i to tako da obično pritisnu odgovarajuću tipku nakon donošenja odluke. Eksperiment se najčešće provodi pod uvjetima prisilnog izbora između dvije mogućnosti (engl. *two-alternative forced choice 2AFC*) iako mogućnosti može biti i više (3AFC itd).

U tajming istraživanjima obično se analiziraju jedna li dvije zavisne varijable, jedna od njih je *preciznost procjene* koja pokazuje kapacitet sudionik da u procjenjivanju intervala ostane čim bliže ciljnom intervalu koji treba odrediti. Drugim riječima, percipirano trajanje intervala treba biti čim bliže stvarnoj dužini podražaja. Ipak, unatoč korektno procijenjenom prosjeku, varijabilnost može biti velika, s povremenim procjenama koje su puno kraće (ili duže) od ciljnog intervala. Zbog toga u većini istraživanja prosječne vrijednosti intervala nisu od glavnog interesa nego njegov kapacitet da minimalizira *varijabilnost* tijekom niza pokušaja (3).

1.2. Svrha rada

U ovome radu želi se istražiti procesiranje intervala u rasponu milisekundi i sekundi budući da se radi o vremenskim skalama na kojima se temelji motoričko, perceptivno i kognitivno funkcioniranje čovjeka.

U istraživanju se prvenstveno želi ustanoviti dijele li različiti načini stvaranja i procjenjivanja vremenskih intervala (motorički, perceptivni, kognitivni) isti mehanizam tajminga. Ukoliko se radi o jedinstvenom mehanizmu tajminga rezultati izvedbi u različitim eksperimentalnim paradigmama bi trebali biti konzistentni, odnosno, varijabiliteti između zadataka ne bi se trebali razlikovati.

Rezultati i spoznaje bi mogli doprinijeti boljem poznavanju bihevioralnih aspekata procesiranja vremenskih intervala, no moguće i terapijskim postupcima i metodama u nekim disciplinama, uključujući i kliničke, budući da se u određenom broju kliničkih stanja pojavljuju i deficiti tajminga odnosno percepcije vremena.

2. HIPOTEZA

Različite modalitete percepcije i reprezentacije vremena kontroliraju različiti mehanizmi tajminga, zbog čega se između različitih zadataka percepcije i reprezentacije vremena očekuju razlike u varijabilnosti.

3. CILJEVI RADA

3.1. Opći cilj

Ustanoviti intra-individualne razlike u varijabilitetima izvedbi zadataka reprodukcije, diskriminacije i produkcije vremenskih intervala i ispitati povezanost navedenih paradigmi procesiranja odnosno procjene vremenskih intervala.

3.2. Specifični ciljevi

1. Usporediti varijabilitete u reprodukciji i produkciji vremenskih intervala te odrediti odnos sub i suprasekundnog tajminga.
2. Ustanoviti razlike između diskriminacije (perceptivni tajming) i reprodukcije intervala (motorički tajming).
3. Ustanoviti razlike u diskriminiranju dužih i kraćih intervala.
4. Ustanoviti pokazuju li sudionici boljega kapaciteta radnoga pamćenja i bolju reprodukciju vremenskih intervala.
5. Ustanoviti učinak paralelnoga/konkurentnoga zadatka na motorički tajming (reprodukcija vremenskih intervala).
6. U Wing-Kristofersonovom modelu motoričkoga tajminga odvojiti središnji i periferni varijabilitet.

4. METODE RADA

4.1. Sudionici

Uzorak u ovom istraživanju sastojao se od 115 sudionika, u dobi od 19 do 25 godina (*M* = 21.4, *SD* = 1.25) 49 muškaraca (42.6 %) i 66 žena (57.4 %), studenata Zagrebačkog sveučilišta te Sveučilišta Sjever koji su se odazvali na poziv i dragovoljno pristali na sudjelovanje u istraživanju. Svi su sudionici bili psihofizički zdravi te su izjavili da imaju normalno razvijen sluh, da nemaju nikakvu psihijatrijsku ili neurološku anamnezu i da ne uzimaju nikakve lijekove koji bi mogli utjecati na rezultate. Nadalje, nitko od sudionika nije imao glazbenu naobrazbu, a s obzirom na rezultate upitnika (*Edinburgh handedness scale*; 203) 110 sudionika bili su dešnjaci, iako su na temelju prakse iz nekih istraživanja uključeni i ljevoruki sudionici. Za provođenje istraživanja dobivene su etičke dopusnice Učiteljskog fakulteta i Medicinskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, a svi sudionici potpisali su pisani pristanak na istraživanje.

4.2. Način provođenja mjerenja i instrumenti

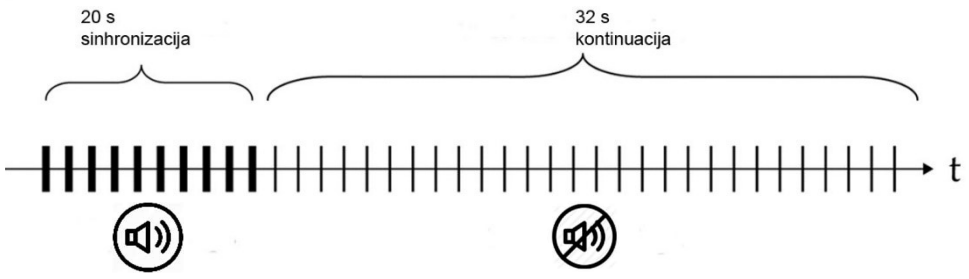
Mjerenje se provodilo u zvučno izoliranoj prostoriji. Sudionici su testirani individualno, a sve zadatke su izvodili dominantnom rukom sjedeći za stolom. Zvučni podražaji 1000 Hz, sinusoidnog oblika, 60dB SPL, prezentirani su binauralno preko slušalica. Svi zadaci koji su sadržavali motoričku komponentu (reprodukcija i produkcija intervala) izvodili su se na MIDI uređaju (engl. *musical instrument digital interface*) AKAI MPD 218 koji spada u skupinu instrumenata koji sadrže podloge za bubnjanje (engl. *drum pad*) koje su osjetljive na dodir. Uređaj je kontrolirao namjenski FTAP program (212) u kojem su isprogramirani zadaci i zabilježeni rezultati. Za MIDI uređaje se navodi latencija od svega 1-2 ms. Sličan uređaj korišten je i u drugim istraživanjima (42, 211). Procedura diskriminacije intervala je izvedena u drugom programskom sustavu što je opisano niže. Mjerenja su provedena u dva termina, a sveukupno su trajala malo više od jednog sata.

4.3. Testovi za procjenu tajminga i percepcije vremena

4.3.1. Reprodukcija vremenskih intervala - motorički tajming

Motorički tajming je procijenjen na temelju *sinkronizacijsko-kontinuacijskog tapinga (SCT)* na čemu je zasnovan *Wing-Kristoffersonov model* motoričkoga tajminga (68, 69). U tome modelu tajminga sudionik izvodi ritmički *taping* kažiprstom u ritmu metronoma na frekvenciji od 2 Hz, odnosno u intervalima od 500 ms između podražaja. Sudionik se usklađuje s metronomom u prvih 20 sekundi nakon čega signal metronoma prestaje, a sudionik nastavlja s izvođenjem *tapinga* u zadanom ritmu u daljnjem trajanju od 32 sekunde (Slika 2). Nakon jednog probnog pokušaja, zadatak je ponavljan u dva bloka s pet nizova pokušaja u svakom bloku. U programu se zapisuje trajanje *IRI-a.*

Zadatak se izvodi računalno na MIDI uređaju kao i zadaci reprodukcije intervala.



Slika 2. Reprodukcija vremenskih intervala - sinkronizacijsko-kontinuacijska paradigma motoričkoga tajminga. U prvom dijelu koji traje 20 sekundi (sinkronizacija) ispitanik izvodi taping u skladu s metronomom, a nakon toga naredne 32 sekunde nastavlja izvođenje bez signala vođenja.

4.3.2. Produkcija vremenskih intervala – kognitivno kontrolirani tajming

U zadataku se zahtijeva od sudionika da produciraju trajanje prezentiranog audio intervala. Zadatak se izvodi računalno na istom uređaju kao i zadaci reprodukcije intervala (MIDI) i to na način da računalo slučajnim odabirom između 8 standardnih intervala (270 ms, 350 ms, 650 ms, 1000 ms, 4000 ms, 9000 ms, 14000 ms i 18000 ms) izabire i izvede jedan standardni interval (zvučno), a zadatak sudionika je realizirati prezentirani interval dodirom podloge u adekvatnom trajanju. Procedura se na isti način ponavlja za naredni interval i to toliko dugo dok se ne izvedu svi predodređeni intervali. Nakon jednog probnog pokušaja, zadatak se izvodi u 8 nizova s po 8 pokušaja u svakom nizu. Program zapisuje trajanje produciranog intervala. Izračunati su indeksi preciznosti izvedbe i koeficijenti varijabilnosti izvedbi (CV).

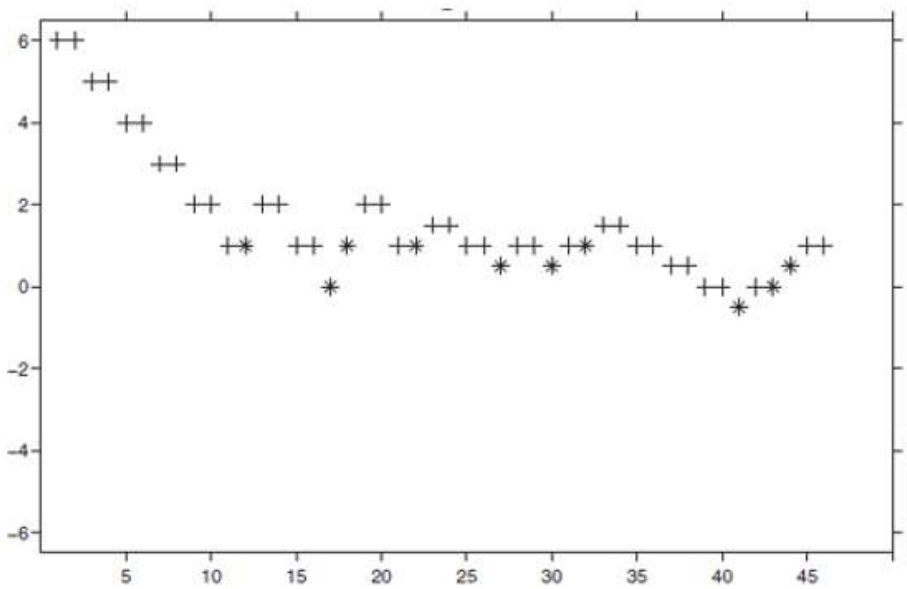
4.3.3. Diskriminacija trajanja zvučnog podražaja - perceptivni tajming

U ovoj eksperimentalnoj paradigmi upotrijebljena je *Psychoacoustics* baterija Soranza i Grassija (204) napisana u MATLAB-u, iz koje je izabrana *Staircase* procedura kao standard u suvremenoj psihofizici (205). Navedena procedura u osnovi služi za procjenu *diferencijalnog praga podražaja (limena)* definiranog kao najmanja razlika koja se može opaziti u trajanju između dva ili više podražaja (148). Zadatak se izvodi na način da program generira tzv. *standardni* i dva *usporedbena* zvučna podražaja, a zadatak je sudionika procijeniti koji je od tri prezentirana intervala trajao najduže.

Algoritam navedene procedure podrazumijeva tzv. *aktivnu kontrolu zadatka* u kojem se zahtjevi konstantno moduliraju na unaprijed zadani način *(*engl. *transformed up-down method;* 205, 206, 207, 208, 209). U kontekstu izvedbe to znači da se nakon dva točna odgovora trajanje standardnog intervala skraćuje, tj. smanjuje za određeni korak ako je pak odgovor pogrešan, trajanje standardnog intervala se produžuje, tj. povećava za dva koraka (Slika 3). Drugim riječima, u slučaju dva točna odgovora varijabilni stimulus ide prema pragu, tj pomiče se naniže, a u slučaju jednog pogrešnog odgovora pomiče se nagore (odmiče od praga). Redoslijed prezentacije intervala mijenja se iz pokušaja u pokušaj prema slučajnom odabiru, a sudionici odgovaraju pritiskom na odgovarajuću tipku na tipkovnici.

Početni standardni interval trajao je 200 ms dok je inicijalni usporedbeni interval iznosio 100 ms.

Prilikom praćenja praga, odnosno dolaska do praga, *niz* uzastopnih pokušaja u psihofizici se uobičajeno naziva *tijek* (od engl. *run*), a mjesto gdje se mijenja smjer stimulusa (npr. kod pogrešnog odgovora trajanje stimulusa se povećava, tj. ide naviše) naziva se *obrat* (engl. *reversal*). U laboratorijskoj praksi se obično primjenjuju veliki koraci u početku, koji se dalje povećavaju/smanjuju za neki faktor (tipično je to do četvrtog *obrata* $\Delta f = 2$), dok je u zadnjih 8-12 *obrata* korak tipično manji (npr. $\Delta f = \sqrt{2}$). Diferencijalni prag se izračunava tako da se uzima prosjek između dva zadnja obrata.

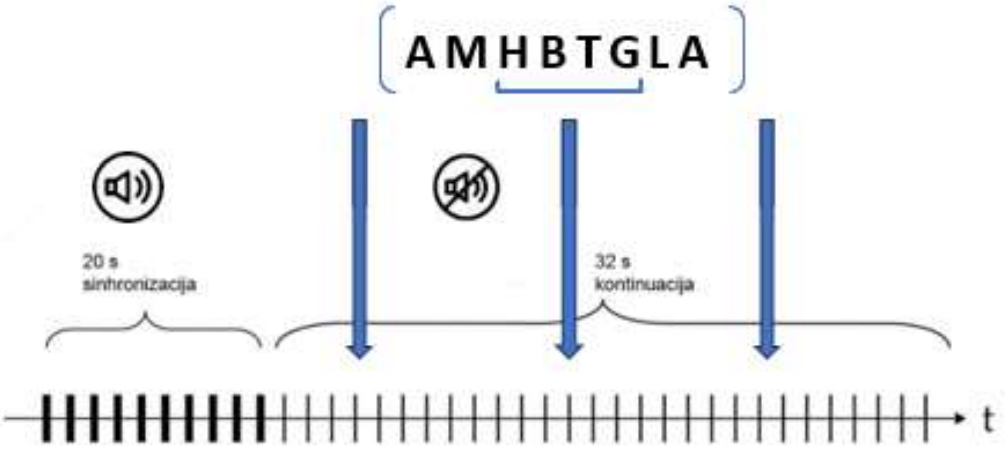


Slika 3. Diskriminacija intervala (perceptivni tajming). Prilikom dva uzastopna točna odgovora (+) dužina intervala se skraćuje, a prilikom pogreške (*) interval se za određeni broj koraka produžuje

Izlazna varijabla u ovom zadatku je diferencijalni prag, odnosno, najmanja razlika u intenzitetu podražaja koju sudionik može razlikovati (model prema Rammsayer i sur., 41).

4.3.4. Reprodukcija intervala s konkurentnim zadatkom

Sudionici izvode *taping* na MIDI uređaju s ciljnim intervalom od 500 ms, isto kao i u zadatku reprodukcije, no istovremeno u fazi nastavka (*taping* bez metronoma), rješavaju zadatak iz domene radnog pamćenja izrađen prema testu *raspon operacija za verbalnu građu* (*engl. operation span for verbal material;* 54). U zadatku se tijekom kontinuacijskog *tapinga,* 3 puta, u jednakim vremenskim razmacima na ekranu prikazuje niz od 8 slučajno odabranih slova te je potrebno zapamtiti 4 slova u sredini, tj. niz slova od 3. do 6. mjesta (Slika 4). Po završetku svakog bloka program zahtijeva unos zapamćenog niza slova za svaki prikazani niz koji se vrši preko tipkovnice. Boduje se broj pogođenih slova pod uvjetom da je slovo bilo upisano na pravom mjestu u nizu. Zadatak se, nakon probnog pokušaja, izvodi u 5 blokova, metodologija mjerenja *tapinga* je ista kao i u zadatku reprodukcije intervala, no ovdje se dodatno dobivaju bodovi iz testa pamćenja, čiji je mogući raspon od 0 do 60.



Slika 2. Reprodukcija intervala (motorički tajming) s ometajućim zadatkom iz domene radnog pamćenja. Sudionicima se tijekom tapinga prikazuje niz od osam slova iz kojeg moraju zapamtiti srednja četiri slova te po završetku tapinga program traži unos zapamćenih slova po nizovima.

4.3.5. Wing – Kristoffersonov model

Statistička analiza u W-K modelu (68,69) bazirana je na serijalnoj kovarijančnoj metodi na temelju koje se dobivaju mjere koje opisuju izvedbu te otkrivaju prirodu procesa koji su u pozadini izvedbe.

Podrazumijevajući da je n>1 ukupni varijabilitet odgovora, tj. intervala između dva dodira (IRI):

$$IRI_n = C_n + MD_n - MD_{n-1} \qquad [1]$$

IRI_n je interval odgovora (interval između dva dodira; *interresponse interval),* a C_n i MD_n predstavljaju komponentu *sata* odnosno motoričko kašnjenje. W-K model pretpostavlja negativnu korelaciju između uzastopnih intervala (IRI) budući da dva uzastopna motorička zastoja (MD) imaju suprotni učinak na IRI-e. Naime, zbog motoričkoga zastoja, trenutni IRI može biti duži, a sljedeći može biti kraći od međupodražajnog intervala (engl. *interstimulus interval – ISI*).

Kao što je određeno u jednadžbi 1, trajanje svakog intervala definirano je signalima *sata*, i razlikom između uzastopnih motoričkih odgovora, tj. razlikom između završnog (MD_n) i

početnog (MD_{n-1}) zastoja u motoričkoj implementaciji. Druga pretpostavka W-K modela je nezavisnost procesa *sata* i motoričkih procesa. Smatra se da motorički zastoj nastaje kao posljedica određenih ograničenja u mišićnom sustavu te perifernog šuma, dok nepreciznost *sata* može biti uzrokovana šumom u petlji *centralnog sata* (engl. *timekeeper loop*).

S obzirom na navedeno, ukupna varijanca intervala odgovora može se izraziti kroz:

$$Var(IRI) = Var(C) + 2Var(MD) \qquad [2]$$

Var(C) predstavlja varijancu *sata*, a Var(M) motoričku varijancu. Varijanca intervala odgovora (IRI) može se izračunati izravno iz niza pokušaja, dok se Var(M) može procijeniti iz kovarijance uzastopnih IRI-a:

$$Cov(IRI_n, IRI_{n+1}) = -Var(M) \qquad [3]$$

Dakle, slučajne varijacije u motoričkim (re)akcijama (MD) dovode do negativne kovarijance između susjednih odgovora. Zbog toga se varijanca motoričkoga kašnjenja, dobiva iz autokovarijance *(lag1)* koja se izračunava iz serije intervala odgovora.
Kao što je već navedeno, slučajne varijacije, tj. zastoji u motoričkoj implementaciji odgovora uzrokuju negativnu kovarijaciju/negativni kovarijabilitet između sukcesivnih odgovora. Zbog toga kovarijanca između susjednih odgovora *(IRI lag1)* pokazuje tendenciju prema negativnim vrijednostima.

4.4. Metode obrade podataka i primijenjene statističke metode

Prikupljeni podaci su u nekoliko koraka inicijalno procesirani u Excelu. Inicijalne statističke analize, provedene u SPSS-u v25, podrazumijevale su izračunavanje osnovnih mjera centralne tendencije (*aritmetička sredina – M*), odnosno mjera odstupanja (*standardna devijacija – SD i koeficijent varijabilnosti CV*). Upravo navedene mjere odstupanja predstavljale su zavisne varijable na temelju kojih je uspoređen varijabilitet između paradigmi tajminga. Kako bi se usporedio varijabilitet između zadataka izraženih na istoj skali korištene su standardne devijacije, a za podatke izražene na različitim skalama izračunati su *koeficijenti varijabilnosti (CV = SD/M)* koji su normalizirana mjera varijabilnosti vremenskih intervala (26). S obzirom na to da CV nije ovisan o jedinici mjerenja moguće su usporedbe vrijednosti različitih dimenzija ili različitih aritmetičkih sredina. U ovom području istraživanja taj se statistik smatra mjerom *osjetljivosti* trajanja vremenskih intervala (141). Niže vrijednosti CV predstavljaju manji *šum*, odnosno bolju sposobnost da se konzistentno diskriminiraju ili reproduciraju određena vremenska trajanja (141).

Nadalje, izračunat je *indeks preciznosti* odnosno točnosti izvedbe (engl. *accuracy index, AI*) koji se još u literaturi naziva i *vremenska pogreška* (142), a dobiva se iz razlike vremenskog trajanja realiziranog i ciljnog intervala [$AI=|R_d - T_d|/T_d$] (129, 213, 214, 215). Koliko je vrijednost indeksa preciznosti bliže nuli toliko je izvedba bolja. Pozitivna vrijednost indeksa znači da je ciljni interval premašen, i suprotno, negativna vrijednost znači da je ciljni interval podcijenjen odnosno skraćen.

U svrhu izračunavanja razlika u mjerama varijabilnosti i preciznosti u pojedinim mjernim procedurama, odnosno zadacima, provedene su *ANOVE za ponovljena mjerenja*. U tu svrhu provjeravane su pretpostavke ANOVE i to: *nezavisnosti podataka*, *normalne distribucije zavisne varijable* zbog toga su u preliminarnim analizama izračunati *studentizirani reziduali* (standardizirani reziduali bazirani na t-distribuciji). Studentizirani reziduali koriste se u svrhu otkrivanja pojedinačnih vrijednosti koje imaju naročito veliki utjecaj na parametre modela (144, 143). Ukoliko navedena rezidualna vrijednost prelazi određenu kritičnu granicu, smatra se ekstremnom vrijednošću (engl. *outlier*). Ekstremne vrijednosti su devijantni slučajevi koji mogu imati nepotreban utjecaj na rezultate analize (145). Naime, ekstremne vrijednosti mogu povećati ili smanjiti srednje vrijednosti i na taj način stvoriti umjetnu značajnost (povećavanje pogreške tipa I) ili prikriti stvarnu značajnost (povećavanje pogreške tipa II). Ekstremne vrijednosti gotovo uvijek povećavaju mjere disperzije i smanjuju vjerojatnost dobivanja

statističke značajnosti. Ukratko, uključivanje ekstremnih vrijednosti u skup podataka čini ishod analize nepredvidljivim te onemogućuje generalizaciju rezultata (145).

U ovome radu, na temelju dobivenih vrijednosti reziduala, iz glavnih analiza isključivani su sudionici s rezidualnim vrijednostima većim od 3 (143, 144, 216, 217).

Daljnja provjera normalnosti raspodjele vršila se računanjem Kolmogorov – Smirnov koeficijenata (KS) te inspekcijom histograma i Q-Q grafova. Unatoč tome što su se KS vrijednosti u pojedinim analizama pokazale statistički značajnima, na temelju relativno velikog uzorka, zbog čega se ANOVA za ponovljena mjerenja smatra "robusnom" metodom (216) i na temelju pregleda grafova koji su pokazivali otprilike normalnu raspodjelu, primijenjene su parametrijske metode.

Nadalje, provjerena je pretpostavka *sferičnosti*, tj. pretpostavka prema kojoj ne smije biti razlika u varijancama skupina odnosno uvjeta. U tu svrhu izračunat je *Mauchlyjev test* te je u slučaju statističke značajnosti navedenog testa, odnosno, koeficijenta ε provedena korekcija stupnjeva slobode i to: kada je $\varepsilon > .75$ korištena je korekcija prema *Huynh-Feldt* i obratno kada je $\varepsilon < .75$ korištena je *Greenhouse-Geisser* korekcija (216).
Veličina statističkog učinka (efekta) procijenjena je koeficijentom *parcijalna eta kvadrirano* (η_p^2), koji se interpretira kao *mali učinak* kada je vrijednost koeficijenta oko 0.01, *učinak srednje veličine* oko .06 i *veliki učinak* kada je vrijednost koeficijenta .14 ili više.

Povezanost između pojedinih paradigmi određena je na temelju Pearsonove korelacije, a veličina učinka interpretirana je prema Cohenovom standardu: r = .10, .30 i .50, kao *mali, srednji*, odnosno *veliki učinak*.

5. REZULTATI

U narednim potpoglavljima prikazuju se rezultati uzastopnih analiza varijance za ponovljena mjerenja koje su imale za cilj ustanoviti razlike između pojedinih parametara od interesa (srednje vrijednosti IRI-a, vrijednosti varijabilnosti izražene kao SD ili CV, odnosno, indeksa preciznosti) u pojedinoj eksperimentalnoj paradigmi.

Nadalje, prikazuju se rezultati odvajanja varijabiliteta tajminga u W-K modelu, povezanost mjere radnog pamćenja s tajmingom, a na samom početku prikazuju se rezultati glavne analize u kojoj se uspoređuje varijabilnost izvedbi iz različitih paradigmi procjenjivanja, odnosno opažanja vremenskih intervala.

Prije samih analiza povezanih s glavnim i dodatnim ciljevima ovog rada, pomoću t-testa za nezavisne uzorke napravljena je provjera eventualnih razlika prema spolu u najvažnijim varijablama ovog istraživanja i to koeficijentima varijabilnosti i indeksima preciznosti pojedinih eksperimentalnih paradigmi (Tablica 1). S obzirom na to da statistički značajne razlike prema spolu nisu pronađene ni u jednoj varijabli u svim daljnjim analizama korišten je uzorak u cjelini.

Tablica 1. Razlike prema spolu u koeficijentima varijabilnosti i indeksima preciznosti

	spol	N	M	SD	t	df	p
CV reprodukcija intervala	m	47	.08	.02	-1.24	110	.22
	ž	65	.09	.03			
CV produkcija intervala	m	44	.19	.06	1.67	107	.19
	ž	65	.17	.07			
CV reprodukcija s ometajućim zadatkom	m	40	.11	.07	-.04	99	.97
	ž	61	.11	.09			
CV diskriminacija intervala	m	47	.36	.13	1.36	110	.18
	ž	65	.33	.08			
AI reprodukcija	m	47	-.25	.31	-1.55	110	.13
	ž	65	-.17	.18			
AI reprodukcija s ometajućim zadatkom	m	47	-.13	.10	1.36	110	.18
	ž	65	-.15	.11			

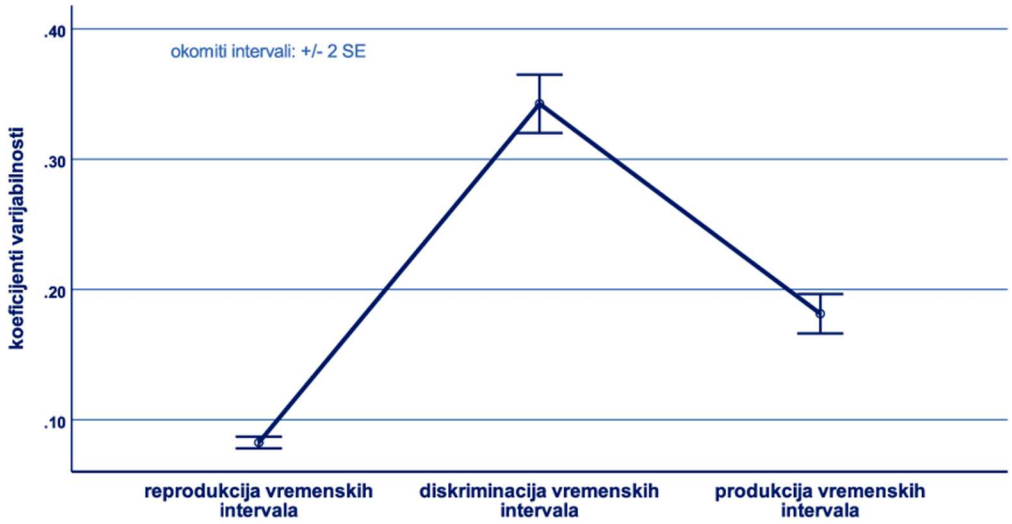
Tablica 1. (nastavak) Razlike prema spolu u koeficijentima varijabilnosti i indeksima preciznosti

	spol	N	M	SD	t	df	p
AI produkcija intervala 270	m	42	-.12	.33	1.90	98	.06
	ž	58	-.24	.29			
AI produkcija intervala 350	m	42	.00	.34	1.59	98	.11
	ž	58	-.11	.32			
AI produkcija intervala 650	m	42	.02	.26	-1.31	98	.19
	ž	58	.09	.27			
AI produkcija intervala 1000	m	42	-.06	.22	-1.55	98	.12
	ž	58	.01	.18			
AI produkcija intervala 4000	m	42	-.11	.21	.01	98	.99
	ž	58	-.11	.16			
AI produkcija intervala 9000	m	42	-.09	.21	.08	98	.94
	ž	58	-.10	.14			
AI produkcija intervala 14000	m	42	-.13	.15	.19	98	.85
	ž	58	-.13	.13			
AI produkcija intervala 18000	m	42	-.17	.14	-.18	98	.86
	ž	58	-.17	.13			

CV koeficijent varijabilnosti; AI indeks preciznosti

5.1. Razlike u varijabilnosti reprodukcije, diskriminacije i produkcije vremenskih intervala

U analizi povezanoj s glavnim ciljem rada uspoređeni su varijabiliteti iz pojedinih eksperimentalnih zadataka, a s obzirom na to da su skale na kojima su izmjereni rezultati u eksperimentalnim paradigmama razlikovale, zavisnu varijablu su predstavljali koeficijenti varijabilnosti. U analizu su uvršteni rezultati sudionika s kompletnim rezultatima te sudionika bez ekstremnih vrijednosti pa je uzorak bio sastavljen od 101 sudionika (m = 40, ž = 61).



Slika 3. Razlike u reprodukciji, diskriminaciji i produkciji vremenskih intervala

Kako bi se ustanovile razlike između pojedinih varijabiliteta provedena je jednosmjerna ANOVA za ponovljena mjerenja (Slika 3) koja je pokazala statistički značajne razlike između pojedinih varijabiliteta $F(1.43, 143.01) = 264.10$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .73$).

U analizi se pokazalo kako diskriminacija intervala (perceptivni tajming) ima najveći varijabilitet ($M = .344$; $SD = .112$), dok je prosječno najniži varijabilitet ($M = .083$; $SD = .023$) pronađen u reprodukciji intervala (motorički tajming).

Unatoč tome što se varijabilitet u diskriminaciji vremenskih intervala naglašeno izdvaja od varijabiliteta u reprodukciji i produkciji intervala, naknadno provedene parne usporedbe s korekcijom po Bonferroniju, pokazale su da se varijabiliteti svih eksperimentalnih paradigmi međusobno statistički značajno razlikuju ($p < .001$).

5.2. Povezanost paradigmi procjene vremenskih intervala

Tablica 2. Povezanost paradigmi procjene vremenskih intervala

	Reprodukcija intervala	Produkcija intervala
Produkcija intervala	0.11	
Diskriminacija intervala	-0.04	-0.11

Pearsonove korelacije koeficijenata varijabilnosti eksperimentalnih zadataka ($p > .05$; N=101)

Kako bi se ustanovila međusobna povezanost paradigmi procjene izračunate su Pearsonove korelacije između koeficijenata varijabilnosti pojedinih eksperimentalnih paradigmi. Dobiveni koeficijenti korelacije bili su redom niski te nisu bili statistički značajni (Tablica 2).

5.3. Razlike u varijabilitetima reprodukcije i produkcije vremenskih intervala i odnos sub i suprasekundnog tajminga

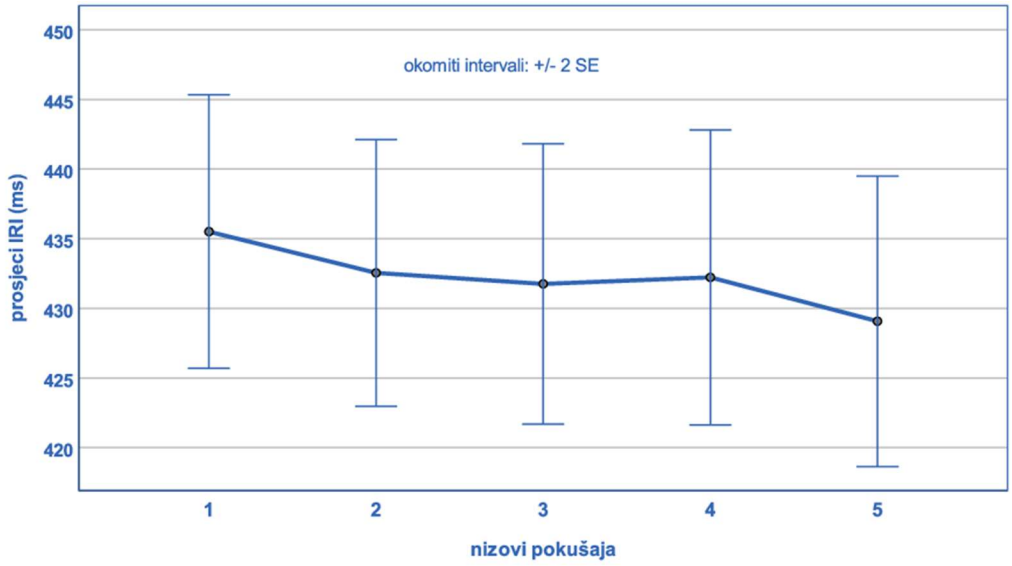
5.3.1. Reprodukcija intervala

5.3.1.1. Prosječno trajanje intervala u reprodukciji – motoričkom tajmingu

U ovome zadatku sudionici su izvodili *taping* s ciljnim intervalom od 500 ms, odnosno, na frekvenciji od 2 Hz. Analiza je inicijalno obuhvatila 115 sudionika, no u skladu s uvriježenom praksom (6, 218, 184) u istraživanjima tajminga prema sinkronizacijsko-kontinuacijskoj paradigmi, zbog prosječnih vrijednosti intervala koje su bile za 50% više ili manje od ciljnog intervala dvije sudionice su isključene iz analize .

Oscilacije prosječnih vrijednosti IRI-a vidljive su na slici 6. Prosječne vrijednosti trajanja intervala vrlo su malo varirale i to od najkraćeg u trećem nizu pokušaja (M = 431.76, SD = 53.49) do najdužeg u prvom nizu (M = 435.51; SD = 52.21). Razlike između prosječnih vrijednosti trajanja pojedinih intervala ispitane su ANOVOM za ponovljena mjerenja.

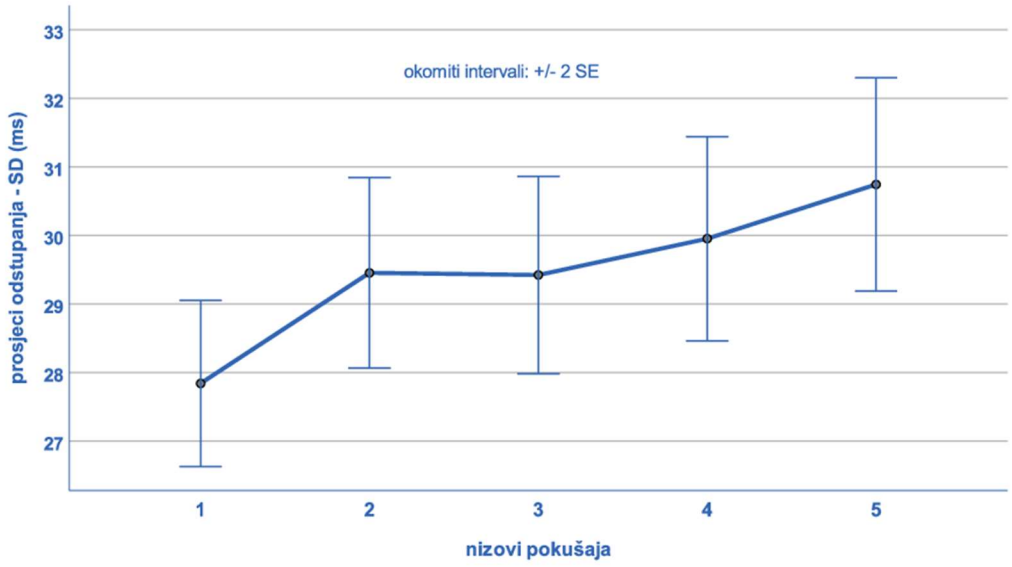
Pokazalo se kako glavni učinak *niz pokušaja* nije statistički značajan ($F(3.21, 359.00) = .86$, $p = .47$, $\eta_p^2 = .008$), iako se vidi tendencija skraćivanja dužine intervala, odnosno, ubrzavanja *tapinga* (Slika 4).



Slika 4. Prikaz prosječnih vrijednosti IRI-a

5.3.1.2. Varijabilnost izvedbi u reprodukciji intervala - motoričkom tajmingu

Razlike u varijabilnosti izvedbi provjerene su u ANOVI za ponovljena mjerenja (Slika 5) prema zavisnoj varijabli koju su predstavljale vrijednosti standardiziranih odstupanja (SD). U ovoj analizi, uz prethodno isključena dva sudionika (navedeno u prethodnom potpoglavlju), dodatno je isključeno još 11 sudionika (ž=7 i m=4) budući da su u jednom ili više nizova pokušaja pronađene ekstremne vrijednosti (studentizirani reziduali veći od 3) čime su obuhvaćena 102 sudionika. U analizi je ustanovljen značajan glavni učinak *niz pokušaja*, tj. pokazalo se kako se varijabiliteti između pojedinih nizova izvedbi statistički značajno razlikuju ($F(4, 404) = 3.77$, $p = .005$, $\eta_p^2 = .036$). Iako se i na Slika 5 vidi trend porasta varijabiliteta izvedbi od prvog do petog mjerenja, na temelju parnih usporedbi ustanovljeno je da se statistički značajno razlikuju samo prosjeci odstupanja prvog (prosječna vrijednost SD = 27.84) i četvrtog niza (prosječna vrijednost SD = 29.95) ($p = .044$) te prvog i petog niza (prosječna vrijednost SD = 30.74) ($p = .005$).



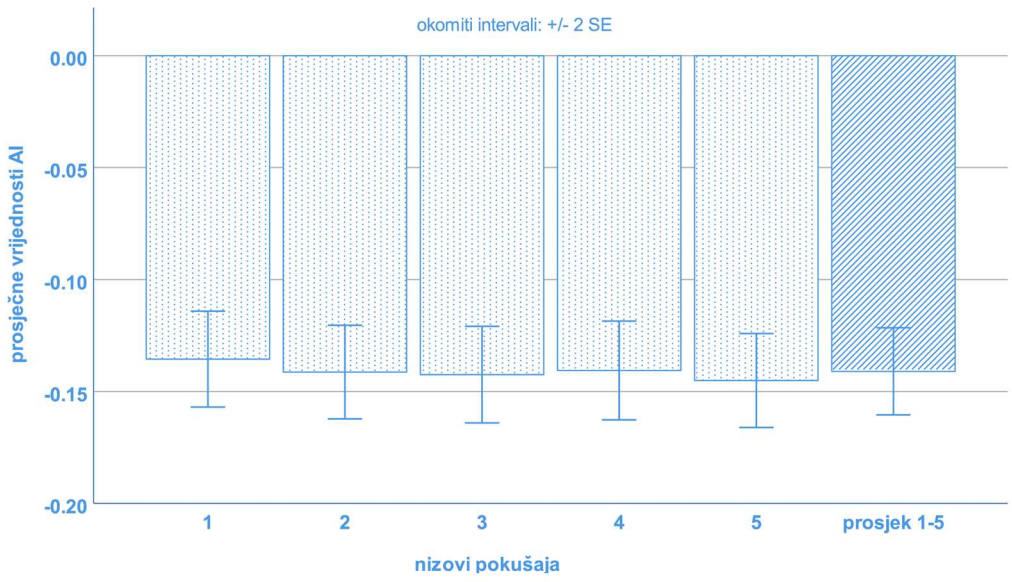
Slika 5. Prikaz varijabilnosti IRI-a (SD)

5.3.1.3. Preciznost izvedbi u reprodukciji intervala - motoričkom tajmingu

U zadatku motoričke reprodukcije intervala izračunat je *indeks preciznosti AI.* Vrijednosti indeksa preciznosti koje su blizu 0 indiciraju preciznu procjenu intervala, vrijednosti manje od 0 ukazuju na skraćivanje vremenskih intervala, i obratno - vrijednosti indeksa preciznosti veće od 0 ukazuju na produžavanje intervala.

Pokazalo se da su prosječne vrijednosti indeksa preciznosti konstantne (M = -.14; SD = .10), tj. da se gotovo ne mijenjaju od prvog do petog niza (Slika 6). Nadalje, pokazalo se da su vrijednosti indeksa redom negativne što ukazuje na tendenciju podcjenjivanja trajanja intervala, odnosno, njegovo skraćivanje u odnosu na ciljni interval.

Statistički značajne razlike u prosjecima između pojedinih nizova nisu pronađene (F(3.11, 314.02) = .90, p = .47, η_p^2 = .002).



Slika 6. Indeksi preciznosti u reprodukciji intervala

5.3.2. Produkcija vremenskih intervala – kognitivno kontrolirani tajming

U ovome zadatku testirana je sposobnost sudionika da proizvedu prezentirani vremenski interval dodirom podloge mjernog uređaja (MIDI) u odgovarajućem trajanju. Testu je pristupilo 110 sudionika. Od toga tri sudionika nisu imala kompletne rezultate, dok je dvoje sudionika isključeno jer su u više produciranih intervala imali rezultate koji su bili 50% viši ili niži od ciljnog intervala, tako da se konačni uzorak za ovu analizu sastojao od 105 sudionika (m = 43, ž = 62).

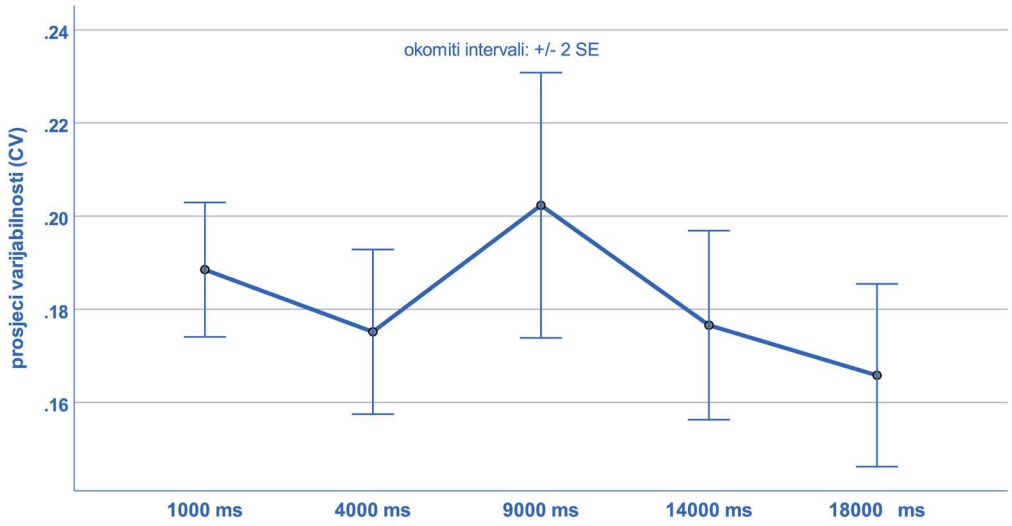
U zadatku su bili prezentirani intervali kraći od sekunde: 270 ms, 350 ms, 650 ms, zatim interval od 1000 ms te intervali duži od jedne sekunde, i to: 4000 ms, 9000 ms, 14000 ms i 18000 ms. Intervali su bili prezentirani prema slučajnom odabiru.

Varijabilnost (*CV = SD/M*) i preciznost ($AI=|R_d - T_d|/T_d$) intervala u sub i suprasekundnom rangu prikazuje se odvojeno, budući da je i u kraće i u duže intervale uvršten interval od 1000 ms kao svojevrsna referentna vrijednost.

U drugom dijelu uspoređuje se varijabilnost i preciznost intervala kraćih od sekunde (270 ms, 350 ms, 650 ms) s varijabilnošću i preciznošću tri najduža intervala (9000 ms, 14000 ms i 18000 ms).

5.3.2.1. Varijabilnost izvedbi u suprasekundnom rasponu

Koeficijenti varijabilnosti navedenih intervala varirali su između .166 za interval od 18000 ms i .202 za interval od 9000 ms. Kako bi se testirale razlike u varijabilnosti suprasekundnih intervala provedena je ANOVA za ponovljena mjerenja (Slika 7) koja se pokazala statistički značajnom ($F(3.20, 333.14) = 2.94$, $p = .030$, $\eta_p^2 = .03$). Ipak, *post-hoc* testovi s korekcijom prema Bonferroniju pokazali su samo jednu parnu razliku na rubu statističke značajnosti ($p = .054$) između intervala od 18000 ms ($M = .166$) i intervala od 9000 ms ($M = .202$).

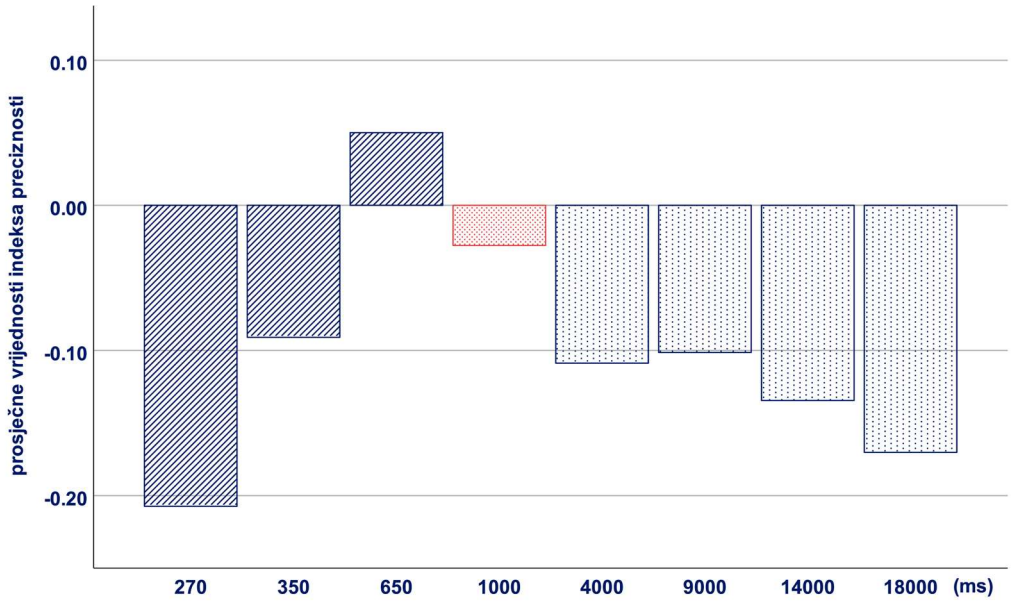


Slika 7. Varijabilnost intervala u suprasekundnom rasponu

5.3.2.2. Preciznost izvedbi u suprasekundnom rasponu

Prosječne vrijednosti indeksa preciznosti redom su bile negativne što upućuje na skraćivanje intervala, a vrijednosti indeksa kretale su se od -.022 za interval od 1000 ms do -.169 za interval od 18000 ms što je prikazano na slici 10 na kojoj je vidljivo i linearno negativno povećanje vrijednosti indeksa preciznosti izvedbi od najkraćeg (1000 ms) prema najdužem intervalu (18000 ms). To znači da su sudionici najtočnije izvodili najkraći interval dok su najmanju preciznost pokazali u najdužem intervalu (18000 ms). ANOVA je pokazala statistički značajne razlike u indeksima preciznosti ($F(2.19, 227.85) = 18.33$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .15$), a daljnji *post-hoc* testovi, s korekcijom prema Bonferroniju, pokazali su statistički značajne razlike ($p < .01$)

između svih kombinacija intervala, osim za interval od 4000 ms koji se nije statistički značajno razlikovao od intervala 14000 ms i 18000 ms.

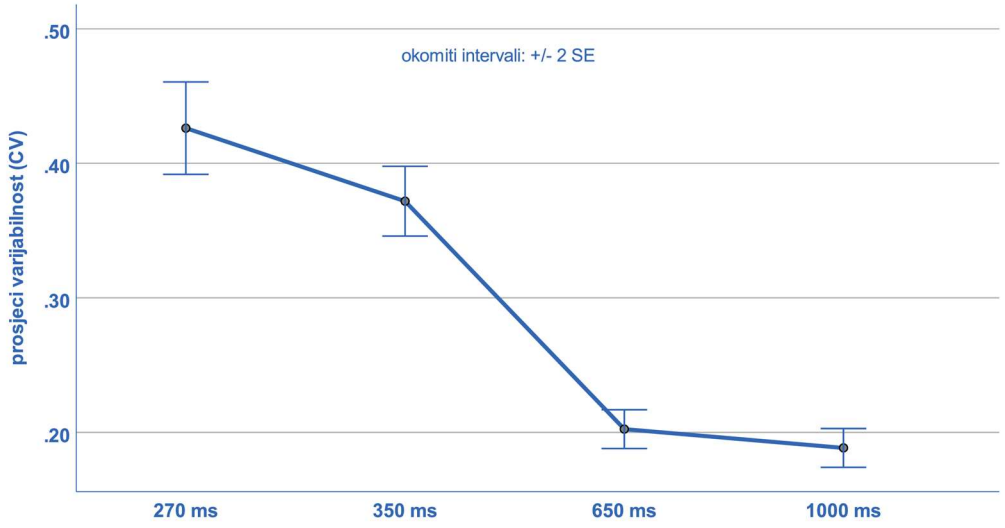


Slika 8. Indeksi preciznosti izvedbe svih izmjerenih intervala

5.3.2.3. Varijabilnost izvedbi u subsekundnom rasponu

Ispitana je varijabilnost u produkciji intervala kraćih od jedne sekunde i to 270 ms, 350 ms, 650 ms, a zbog komparacije uvršten je i interval od jedne sekunde. Pokazalo se da je varijabilnost u intervalima 270 i 350 ms veća nego u intervalima od 650 ms i 1000 ms te se isto tako vidi linearno povećanje koeficijenata varijabilnosti, naime koliko je interval bio kraći toliko je varijabilnost bila veća (Slika 9).

ANOVA je pokazala statistički značajne razlike u CV ($F(2.27, 224.35) = 114.12$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .54$). Post hoc testovi CV intervala 650 ms i 1000 ms nisu pokazali statistički značajne razlike, međutim sve druge parne razlike bile su statistički značajne ($p < .05$).



Slika 9. Varijabilnost intervala od jedne sekunde i kraćih izražena u koeficijentima varijabilnosti

5.3.2.4. Preciznost izvedbi u subsekundnom rasponu

Nadalje je analizirana preciznost intervala u subsekundnom rasponu te je pronađena tendencija povećavanja preciznosti izvedbe za intervale kraće od sekunde i to od najkraćeg intervala (270 ms) koji se pokazao kao najneprecizniji od svih pa do najdužeg intervala kraćeg od sekunde (650 ms) u kojem je indeks preciznosti bio pozitivan (*M* = .06, *SD* = .26), što znači da su prosječne vrijednosti premašivale trajanje ciljnog intervala (Tablica 2).

Tablica 2. Deskriptivna statistika indeksa preciznosti za subsekundne intervale

	M	**SD**	**Min**	**Max**
AI270	-.20	.31	-.60	.74
AI350	-.08	.33	-.54	.94
AI650	.06	.26	-.37	.77

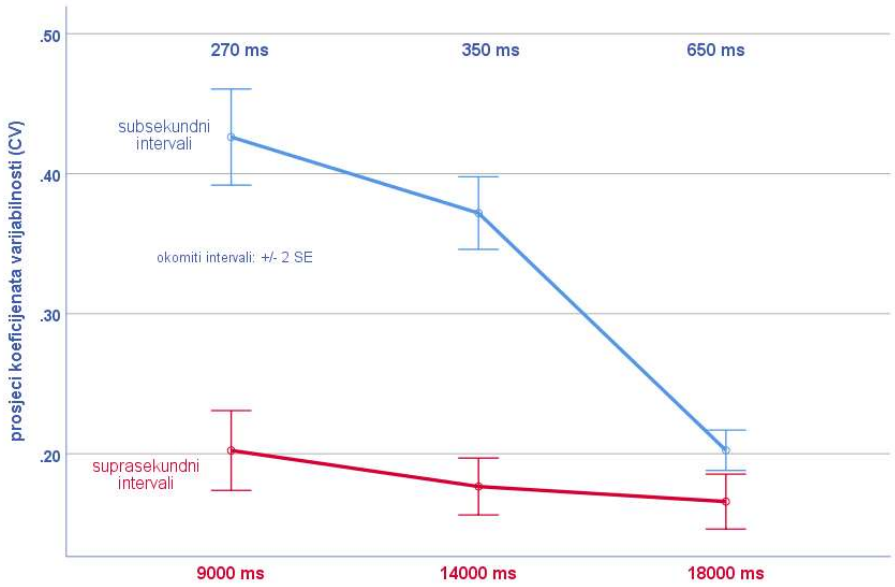
AI - indeksi preciznosti 270, 350 i 650 ms; M - aritmetička sredina; SD - stand. devijacija; Min-Max - minimalne i maksimalne vrijednosti

Kako bi se ustanovile razlike u preciznosti izvedbi između vremenskih intervala primijenjena je ANOVA te se pokazalo da su razlike statistički značajne ($F(1.87, 185.22) = 46.01$, $p < .001$,

η_p^2 = .32). Daljnja provjera pojedinačnih razlika pokazala je da se indeksi preciznosti intervala od 650 ms i 1000 ms nisu razlikovali, međutim, sve druge parne razlike pokazale su statističku značajnost (p <.05).

5.3.2.5. Razlike u varijabilnosti u produkciji subsekundnih i suprasekundnih intervala

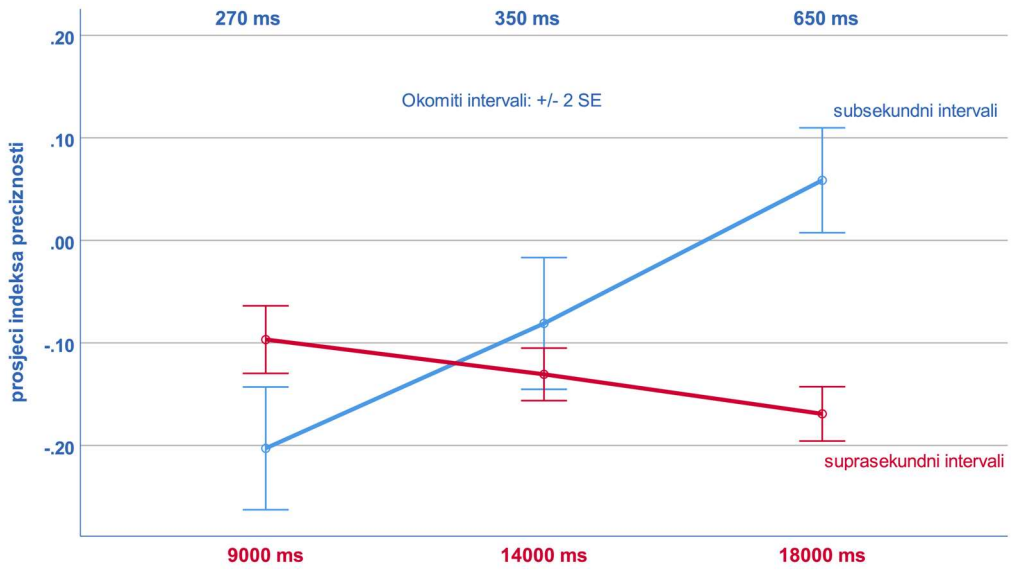
Uspoređene su vrijednosti varijabiliteta (CV) intervala kraćih i dužih od sekunde, pri čemu su u kraće (subsekundne) uvršteni intervali od 270 ms 350 ms i 650 ms, a u duže (suprasekundne) intervale uvrštena su tri najduža intervala i to: 9000 ms, 14000 ms i 18000 ms. ANOVA za ponovljena mjerenja (Slika 12) *sub-supra* (2) x *trajanje intervala* (3) pokazala je statistički značajnu interakciju (F (2, 208) = 58.83; p < .001; η_p^2 = .35) te značajne glavne učinke razine *(sub-supra)* (F (1, 104) = 164.11; p < .001; η_p^2 = .61) i *trajanja intervala* (F (2, 218) = 68.22; p < .001; η_p^2 = .40). Dodatni testovi pokazali su da se prosječna vrijednost dužih intervala razlikuje od prosjeka kraćih intervala (p < .001), no *post-hoc* rezultati, s korekcijom prema Bonferroniju, ukazuju da se varijabiliteti svih pojedinačnih intervala međusobno značajno razlikuju. Kao što se i na slici 10 vidi, varijabiliteti intervala manjih od sekunde veći su od varijabiliteta intervala dužih od sekunde.



Slika 10. Interakcija koeficijenata varijabilnosti intervala dužih i kraćih od jedne sekunde

5.3.2.6. Razlike u preciznosti između subsekundnih i suprasekundnih intervala

U usporedbenoj analizi uspoređeni su indeksi preciznosti (AI) intervala od 270 ms, 350 ms i 650 ms naspram tri najduža intervala i to 9000 ms, 14000 ms i 18000 ms. Provedena je ANOVA za ponovljena mjerenja (Slika 11) u kojoj je dobivena statistički značajna interakcija *razina* x *trajanje intervala* (F (1.83, 193.75) = 100.21; $p < .001$; $\eta_p^2 = .49$), rubno značajan glavni učinak *razine* (F (1, 104) = 3.78; $p = .055$; $\eta_p^2 = .035$) te značajni glavni učinak *trajanja intervala* (F (1.674, 174.08) = 27.01; $p < .001$; $\eta_p^2 = .21$).



Slika 11. Interakcija indeksa preciznosti intervala dužih i kraćih od jedne sekunde

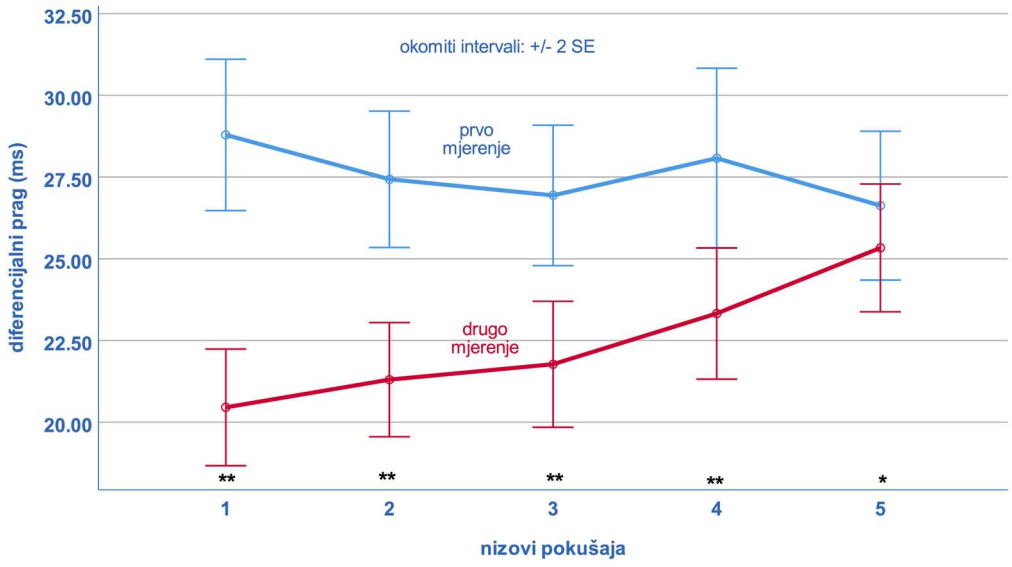
5.4. Razlike između diskriminacije i reprodukcije vremenskih intervala

5.4.1. Varijabilnost u diskriminaciji vremenskih intervala

U ovome zadatku sudionici su trebali razlikovati dužinu trajanja zvučnih intervala. Ukupno je testu pristupilo 114 sudionika, no za dvoje sudionika rezultati nisu bili potpuni, dok je kod devetoro sudionika pronađeno jedno ili više mjerenja s ekstremnim vrijednostima te je konačni uzorak za analizu obuhvaćao 103 sudionika (m = 42, ž = 61).

Provedena je dvosmjerna ANOVA (Slika 12) za ponovljena mjerenja (2x5) s faktorima *vrijeme testiranja* (2) i *niz pokušaja* (5) prema zavisnoj varijabli *trajanje intervala*. U analizi se pojavila statistički značajna interakcija *vrijeme testiranja* x *niz pokušaja* ($F(4, 408) = 5.27$, $p = .001$, $\eta_p^2 = .049$) te statistički značajan glavni učinak *vremena testiranja* ($F(1, 102) = 66.33$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .39$).

Daljnji *post-hoc* testovi pokazali su kako se prosječna vrijednost drugog testiranja ($M = 23.78$, $SE = .81$) statistički značajno ($p < .001$) razlikuje od prvog ($M = 29.47$, $SE = .995$), dakle sudionici su u drugom mjerenju u prosjeku ostvarili 5.69 ms niži prag podražaja. Razlike su isto tako pronađene i između pojedinačnih vrijednosti pojedinih pragova prvog i drugog mjerenja ($p < .001$ do $p < .05$).



*Slika 12. Varijacije u prosječnim vrijednostima pragova podražaja u prvom i drugom nizu izvedbi. Na dnu slike naznačene parne razlike između prvog i drugog mjerenja: ** $p \leq .001$; * $p < .05$*

5.4.2. Razlike u varijabilnosti reprodukcije i diskriminacije vremenskih intervala

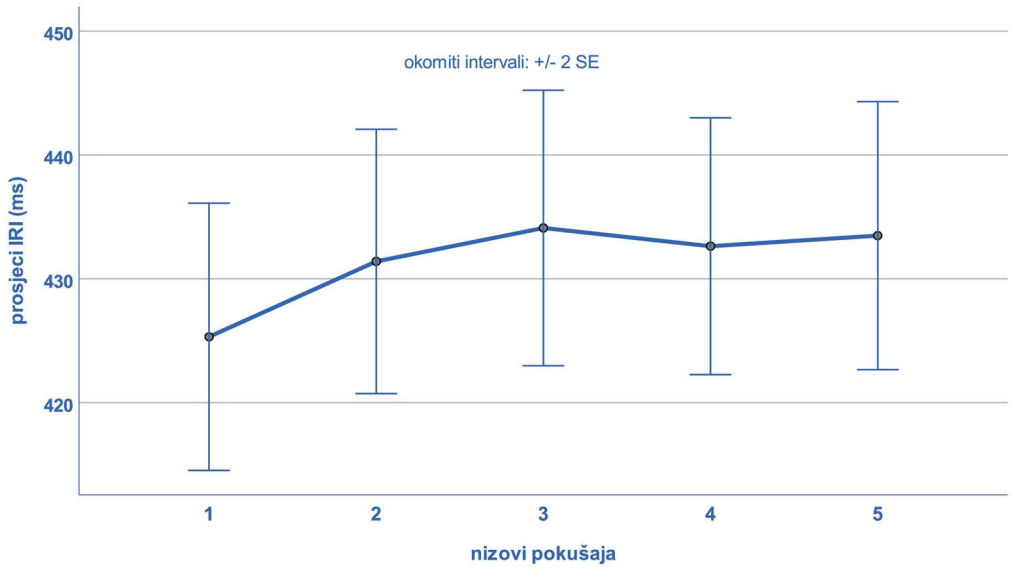
U svrhu određivanja razlika između prosječnih vrijednosti koeficijenata varijabilnosti u reprodukciji intervala (motorički tajming) i diskriminaciji intervala (perceptivni tajming) proveden je t-test za zavisne uzorke. Rezultati ukazuju da su prosječne vrijednosti koeficijenata varijabilnosti u reprodukciji intervala (*M*=.083*; SD*=.02) bile značajno niže od prosječnih vrijednosti koeficijenata varijabilnosti u diskriminaciji intervala (*M*=.33; *SD*=.09); ($t(106) = -26.72$, $p < .001$).

5.5. Reprodukcija vremenskih intervala s dodatnim zadatkom

Ovaj zadatak obuhvaćao je izvođenje *tapinga* uz dodatni, tj. ometajući zadatak iz domene radnog pamćenja. Naime, tijekom izvođenja *tapinga*, u fazi nastavka, sudionici su trebali zapamtiti tri niza od po četiri slova nastojeći očuvati ritam izvođenja *tapinga*.

5.5.1.1. Trajanje IRI-a u reprodukciji intervala s dodatnim zadatkom

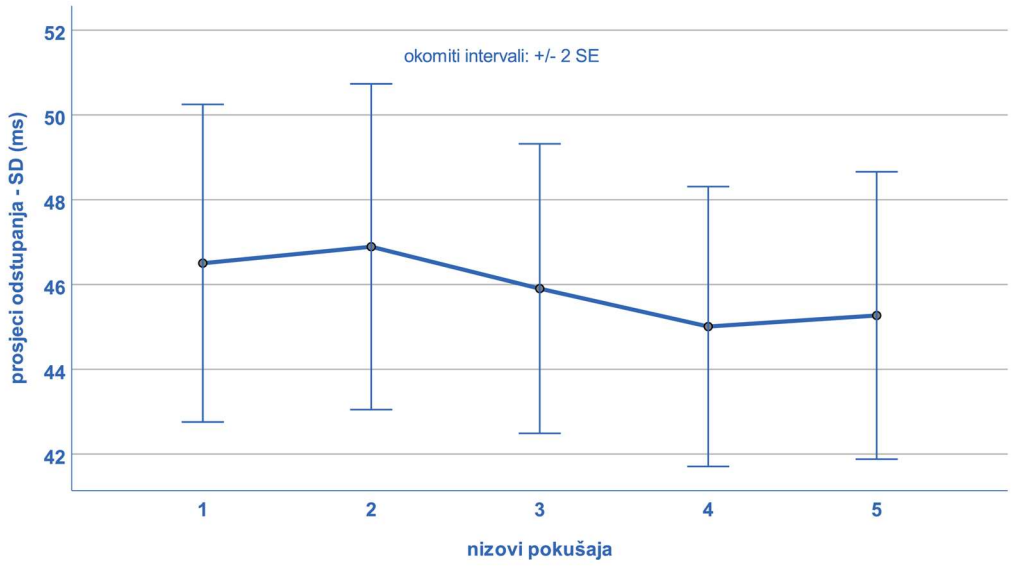
U ovoj analizi sudjelovao je 101 sudionik (m=41, ž=60). Prosječne vrijednosti IRI-a varirale su u rasponu od 424.96 (*SD* = 53.81) do 432.55 (*SD* = 56.79). Kako bi se ustanovile razlike u trajanju vremenskih intervala provedena je ANOVA (Slika 13), te je pronađen statistički značajan glavni učinak *niza pokušaja* ($F(3.56, 370.74) = 2.68$, $p = .04$, $\eta_p^2 = .03$). Ipak, *post-hoc* testovi, s korekcijom prema Bonferroniju, nisu pokazali statističku značajnost.



Slika 13. Razlike u trajanju intervala u reprodukciji intervala (taping) s dodatnim zadatkom

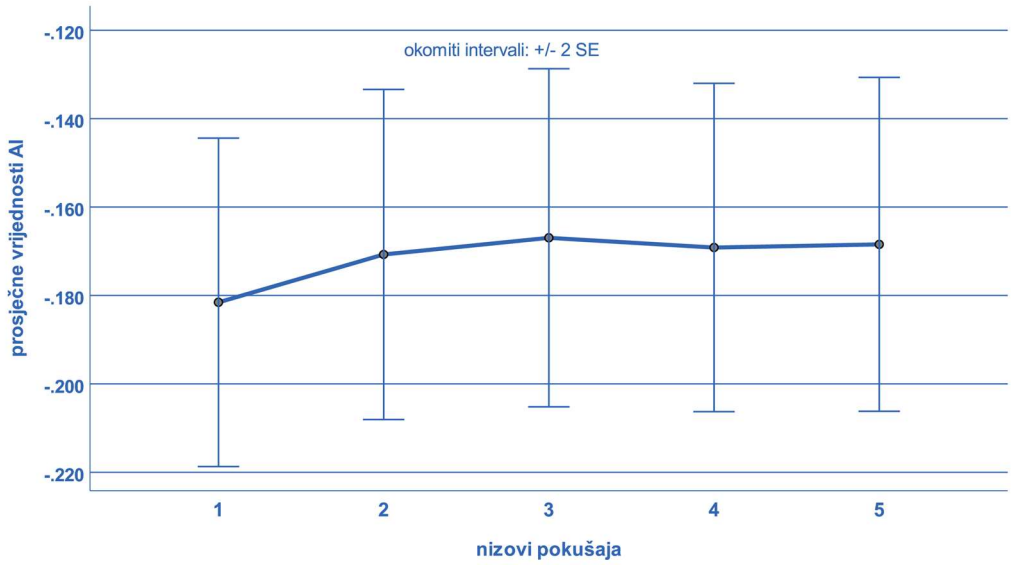
5.5.1.2. Varijabilnost i preciznost IRI-a u reprodukciji intervala s dodatnim zadatkom

Analizirane su razlike u varijabilitetima izvedbi između nizova pokušaja u *tapingu* s dodatnim zadatkom, izražene u vrijednostima standardne devijacije. Provedena ANOVA (Slika 14) nije pokazala statistički značajne razlike u odstupanjima između pojedinih nizova $F(4, 360) = .52$, $p = .72$, $\eta_p^2 = .006$).



Slika 14. Razlike u varijabilnosti (SD) između pojedinih nizova pokušaja u reprodukciji intervala s dodatnim zadatkom

Nadalje su za istu paradigmu procjene tajminga izračunati *indeksi preciznosti* (Slika 15) koji su varirali između -.168 i -.182 što upućuje da su realizirani IRI-i bili u prosjeku kraći od ciljnog intervala. Razlike u prosječnim vrijednostima intervala provjerene su u ANOVI te se pokazalo da su razlike statistički značajne ($F(3.70, 395.98) = 2.62$; $p = .04$; $\eta_p^2 = .024$) što ipak nije potvrđeno u naknadnim *post-hoc* testovima.



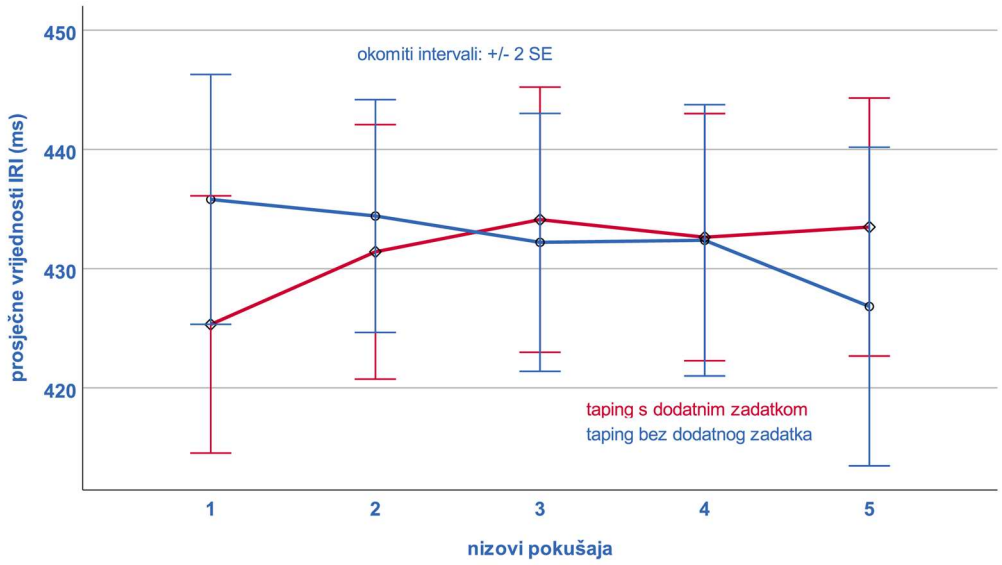
Slika 15. Indeksi preciznosti u reprodukciji intervala (taping) s dodatnim zadatkom

5.5.2. Razlike u reprodukciji vremenskih intervala u izvedbama s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka

5.5.2.1. Trajanja intervala u izvedbama s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka

U ovoj analizi uspoređeni su pokazatelji izvedbi motoričkoga tajminga u uvjetima *s* i *bez* dodatnog zadatka (N=101; m=41, ž=60).

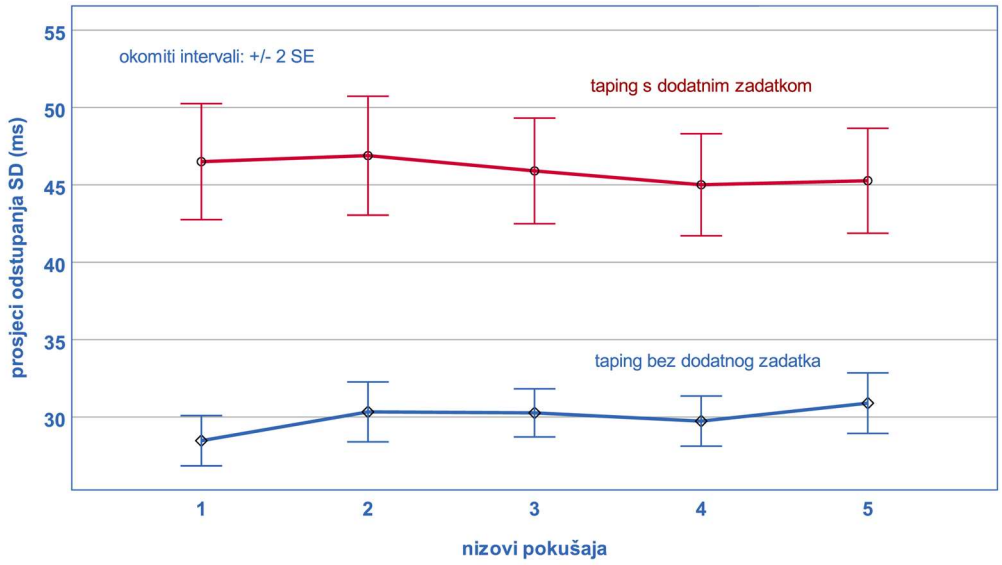
U ANOVI za ponovljena mjerenja (Slika 16) s faktorima *dodatni zadatak* (2) i *niz pokušaja* (5), zavisnu varijablu predstavljale su srednje vrijednosti IRI-a. Statistički značajne razlike pronađene su za interakciju ($F(2.78, 277.48) = 2.99$; $p = .035$; $\eta_p^2 = .029$) ali ne i za glavne učinke *dodatni zadatak* ($F(1, 100) = 0.91$; $p = .76$; $\eta_p^2 = .001$) i *niz pokušaja* ($F(3.04, 303.10) = .56$; $p = .64$; $\eta_p^2 = .029$).



Slika 16. Reprodukcija intervala (taping) s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka - razlike u trajanju intervala (IRI)

5.5.2.2. Razlike u varijabilnosti reprodukcije intervala u izvedbama s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka

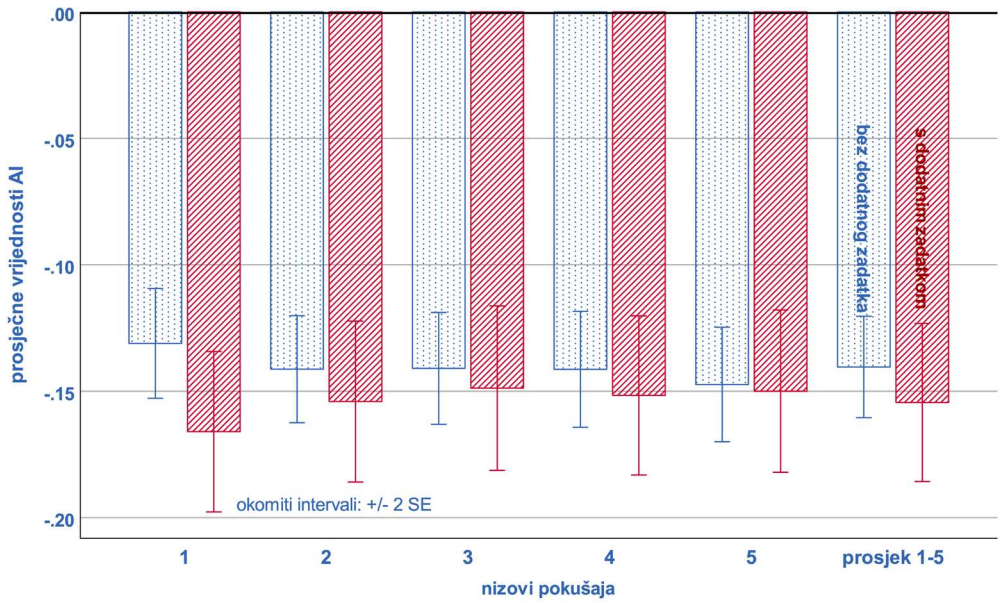
Nadalje, provjerene su razlike u *varijabilnosti* pojedinih nizova pokušaja u izvedbama s ili bez dodatnog zadataka. Nakon što su isključeni sudionici s ekstremnim vrijednostima te oni s nepotpunim rezultatima, analiza razlika u varijabilnosti izvedbi u reprodukciji intervala (motorički tajming - *taping*), izvedena je na podacima 91 sudionika (m=37, ž=54). Zavisnu varijablu su predstavljale prosječne vrijednosti standardnih devijacija nizova pokušaja. Dvosmjerna ANOVA za ponovljena mjerenja (Slika 17) s faktorima *dodatni zadatak* (2) i *niz pokušaja* (5) pokazala je kako ni interakcija *dodatni zadatak x niz pokušaja* ($F(4, 360) = 1.13$; $p = .34$; $\eta_p^2 = .012$) ni glavni učinak *niz pokušaja* ($F(4, 360) = .59$; $p = .67$; $\eta_p^2 = .006$) nisu bili statistički značajni. No, razlika je ustanovljena za glavni učinak *dodatni zadatak* ($F(1,90) = 122.47$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .58$), a dodatni testovi su pokazali kako se prosječna vrijednost odstupanja u reprodukciji intervala bez dodatnog zadatka ($M = 29.94$, $SE = .60$) statistički značajno razlikuje ($p < .001$) od prosječne vrijednosti odstupanja u reprodukciji intervala s dodatnim zadatkom ($M = 45.91$, $SE = 1.47$). Sudeći prema navedenim rezultatima varijabilnost izvedbi bila je veća u pokušajima koji su uključivali dodatni zadatak.



Slika 17. Razlike u varijabilnosti izvedbi (SD) u reprodukciji intervala (taping) s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka

5.5.2.3. Razlike u preciznosti reprodukcije intervala u izvedbama s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka

Indeksi preciznosti već su analizirani za svaki zadatak odvojeno, a u ovoj analizi su provjerene razlike u tim parametrima između dva načina izvedbe te je provedena je ANOVA 2x5 (*dodatni zadatak x niz pokušaja)* (Slika 18). Statistička značajnost nije pronađena za glavne učinke *dodatni zadatak* ($F(1, 101) = .55$, $p = .46$, $\eta_p^2 = .005$) i *niz pokušaja* ($F(3.39, 342.59) = .25$, $p = .89$, $\eta_p^2 = .002$), no ispostavilo se da je interakcija *dodatni zadatak x niz pokušaja* statistički značajna ($F(3.37, 340.61) = 3.88$, $p = .007$, $\eta_p^2 = .04$). Ipak, *post hoc* testovi nisu pokazali statističku značajnost.



Slika 18. Razlike u indeksima preciznosti (AI) u reprodukciji intervala (taping) s dodatnim zadatkom i bez dodatnog zadatka

5.6. Povezanost radnog pamćenja i reprodukcije kratkih vremenskih intervala

Analiza je napravljena na rezultatima 101 sudionika (m=41, ž=60). Vrijednosti pokazatelja izvedbe u reprodukciji intervala već su prikazane u prethodnim potpoglavljima, a vrijednosti rezultata u zadatku pamćenja kretale su se u rasponu od 6 do 58 (M = 42.32, SD = 8.34).

Kako bi se ustanovila povezanost pokazatelja izvedbi reprodukcije kratkih vremenskih intervala te rezultata u zadatku radnog pamćenja izračunate su korelacije koeficijenata varijabilnosti u reprodukciji kratkih vremenskih intervala s mjerom radnog pamćenja. Dobivene su samo dvije značajne i niske korelacije između mjere radnog pamćenja koeficijenata varijabilnosti iz prvog (r=.27, p=.008) i drugog niza pokušaja (r=.20, p=.046).

S obzirom na to da bi se mogla očekivati veća povezanost mjere radnog pamćenja i pokazatelja izvedbi u paradigmi produkcije u koju su uvršteni i duži intervali, dodatno su izračunate korelacije i za taj skup mjera.

Korelacije pokazatelja varijabilnosti u paradigmi produkcije intervala i rezultata u zadatku pamćenja prikazane su u tablici 3, a korelacije indeksa preciznosti u produkciji i rezultata radnog pamćenja prikazane su u tablici 4. U tablici 3 se ne pronalazi povezanost mjere radnog pamćenja i varijabilnosti intervala, no pronalaze se statistički značajne interkorelacije

koeficijenata varijabilnosti, posebno unutar intervala dužih od sekunde ($p < .01$). Istovremeno, CV-i navedenih intervala nisu u relaciji s intervalom od 1000 ms, osim intervala 18000 ms koji pokazuje nisku povezanost s CV-om od 1000 ms ($r = .231$, $p < .05$).

Tablica 3. Povezanost pokazatelja varijabilnosti i mjere radnog pamćenja te interkorelacije intervala

	P	CV 270	CV 350	CV 650	CV 1000	CV 4000	CV 9000	CV 14000
CV 270	-.13							
CV 350	-.09	.07						
CV 650	-.09	.16	-.07					
CV 1000	-.19	**.21***	.07	**.27****				
CV 4000	-.06	**.20***	-.02	.03	.11			
CV 9000	.04	**.30****	-.16	.02	.01	**.63****		
CV 14000	-.05	.12	-.08	.04	.00	**.50****	**.56****	
CV 18000	-.02	.08	-.03	.13	**.20***	**.40****	**.45****	**.60****

*P – radno pamćenje; CV - koeficijenti varijabilnosti; n(P) = 103; n(CV) = 110; *<.05, **<.01*

Povezanost pokazatelja preciznosti izvedbe intervala dužih od sekunde s mjerom radnog pamćenja nije pronađena (Tablica 4), no kod intervala kraćih od sekunde pronalaze se statistički značajne niske i negativne korelacije rezultata u zadatku pamćenja i indeksa preciznosti za intervale od 270 ms ($r = -.23$, $p < .05$) i 650 ms ($r = -.20$, $p <. 05$). Iako bi te vrijednosti mogle biti i slučajne, smjer korelacije navodi na interpretaciju - koliko je veći rezultat u zadatku pamćenja, toliko je niži (dakle točniji jer je bliži nuli) indeks preciznosti.

Nadalje, u tablici Tablica 4 se može zapaziti visoka pozitivna povezanost unutar pokazatelja preciznosti intervala kraćih od sekunde no isto tako i intervala dužih od sekunde.

Tablica 4. Povezanost pokazatelja preciznosti i mjere radnog pamćenja te interkorelacije intervala

	P	AI 270	AI 350	AI 650	AI 1000	AI 4000	AI 9000	AI 14000
AI 270	**-.23***							
AI 350	-.17	**.85****						
AI 650	**-.20***	**.58****	**.65****					
AI 1000	-.14	**.47****	**.54****	**.87****				
AI 4000	-.09	.05	.10	.11	.14			
AI 9000	-.07	.02	.03	.08	.07	**.74****		
AI 14000	-.04	-.04	.01	.09	.02	**.46****	**.67****	
AI 18000	-.13	-.10	.02	.13	.07	**.56****	**.70****	**.82****

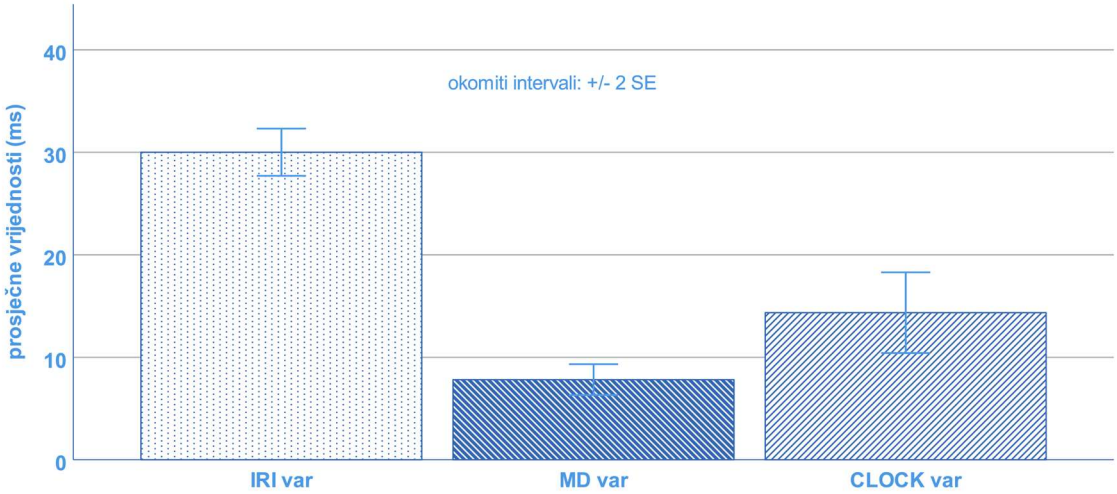
*P – radno pamćenje; AI – indeksi preciznosti; n(P) = 103; n(CV) = 110; *<.05, **<.01*

5.7. Wing Kristoffersonov model razdvajanja varijabiliteta motoričke i središnje komponente

Iz uzorka sudionika koji su izvodili *taping* u W-K analizi isključene su dvije sudionice koje su u jednom nizu imale više od deset IRI vrijednosti većih ili manjih od ±50% ciljnog intervala od 500 ms (vrijednosti manje od 250 ms ili veće od 750 ms; 6).

U cilju ustanovljavanja varijance pojedinačnih intervala, a prije W-K analiza, izvršena je transformacija podataka (219, 184), tako da je za svakog sudionika izračunata regresijska linija za 30 intervala koji su bili analizirani, te je ukupni varijabilitet svakog pojedinog pokušaja izračunat kao odstupanje svakog IRI-a od regresijske linije (220, 221). Navedena procedura je primijenjena kako bi se umanjio utjecaj *ubrzavanja* u izvedbi (engl. *drift)* koji se pojavljuje u dugim nizovima. Nakon toga je ukupni varijabilitet raščlanjen na komponente *sata* i *motoričkoga kašnjenja* prema W-K metodologiji (76, 77). Kod pet sudionika je pronađena pozitivna kovarijanca između uzastopnih intervala, čime je narušena temeljna pretpostavka W-K modela, te su oni bili isključeni iz daljnje analize.

U provedenoj analizi (N = 105; m = 44, ž = 61) ustanovljen je ukupni varijabilitet IRI-a (*M* = 30.00 ms, *SE* = 1.97), a daljnja raščlamba je pokazala kako je varijabilitet *sata* (*M* = 14.36 ms, *SE* = 1.97) praktički dvostruko veći od implementacijskog tj. *motoričkoga varijabiliteta* (*M* = 7.82 ms, *SE* = .75) (Slika 19).



Slika 19. Grafički prikaz raščlambe varijabiliteta prema W-K modelu
IRI var – ukupni varijabilitet, MD var – motorički varijabilitet, CLOCK var – varijabilitet sata

6. RASPRAVA

6.1. Opća rasprava

Glavni cilj ovog rada bio je ustanoviti intra-individualne razlike u varijabilnosti između različitih paradigmi procjenjivanja i realizacije vremenskih intervala te jačinu povezanosti navedenih paradigmi.

Naime, moglo bi se pretpostaviti da ako jedan zajednički mehanizam tajminga kontrolira procesiranje vremenskih intervala u trajanju milisekundi i sekundi u zadacima prospektivnog tajminga, koji obuhvaćaju procesiranje intervala u senzoričkim, motoričkim i kognitivnim paradigmama, tada bi se između različitih zadataka tajminga trebala pokazati ekvivalentna osjetljivost u procesiranju vremenskih intervala. Rezultati koji se odnose na glavni cilj istraživanja pokazali su kako se varijabilnost između paradigmi repetitivne motoričke reprodukcije, perceptivne diskriminacije i produkcije vremenskih intervala statistički značajno razlikuje uz ostvareni veliki statistički učinak. Najveći varijabilitet je ustanovljen u paradigmi diskriminacije intervala što je u skladu s nekim prije objavljenim rezultatima (43) gdje se navodi da se u perceptivnom tajmingu pojavljuje veća varijanca nego u produkciji ili reprodukciji intervala. Nadalje, korelacijska analiza je pokazala da varijabiliteti različitih paradigmi nisu statistički značajno povezani. Naime, ako se intervalni tajming oslanja na jedan centralizirani mehanizam onda je opravdano očekivati povezanost između različitih zadataka tajminga, to istovremeno znači kako bi sudionik koji npr. dobro diskriminira vremenske intervale trebao biti uspješan i u reprodukciji i produkciji intervala.

Rezultati povezani sa specifičnim ciljevima istraživanja razmatraju se zasebno, no ni oni ne govore u prilog djelovanju *namjenskog* (jedinstvenog i zajedničkog) mehanizma koji podržava tajming na skalama različitog trajanja i u različitim zadacima, što dodatno potvrđuje hipotezu ovog istraživanja. Dakle, moglo bi se reći da rezultati iz ovog istraživanja podupiru *intrinzične* modele tajminga. To znači da, zavisno od vremenske skale od interesa i zahtjeva obrade u konkretnom zadatku, mozak uključuje različite mehanizme i područja kako bi se odredilo vrijeme i procesirali vremenski intervali. Istovremeno se time ne odbacuje ideja o specijaliziranim područjima koja leže u osnovi nekih oblika tajminga u rasponu od milisekundi do sekundi, nego se ukazuje na to da bi o neuronskoj osnovi tajminga trebalo raspravljati u kontekstu konkretnog zadatka i specifičnih zahtjeva zadatka.

Goel i Buonomano (225) smatraju kako je jedan od najopćenitijih mehanizama koji leže u podlozi tajminga u različitim područjima i zadacima inherentna stanična i mrežna dinamika

neuronskih krugova. Na spomenutoj postavci zasnivaju se već spomenuti intrinzični modeli tajminga koji se uglavnom mogu podijeliti na tri skupine, i to: modeli pojačavanja aktivnosti stanica, populacijski i oscilacijski modeli. U narednim potpoglavljima naznačen je mogući doprinos, odnosno sudjelovanje pojedinog navedenog modela u pojedinoj vrsti tajminga, odnosno pojedinoj eksperimentalnoj paradigmi. Ipak, ne bi trebalo smatrati da pojedini mehanizmi djeluju izolirano ili u suprotnosti jedan s drugim. Veća je vjerojatnost da je djelovanje združeno i da sadrži određenu razinu usklađivanja i nadopunjavanja.

6.2. Reprodukcija i produkcija vremenskih intervala, odnos subsekundnog i suprasekundnog tajminga

Glavna karakteristika reprodukcije intervala odnosno repetitivnoga motoričkoga tajminga pronađena u ovome istraživanju ukazuje na relativnu stabilnost dužine trajanja intervala, no ipak su pronađene razlike u varijabilnosti između nizova pokušaja, te je zapažena konstantna tendencija skraćivanja intervala *(drift),* što je pronađeno i u drugim istraživanjima (6, 66).
U *tapingu* se ispituje sposobnost sudionika da se usklade s vanjskim signalom koji vodi akciju čiji je cilj konstantno održavanje zadanog vremenskog intervala između pojedinih dodira. Taj zadatak uključuje proces niže razine (senzoričko-motorički tajming), ali i proces više razine (pozornost i usmjerenost na zadatak; 227). Moguće je pretpostaviti da se jedan dio prikazanog varijabiliteta izvedbe može pripisati povremenim gubicima pozornosti i nedostatku koncentracije što je dovelo do zaostajanja ili pretjecanja signala i posljedične prilagodbe tajminga u sljedećoj akciji (dodiru) (228, 64). Isto tako je moguće da se to događa bez svjesne kontrole i prije usmjeravanja pozornosti (*engl. pre-attentive*), jer se fazna korekcija ipak događa čak i kod perturbacija koje su toliko male da se niti ne opažaju (228, 64). Time se sugerira da svijest i namjera nisu nužni za provedbu korekcije.

Osim što je varijabilnost rasla iz pokušaja u pokušaj, u *tapingu* je pronađena greška asinkronije manifestirana kroz negativni indeks preciznosti. Radi se o uobičajenom nalazu u istraživanjima koji još uvijek nije do kraja razjašnjen, no greška asinkronije ukazuje da sudionici, u stvari, ne reagiraju na podražaj nego ga predviđaju (67). Aschersleben (70) navodi kako dodiri u *tapingu* obično preduhitruju zvuk metronoma za nekoliko desetina milisekundi. Jedno od mogućih objašnjenja je da se sinkronija uspostavlja na razini središnje reprezentacije, dok je dodir reprezentiran svojim senzoričkim *feedbackom,* tako da je tajming akcije određen s

predviđanjem učinka, tj. rezultata same akcije (70). Drugim riječima, i podražaji i akcije reprezentirani su na središnjoj razini u vidu svojih senzoričkih posljedica (229) pa bi se možda moglo reći da asinkronija nastaje kao posljedica razlike u središnjem i perifernom procesiranju vremena.

Prema starijoj hipotezi živčane provodljivosti, koja se pronalazi u literaturi, smatra se da je greška asinkronije uzrokovana perifernim procesima. Naime, potrebno je više vremena da senzorička informacija s vrha prsta (rezultat taktilnog i kinestetičkog *feedbacka*) dođe do mozga nego senzorička informacija iz uha (rezultat zvučnog signala koji vodi pokret) pa zbog toga dodir mora prethoditi zvuku kako bi se uspostavila sinkronija na razini centralne reprezentacije (230, 231).

Određeni dokazi o izvorima, odnosno o porijeklu varijabilnosti u repetitivnom motoričkom tajmingu tj. sinkronizacijsko-kontinuacijskom *tapingu* (SCT), dolaze iz neurobioloških istraživanja, i to posebno iz istraživanja provedenih u perspektivi modela linearnog povećavanja aktivnosti i populacijskog sata.

Nedavna istraživanja ukazuju na postojanje distribuiranih vremenskih mehanizama koji su integrirani u glavni sustav tajminga *moždana kora – talamus - bazalni gangliji* (engl. *cortico-thalamic-basal ganglia-circuit - CTBGc*), a uključuju i područja koja su odabirano angažirana ovisno o specifičnim zahtjevima ponašanja odnosno pojedinog zadatka (232, 270). Stoga, područja koja su povezana s određenim zadatkom tajminga dolaze u interakciju s glavnim sustavom tajminga te se zbog toga može pojaviti karakteristični obrazac varijabilnosti izvedbe u nekoj paradigmi (233).

Merchant i sur. (270) na temelju rezultata istraživanja na životinjama smatraju da je medijalna premotorička kora (MPC) područje temeljnog distribuiranog vremenskog mehanizma gdje se pojavljuje više strategija kodiranja u reprezentaciji različitih aspekata vremenske strukture SCT-a. Otkriveno je da velika populacija neurona u MPC-u u SCT-u pokazuje ubrzavanje odnosno linearno povećavanje aktivnosti prije ili nakon pritiska tipke (234). Povećavanje aktivnosti predstavlja *vremenski signal* koji se vrlo često navodi u literaturi, a usklađen je s motoričkim izlazom (235). Autori smatraju kako se upravo taj mehanizam koristi za pokretanje niza ponavljajućih pokreta u SCT-u. U skladu s ponašanjem tijekom pojačavanja aktivnosti, klasificirano je nekoliko tipova stanica (235). Tako je kod velike skupine stanica zapaženo pojačavanje prije samog nastupa pokreta te su ih autori nazvali *stanicama motoričkoga pojačavanja.* Kod druge populacije stanica povećavanje aktivnosti trajalo je malo duže, a magnituda okidanja, slična motoričkim stanicama, postignuta je u trenutku prije pritiska tipke. Te stanice nazvane su stanicama *relativnog tajminga* jer njihov profil povećavanja aktivnosti

može signalizirati koliko je vremena ostalo za pokretanje akcija pritiskanja tipke u nizu. Dakle, radi se o populaciji MPC neurona čija je uloga kodiranje vremena preostalog do motoričkog događaja te pokretanje samog izvršenja akcije kada populacija dosegne prag okidanja (274). Locirana je još jedna skupina stanica koja je pokazivala konstantno povećanje aktivnosti nakon čega je slijedilo smanjenje trenutne učestalosti okidanja kada se aktivnost podudarala s prethodnim pritiskom tipke *(stanice apsolutnoga tajminga)*, a ne sa sljedećim. Dakle, te stanice mogu reprezentirati prolaz vremena od prethodnog pokreta (274).
Tijesna interakcija između stanica koje računaju vrijeme proteklo od prethodnog dodira sa stanicama koje kodiraju vrijeme preostalo do sljedećeg dodira generira koordinirani ciklus aktivacije koji završava pokretanjem motoričke naredbe i aktivacijom motoričkih stanica uključenih u izvođenje pokreta *tapinga*. Složenost i međudjelovanje navedenih procesa također mogu predstavljati značajan izvor varijabilnosti.

Prvenstveni cilj dijela eksperimenta koji se odnosi na paradigmu *produkcije intervala* bio je ustanoviti razlike u opažanju i realizaciji dužine trajanja vremenskih intervala kraćih od sekunde i intervala koji su duži od jedne sekunde.

Analiza varijabilnosti u subsekundnom rasponu pokazala je da koliko je trajanje intervala bilo kraće toliko je manja bila i preciznost izvedbe i toliko je veća bila varijabilnost. Varijabilnost izvedbe intervala od 650 ms nije se razlikovala od varijabilnosti 1000 ms, no sve druge kombinacije koeficijenata bile su statistički značajno različite. Interval od 270 ms koji je bio najkraći, istovremeno je bio i najvarijabilniji te najmanje precizan od svih intervala uključujući one duže od sekunde. Navedeni nalazi nisu u skladu sa skalarnim svojstvom tajminga, a uzroci varijabilnosti najvjerojatnije leže u tome što je produkcija intervala bila naglašeno motoričke naravi te su ograničenja motoričkoga sustava nepovoljno djelovala na stabilnu i preciznu realizaciju vrlo kratkih vremenskih intervala.
Nadalje, pokazalo se kako su intervali od 650 ms i 1000 ms po svemu sudeći *prijelazna zona* gdje se iz senzoričko-automatskog tajminga postupno prelazi u kognitivno kontrolirani (41), što je u skladu i s rezultatima nekoliko istraživanja slikovnih prikaza mozga u kojima se implicira kako je prijelaz između motoričkoga i kognitivnog sustava tajminga u području (oko) 1 sekunde (16). *Poseban status* intervala u području oko jedne sekunde pokazuje i činjenica da su intervali od 650 i 1000 ms bili izvođeni najstabilnije i najpreciznije.
Za sada ipak nema slaganja oko točke tranzicije u vremenskim skalama. Michon (prema 4) je postavio granicu od 500 ms između automatskog (< 500 ms) i kognitivno kontroliranog

tajminga (> 500 ms) u procesima tajminga, dok neki drugi autori navode kako 2-3 sekunde označavaju gornju granicu *psihološke sadašnjosti* na kojoj se sukcesivno prezentirani podražaji još uvijek doživljavaju kao dio iste skupine (3, 69).

Moguće je da se točka tranzicije niti ne može postaviti kao točno određena vrijednost. Tako npr. Holm i sur. (41) smatraju da bi, umjesto suprotstavljenih stanovišta *automatiziranih* nasuprot *kontroliranih procesa*, u intervalima trajanja oko 1 sekunde trebalo govoriti o „kontroli koja je prisutna, ali nestaje sa skraćivanjem intervala ispod 1 sekunde“ (42).

U odvojenoj analizi suprasekundnih intervala uvrštena su trajanja koja su duža od uobičajenih u sličnim eksperimentima. Ispostavilo se da je koeficijent varijabilnosti pokazao određenu nelinearnost s produžavanjem intervala, no općenito gledano, bio je relativno stabilan. Između nizova je, naime, pronađena samo jedna razlika, i to na rubu statističke značajnosti, čime je potvrđeno skalarno svojstvo tajminga, budući da s povećanjem dužine intervala nije došlo i do povećanja varijabilnosti. Drugim riječima, koeficijent varijabilnosti vremenske procjene ostao je relativno konstantan kod različitih dužina intervala.

S druge strane, s povećanjem dužine intervala opadala je preciznost izvedbi intervala te se ispostavilo da je interval od jedne sekunde realiziran najpreciznije, a najnepreciznije je izvođen najduži interval od 18 sekundi. Ovaj je nalaz u skladu s drugim zakonom povezanim s percepcijom vremena, a to je Vierordtov zakon prema kojem sudionici, u zadacima u kojima je potrebno producirati niz različitih vremenskih intervala, tendiraju produžavanju najkraćih intervala i skraćivanju najdužih (226).

U analizi povezanosti pokazatelja varijabilnosti i preciznosti iz skupova intervala kraćih i skupova intervala dužih od jedne sekunde svega je nekoliko relacija postiglo statističku značajnost, a istovremeno je ustanovljena jaka povezanost intervala unutar svakog pojedinog skupa. To je još jedan od dokaza koji govori u prilog odvojenim mehanizmima procesiranja vremenskih intervala za subsekundne i suprasekundne raspone.

U novijim istraživanjima navodi se kako prospektivni tajming funkcionira na temelju dinamike stanja populacije, što podrazumijeva promjene u populaciji neurona tijekom vremena. Aktivnost populacije neurona razvija se kroz niz stanja koja određuju stabilnu neuronsku trajektoriju, koja pruža vremensku informaciju. Smatra se da neuronske trajektorije mogu kodirati intervale u trajanju od nekoliko stotina milisekundi do nekoliko minuta.

Neuronske trajektorije, definirane vremenskom strukturom zadatka, navode se u sve većem broju istraživanja, a jedan od primjera su i istraživanja hipokampalnih stanica koje pamte vrijeme. Pokazalo se, naime, da se stanice koje pamte vrijeme pojedinačno aktiviraju u

određenim vremenskim trenutcima, tako da ukupna populacija tih stanica pokriva cijeli interval, a takav slijed aktivnosti definira stabilnu neuronsku trajektoriju (272). Hipokampalne stanice koje pamte vrijeme više su povezane s epizodičkim pamćenjem, odnosno retrospektivnim tajmingom, no eksperimenti na glodavcima identificirali su vremenski osjetljive stanice u lateralnoj entorinalnoj kori čija se aktivnost postepeno pojačava ili smanjuje tijekom određenog vremenskog intervala. Navedene stanice mogu osigurati vremenske informacije na drukčijim skalama od hipokampalnih stanica koje pamte vrijeme, a mogu čak i modulirati njihovu aktivnost, analogno stanicama koordinatne mreže u prostornoj navigaciji (272).

Uz sve dosad spomenute mehanizme i područja izgleda da stanice koje pamte vrijeme i stanice linearnog pojačavanja aktivnosti osiguravaju mehanizam za reprezentaciju vremenskih informacija u vremenskim skalama od sekundi do minuta. To nadalje znači da je moguće da su hipokampus i/ili entorinalna moždana kora uključeni i u prospektivni tajming, a ne samo u retrospektivni.

6.3. Razlike između diskriminacije i reprodukcije intervala odnosno perceptivnog i motoričkoga tajminga

Zadaci reprodukcije i diskriminacije vremenskih intervala dobro karakteriziraju motorički i perceptivni tajming, odnosno, razlike između motoričkoga i perceptivnog tajminga. U reprodukciji, sudionici moraju kodirati ciljno trajanje intervala, transformirati ga u motorički program i na kraju realizirati kroz pokret, dok u diskriminaciji intervala, sudionici uspoređuju reprezentaciju trajanja dva ili više vremenskih intervala u pamćenju i procjenjuju da li se trajanja razlikuju.

U ovom istraživanju pronađene su razlike u prosječnim vrijednostima varijabiliteta; naime, varijabilitet u motoričkoj paradigmi bio je znatno manji. S druge strane, pronađena je značajna povezanost preciznosti izvedbi, naime, sudionici koji su bolje diskriminirali vremenske intervale, tj oni koji su ostvarili niže pragove podražaja, istovremeno su preciznije određivali vremenske intervale u zadatku *tapinga*. To bi mogla biti indikacija da perceptivni i motorički tajming u rasponu milisekundi do neke mjere dijele isti mehanizam, bez obzira na način na koji se izvodi zadatak. Dakle, poveznica između zadataka je isti raspon vremenskih intervala (subsekundni) i pristup u zadatku u kojem se tražila eksplicitna reprezentacija trajanja.

U nekoliko je istraživanja ispitivano da li u vremenskim zadacima s različitim načinima odgovaranja funkcionira isti mehanizam tajminga. Keele i sur. (220) pronašli su korelaciju između varijabilnosti u motoričkom i perceptivnom tajmingu za intervale od 400 ms, dok Ivry i Hazeltine (43) navode da se diskriminacija i produkcija u rasponu milisekundi zasniva na zajedničkom *mjeraču vremena.* Ipak, u navedenim istraživanjima zadaci su bili prezentirani u parovima diskretnih intervala, dok je u ovome istraživanju pristup bio drukčiji. Naime, i motorički i perceptivni tajming su testirani odvojeno, i to u kontinuiranoj repetitivnoj formi.

S druge strane Lewis i Miall (16, 17) smatraju kako je zadatak, u kojem se od sudionika traži da oformi motoričku reprezentaciju vremenskih intervala u funkciji ponovnog stvaranja, tj. motoričke realizacije tih intervala, moguće zasnovan na drugom sustavu tajminga nego diskriminacija u kojoj se zahtijeva usporedba dvije apstraktne vremenske reprezentacije u pamćenju (16, 17, 46).

U svakom slučaju, istraživanja s neurofiziološkim pristupom koja se bave diskriminacijom intervala u kontekstu SBF modela, otkrivaju neke od mogućih razloga varijabilnosti. Naime, u spomenutim istraživanjima naglašava se komunikacija između strijatalnih i kortikalnih skupina neurona, odnosno navodi se kako funkcionalna povezanost između subkortikalnih i kortikalnih struktura može objasniti paradigmu diskriminacije intervala te uzroke varijabilnosti.

Tako Antzoulatos i Miller (236) navode da je perceptivno (nevremensko) učenje kategorija praćeno povećanom sinkronizacijom između PFC-a i strijatuma u beta pojasu (12–30 Hz) što naglašava ulogu funkcionalne povezanosti u učenju s posljedično većom sinkronizacijom prilikom točnih pokušaja.

U okviru SBF modela, promjena kortikalno-strijatalne sinaptičke snage kroz učenje odražava mehanizam pamćenja (236) te bi se moglo pretpostaviti kako strijatalni neuroni postaju osjetljiviji na okidanje određenih PFC neurona, a ishodi učenja trebali bi biti vidljivi tijekom treninga vremenske diskriminacije i to u vidu promjene u sinkronizaciji između područja. U skladu s rezultatima Antzoulatosa i Millera (236), sinkronizacija među područjima morala bi veća u točnim pokušajima (237), a samo poboljšanje trebalo bi se dogoditi u vrijeme pojavljivanja standardnog intervala, tj. u trenutku kada se u relaciju sa standardnim intervalom (nepromjenljiv) dovodi usporedni interval (promjenljivo trajanje).

Moglo bi se zaključiti kako strijatalne i PFC strukture postižu trenutnu sinkronizaciju zbog prethodnog učenja koje pospješuje samo ugađanje osjetljivosti strijatuma na određeni neuronski obrazac koji se pojavljuje u vrijeme standardnog intervala (237).

Opisani fenomen funkcionalnog povezivanja, odnosno promjena kortikalno-strijatalne snage na temelju učenja, mogao bi do neke mjere objasniti poboljšanje izvedbi u paradigmi diskriminacije intervala u ovome istraživanju.

Pitanje poboljšavanja pragova diskriminacije vremenskih intervala na temelju učenja već je istraživano. Ispostavilo se kako vremensko perceptivno učenje napreduje relativno sporo i zahtjeva višednevni trening (238). Slično tome, Wright i sur. (239) navode kako su se nakon vježbanja od 1 sat dnevno tijekom 10 dana pragovi diskriminacije za interval od 100 ms poboljšali s 24% na 12%, no nije došlo do poboljšanja u netreniranim intervalima od 50, 200 i 500 ms. Navedena, specifičnost vremenskog perceptivnog učenja smatra se općom karakteristikom te vrste učenja (238), a taj nalaz istovremeno upućuje na mogućnost da su neuronski mehanizmi na kojima se temelji senzoričko mjerenje vremena ograničeni na određene vremenske raspone. To je također u suprotnosti s idejom *namjenskog*, zajedničkog *sata,* naime, ako se vježbom poboljšava ukupna preciznost *sata*, tada bi se morala poboljšati izvedba u nizu intervala, a ne samo u uvježbavanom.

6.4. Utjecaj dodatnog - ometajućeg zadatka na reprodukciju intervala

Učinak interferencije odnosi se na ometanje tajming izvedbe uzrokovano dodatnim zadatkom što znači da sudionici izvode konkurentni zadatak i istovremeno prate prolaz vremena u cilju procjene vremenskih intervala.

Pregled literature sugerira da kognitivno opterećenje ima utjecaj na tajming dužih intervala, no u ovom istraživanju postavljeno je pitanje utjecaja kognitivnog opterećenja iz dodatnog zadatka na motorički tajming intervala kraćih od sekunde. Pokazalo se kako konkurentni zadatak negativno utječe na stabilnost sinkronizacijsko-kontinuacijskog *tapinga. N*aime, varijabilnost u *tapingu* s dodatnim zadatkom bila je dvostruko veća od varijabilnosti koja se pojavila u *tapingu* bez dodatnog zadatka. S obzirom na zahtjevnost zadatka radnog pamćenja očekivalo se da će kognitivno opterećenje narušiti i preciznost izvedbe, no unatoč tome što su indeksi preciznosti bili veći u *tapingu* s konkurentnim zadatkom, razlike ipak nisu dosegle statističku značajnost.

Precizno određivanje vremenskih intervala u nizu učestalo se povezuje s održavanjem pozornosti (64), što je u skladu s *modelom usmjeravanja pozornosti* u tajmingu (*attentional*

gate model; 242) u kojem se pretpostavlja da, koliko je više pozornosti odvojeno za nevremenske procese, toliko manje kapaciteta pozornosti ostaje za vremensko procesiranje, što rezultira netočnim procjenama vremenskih intervala. U uvjetima dvostrukog zadatka kapacitet pozornosti se dijeli između vremenskih i nevremenskih zadataka. Manje pozornosti usmjerene na vrijeme smanjuje veličinu spremljene vremenske informacije, vremenski interval se zapisuje pogrešno, te dolazi do daljnjih pogrešaka u procjeni vremena (46).

Učinak interferencije u konkurentnim vremenskim/nevremenskim zadacima upućuje na moguću povezanost prospektivnog tajminga i izvršnih funkcija koje nadgledaju ponašanje na temelju upravljanja pozornošću, koordiniranjem informacija i raspoređivanjem akcija (19). U uvjetima dvostrukog zadatka, kada je ometajući zadatak iz područja izvršnih funkcija, interferencija je obostrana, a to znači da se oba zadatka oslanjaju na zajedničke izvore pozornosti. S obzirom na to da je poznato kako su izvršne funkcije povezane s čeonim režnjem, a isto se u posljednje vrijeme navodi i za tajming, ispada da i tajming i izvršne funkcije dijele iste resurse, odnosno iste kortikalne mehanizme.

Kao što je već navedeno, sinkronizacijsko-kontinuacijski *taping* se možda razlikuje od intrinzično vođenog *tapinga* zbog mehanizma lokalne korekcije sinkronizacijskih grešaka, pri čemu navedeni mehanizam uzima u obzir sukcesivnu asinkroniju (vremensku razliku između signala metronoma i dodira) kao ulaz te može na odgovarajući način korigirati nadolazeći interval. Ipak, „cijena“ takve korekcije je povećana varijabilnost i zavisnost između pojedinih intervala (Voillaume, citiran u 76).

Rezultati iz istraživanja subsekundnih intervala nisu jednoznačni. U nekima se navode dokazi o ograničenom značaju kognitivne kontrole za motorički tajming jer reakcije na ometanje izvedbe nisu pod svjesnom i voljnom kontrolom (240), dok se u drugima navodi kako čak i subliminalne perturbacije ipak imaju utjecaja na *taping* (241).

U ovom je istraživanju korištena frekvencija od 2 Hz koja odgovara intrinzično preferiranom tempu čovjeka (243) pa su uvjeti izvedbe s jedne strane, bili idealni. S druge strane, čak i izokroni *taping* u idealnom tempu zahtijeva mentalnu usmjerenost na zadatak, pa povremeni gubici pozornosti, kada se misli preusmjere na nešto drugo, nužno dovode do manje ili veće varijabilnosti izvedbe (227).

Sudeći prema dobivenim rezultatima, uvjeti izvedbe u motoričkom tajmingu kratkih vremenskih intervala ipak utječu na razinu varijabilnosti izvedbe. U uvjetima konkurentnog zadatka vremenska reprodukcija je varijabilnija i pojavljuje se tendencija skraćivanja intervala.

Ovaj nalaz ukazuje kako tajming ritmičkih pokreta dijeli dio kognitivnih izvora s radnim pamćenjem. Osim toga postavlja se pitanje veličine ISI-a koji omeđuje *automatski tajming.* U ovom istraživanju taj interval bio je postavljen na 500 ms što, bi moglo biti granično područje između automatskog i kognitivno kontroliranog tajminga.

6.5. Povezanost radnog pamćenja i reprodukcije intervala

Izuzme li se slaba povezanost mjere radnog pamćenja i dviju mjera preciznosti izvedbe intervala kraćih od sekunde, radno pamćenje i motorička reprodukcija kratkih vremenskih intervala u ovom istraživanju nisu pokazali značajnu povezanost.

Ipak, ne smiju se zanemariti konkretne okolnosti mjerenja u ovome istraživanju. Naime, test radnog pamćenja izvođen je prvenstveno kao ometajući zadatak u motoričkom tajmingu, a poznato je da se konkurentni nevremenski i vremenski zadatak natječu za iste izvore, pa je zbog toga utjecaj ometanja moguće dvosmjeran.

Intervalni tajming i radno pamćenje blisko su povezani, a mogu se razlikovati prema vrstama informacija koje preuzimaju iz mehanizama u podlozi, npr. informacije o trajanju i vremenskom redoslijedu u slučaju tajminga ili određene slušne, vidne ili semantičke informacije u slučaju radnog pamćenja (244, 132).

Neki autori smatraju da intervalni tajming odražava specijalizirani oblik radnog pamćenja u kojem se čuva unutarnja reprezentacija vremena kako bi se kontroliralo procesiranje vremena čak i u odsutnosti vanjskog podražaja (245).

Kapacitet i ograničenja intervalnog tajminga i radnog pamćenja intenzivno su istraživani; međutim, mnoga pitanja su ostala neriješena te postoje brojne kontroverze (54).

Tako, na primjer, korelacije između pojedinačnih razlika opaženih u izvedbi zadataka intervalnog tajminga i radnog pamćenja pokazuju da su ti procesi međusobno zavisni (54). Naime, pojedinci s radnim pamćenjem velikog kapaciteta točnije reproduciraju vremenske intervale te pokazuju osjetljiviju vremensku diskriminaciju (54).

S druge strane, pokazalo se da su prilikom istodobne procjene trajanja intervala i rješavanja zadatka radnog pamćenja bez vremenske komponente subjekti s niskim kapacitetom radnog pamćenja pokazali lošiju izvedbu na nevremenskom zadatku, ali točniju procjenu trajanja u usporedbi sa subjektima visokog kapaciteta radnog pamćenja (246).

Zanimljivo je kako se u dosta istraživanja sugerira da se radno pamćenje i intervalni tajming ne oslanjaju samo na iste anatomske strukture, već i na istu neuronsku reprezentaciju specifičnog podražaja (132, 197). Naime, oscilacijska aktivnost kortikalnih neurona omogućuje formiranje reprezentacije podražaja, a MSN-ovi mogu detektirati obrasce kortikalne aktivacije koji se pojavljuju istodobno s važnim događajima.

Informacije o identitetu podražaja mogu se dobiti na temelju lokalizacije kortikalnih neurona uključenih u reprezentaciju, a informacije o trajanju mogu se dobiti iz njihove relativne faze.

U kontekstu SBF-a i drugih oscilacijskih modela, neuronske oscilacije su važne značajke intervalnog tajminga i radnog pamćenja. Naime, aktivacija radnog pamćenja povezana je s povećanim gama oscilacijama u čeonoj moždanoj kori, koje su povezane s hipokampalnim theta pojasom u više područja mozga, uključujući moždanu koru, strijatum i hipokampus; dakle, radi se o područjima koja su relevantna za intervalni tajming (197). Nedavni dokazi sugeriraju da se sprezanje amplitude bržih oscilacija s fazom sporijih oscilacija theta i gama pojasa događa tijekom održavanja radnog pamćenja (247). Pokazalo se da je takav odnos između različitih frekvencijskih raspona prevladavajuća značajka neuronske aktivnosti povezane s kognitivnom funkcijom.

Štoviše, u istraživanjima relacija između različitih frekvencijskih pojaseva pronađen je *logaritamski* odnosno *hijerarhijski* odnos između delta, theta, gama i ultra brzih oscilacija (sumirano u 273), zbog čega se pretpostavlja da se vremenski intervali i radno pamćenje dekodiraju iz različitih raspona oscilacijskih perioda. To znači da MSN-ovi u strijatumu mogu detektirati kortikalne reprezentacije cilja iz prostorno-vremenskih obrazaca gama šiljaka povezanih s theta pojasom (svojstva podražaja u radnom pamćenju) ili iz sinkroniziranih obrazaca theta oscilacija uključenih u spore oscilacije (trajanja događaja u intervalnom tajmingu) (273).

Na ovaj način, isti obrasci oscilacija u kortikalnim mrežama mogu istovremeno predstavljati svojstva podražaja i trajanja događaja, a razlikovati se mogu na temelju detekcije raspona frekvencije. Naime raznolik raspon delta-theta frekvencija povoljan je za kodiranje trajanja događaja, dok su usklađene theta oscilacije bolje za održavanje jedne ili više stavki u radnom pamćenju jer to učinkovito povećava veličinu neuronske mreže.

Stoga se uočena interferencija između intervalnog tajminga i radnog pamćenja (273) može objasniti u odrednicama postavljenog theta raspona (npr. višestruke theta frekvencije ili jedna theta frekvencija sinkronizirana s kortikalnim oscilacijama).

6.6. Odvajanje središnjeg od perifernog varijabiliteta u W-K modelu

U zadataku motoričkog tajminga, korištenjem W-K modela, uspješno je odvojen središnji varijabilitet, tj. varijabilitet procesa *sata* od motoričkoga varijabiliteta, te se pokazalo da je središnji varijabilitet dvostruko veći od motoričkoga. U načelu se to slaže s jednom od postavki skalarne teorije, prema kojoj varijanca, koja proizlazi iz procesa pamćenja i donošenja odluka, premašuje druge izvore varijabilnosti (3).

Tajming periodičnih motoričkih akcija često se bihevioralno istražuje u okviru modela *unutarnjeg sata* koji motorički sustav snabdijeva s vremenskim informacijama koje se koriste u neuromišićnim procesima i omogućuju izvršenje namjeravane akcije. Najpoznatiji model repetitivnoga tajminga zasnovan na modelu *unutarnjeg sata* je Wing-Kristofersonov model koji je razvijen upravo za ritmički *taping*. Model sadrži dvije razine koje odražavaju operacije dva odvojena procesa, i to *središnjeg sata* koji emitira periodične impulse, odnosno, naredbe prema efektorskom sustavu i *perifernog implementacijskog sustava* koji obično pokazuje "motoričko kašnjenje". Model se bazira na sinkronizacijsko-kontinuacijskoj paradigmi u kojoj sudionici izvode *taping* u sinkronizaciji sa zvučnim podražajima, nakon čega se zvučni signal prekida, a subjekti nastavljaju izvođenje s ciljem održavanja učestalosti pojedinih motoričkih akcija. Izvedbe u W-K modelu podrazumijevaju modalitet otvorene petlje, u kojem su *sat* i motorički implementacijski procesi nezavisne slučajne varijable koje odvojeno doprinose ukupnoj varijanci IRI-a.

Sukladno očekivanjima, u ovome je istraživanju pronađen uobičajeni obrazac negativne korelacije između uzastopnih IRI-a, koji se pojavljuje kada u nizu motoričkih odgovora nakon intervala koji je duži od kriterijskog, slijedi IRI koji je kraći i obratno. Također, pronađeno je kako intervali koji su bili odvojeni s više od jednog koraka nisu povezani.
Na temelju spomenute autokorelacijske metode, odvojen je središnji od motoričkoga varijabiliteta te se ispostavilo da je središnji varijabilitet (varijabilitet procesa *sata*) dvostruko veći od motoričkoga varijabiliteta.

Sa stanovišta motoričke kontrole, moglo bi se spekulirati da varijabilnost djelomično proizlazi iz pokušaja korekcije grešaka. S jedne strane, smatra se da je motorički tajming u rasponu milisekundi automatski i ne zasniva se na kognitivnoj kontroli (16), a osim toga pretpostavlja se da W-K model funkcionira u otvorenoj petlji, zbog čega korekcije nisu moguće. S druge strane Peters (248) navodi vrijednost od 300 ms kao točku u kojoj se trajanje pojedinačnih intervala u svjesnoj percepciji doživljava kao da su odvojeni. U ovome istraživanju korišten je

ciljni interval od 500 ms, zbog čega je moguće da su sudionici neke dijelove vlastite izvedbe doživljavali kao neadekvatne u odnosu na upamćeni tempo, pa su zbog toga pokušavali izvoditi korekcije.

Općenito se varijabilnost procesa *sata* može pripisati nepreciznosti struktura SŽS-a, dok je varijabilnost motoričke implementacije funkcija perifernog šuma i/ili mehaničke nepreciznosti, zbog toga bi i potencijalne uzroke varijabilnosti razmatrati odvojeno.

Tako se u istraživanjima u kojima je korištena TMS (249, 250, 251), nude dokazi prema kojima su motorička funkcija i mjerenje vremena dvije odvojene funkcije u *tapingu* koje kontroliraju odvojeni neuronski sustavi (249). Glavno zapažanje iz navedenih istraživanja je da TMS primijenjena sinkronizirano s metronomom, inducira složene trajektorije prsta, ali ne utječe na tajming događaja u *tapingu*, dakle, unatoč velikim devijacijama u trajektoriji, prst svejedno u skladu s metronomom, vrlo precizno i pravovremeno dolazi na podlogu (249).

Vorberg i Wing (252) smatraju da postoji generalizirani motorički program za *taping* u kojemu je pohranjena reprezentacija niza događaja u dodiru i relativni tajming između njih. Zbog toga je moguće da perturbacije uzrokovane TMS-om mogu interferirati s procesom tako da aktiviraju motorički program ranije od namjeravanog, a to može dovesti do prilagodbe vremenskih parametara u namjeri izvršenja planiranog niza fleksija i ekstenzija i postizanja početnog cilja (249).

Doumas i sur. (253) navode kako sudionici u njihovom istraživanju uglavnom nisu bili svjesni promjena u trajektorijama izazvanim TMS-om što sugerira da se brze korekcije grešaka događaju automatski te da se izvršavaju izvan primarne motoričke kore i *„ne ulaze u svijest“*. S druge strane, sudionici su bili vrlo svjesni točnosti s kojom su izvodili *taping* iz čega slijedi da je mjerenje vremena funkcija više razine nego motorički program.

Nadalje, Verstynen i sur. (250) su pokazali da ometanje aktivnosti u kontralateralnoj moždanoj kori pomoću TMS-a povećava varijabilnost tajminga što se može pripisati procesima motoričkoga izlaza, dok su istraživanja slikovnih prikaza mozga pokazala da su u pokrete jedne ruke uključena motorička područja obje hemisfere prvenstveno zbog međuhemisfernih veza, no i zbog toga što se 10-15% kortikalnih motoričkih vlakana ne križa (Kim i sur., citirano u 253). Autori dalje navode da čak i kod jednostavnih unimanualnih pokreta, postoji potreba za povećanjem protoka informacija između hemisfera što se događa zbog inhibicijskog procesa koji zaustavlja zrcalne pokrete druge ruke.

U istraživanjima varijabilnosti u motoričkoj implementaciji, tajming se obično procjenjuje u samo jednoj točki ciklusa pokreta, i to u momentu dodira iako repetitivni pokreti sadrže niz faza (npr. ekstenzija, zadrška u točki najvećeg otklona, fleksija) pa se isto tako postavlja pitanje postoje li razlike u kontroli različitih faza tajminga (253).
Billon i Semjen (254) također su postavili pitanje je li tajming organiziran tako da se okida vrijeme dodira ili početak fleksije, tj. početak kretanja prema dolje. Levit Binnun i sur. (249) donekle odgovaraju na gornja pitanja, budući da navode da su prilikom primjene TMS-a kontinuirano dobivali ubrzano kretanje prsta prema gore, a kada je TMS izazvala zakašnjelu aktivaciju antagonista, onda je pokret agonista bio neometan i prirodno brži.
Balasubramaniam i sur. (255) navode da se kretanje prema dolje odvija prema vremenskim cilju koji je pod kontrolom ritma metronoma, a time i pod kontrolom mehanizma mjerenja vremena te smatraju da je to razlog zašto je kretanje prema dolje prirodno brže pa na njega TMS-a ne djeluje.

Doumas i sur. (253) navode dvije moguće forme organizacije pokreta u *tapingu* prstima.
Jedna podrazumijeva organizaciju pokreta prema intervalu između dodira, i to u ciklusu ekstenzija-zadrška-fleksija, s ekstenzijom nakon odgovora iza kojeg slijedi faza zadrške, a poslije zadrške se izvodi pokret fleksije koji je u stvari odgovor na signal metronoma.
Druga mogućnost je da su pokreti organizirani kao cjelina oko odgovora u ciklusu fleksija-dodir-ekstenzija, a nakon toga dolazi faza zadrške u kojoj se odvija priprema za sljedeći ciklus.
Doumas i sur. (253) smatraju da cjelina može biti pokrenuta zajednički, djelovanjem središnjeg mjerača vremena i to jednom u svakom ciklusu pokreta. Okidač pokreće lanac pokreta unutar cjeline uključujući fleksiju, koja dovodi do motoričkoga odgovora (dodir podloge) te nakon nje ekstenziju. Autori spekuliraju i o mogućnosti da se fleksija pokreće centralno, a ekstenzija nakon fleksije na nekoj nižoj razini.
Carson (256) je u ispitivanju relacija tajminga te fleksije i ekstenzije u sinkronizaciji s oscilatornim kretanjem prsta bez dodira podloge pronašao tendenciju da se sinkronizacija s metronomom događa u fleksiji, a ne u ekstenziji. Nadalje, pokazalo se da je sinkronizacija s fleksijom bila puno stabilnija nego sinkronizacija s ekstenzijom.

Sumirano, u skladu s bihevioralnim teorijama tajminga, u repetitivnim pokretima, intervale generiraju procesi centralnog mjerača vremena, koji pokreću svaku fazu fleksije koja dovodi do motoričkoga odgovora (253). Taj okidač istovremeno inicira i seriju događaja na nižoj razini hijerarhije motoričkoga izlaza što počinje s fleksijom, koju slijedi ekstenzija, sugerirajući da

tajming dvije faze pokreta funkcionira na nižoj razini hijerarhije, nezavisno od centralnog mjerača vremena (253).

Osim opisane uloge motoričke kore u stabilnosti izvedbe u repetitivnom motoričkom tajmingu, važno je spomenuti i ulogu drugih područja koja se tipično spominju povezano s motoričkim tajmingom.
Istraživanja slikovnih prikaza mozga pokazala su ključnu ulogu polja SMA u procesiranju trajanja (265), a dodatno je to potvrđeno u istraživanjima snimanja aktivnosti pojedinačnih stanica na štakorima i majmunima. Pronađeno je da se neuronsko okidanje povećava u funkciji trajanja, a odvojene populacije neurona polja SMA aktivirale su se zavisno od dužine trajanja podražaja, dok se vršna vrijednost okidanja podudarala s trenutkom donošenja vremenske odluke (181).

I druge strukture koje su povezane s motoričkom funkcijom, kao što su bazalni gangliji i mali mozak uključene su u tajming (266). Npr. fMRI istraživanja su pokazala da se bazalni gangliji aktiviraju odabirno tijekom inicijalnog kodiranja vremenske magnitude u radno pamćenje, pri čemu veća razina aktivnosti bazalnih ganglija povezana s boljom izvedbom u tajmingu (267).

Merchant i sur. (98) su usporedili bihevioralne i neurofiziološke podatke u vremenskim i sekvencijalnom procesiranju informacija iz percepcije ritma i zadataka usklađivanja iz istraživanja izvedenih na ljudima i majmunima. Autori navode da sposobnosti tajminga počivaju na distribuiranom skupovima neuronskih krugova koji uključuju motorički krug CTBGc gdje su SMA i putamen područja od kritičnog značaja.

Nadalje, kortikalna petlja između motoričkih i slušnih područja koja je povezana na bazi delta i beta oscilatorne aktivnosti, snažno je uključena u te aktivnosti, gdje motoričke regije omogućuju predviđanje u tajmingu koje je potrebno pri percepciji ili uključivanju u ritam.
Pokazalo se da je učestalost neuronskog okidanja u gama i beta pojasu u putamenu i SMA polju majmuna usklađena s trajanjem intervala tijekom SCT-a (98).
Doprinos kortiko-cerebelarnih i kortiko-strijatalnih krugova tajmingu i percepciji vremena predmet je intenzivne rasprave. Petter i sur. (266) iznose ideju kako je principijelna uloga malog mozga upravo smanjivanje varijabilnosti i to na temelju otkrivanja nastupa podražaja i podjele dužih trajanja. Na taj način mali mozak doprinosi i subsekundnom i suprasekundnom tajmingu.

Osjetljivost malog mozga prema dinamici podražaja i posljedičnoj integraciji u motoričku kontrolu omogućava točno mjerenje intervala u rasponu od 100 ms do 2000 ms. Za intervale u

suprasekundnom rasponu (>2000 ms), predlaže se da izlazni signali iz iz dentate nukleusa prolaze kroz talamičke veze prema strijatumu, gdje ih preuzimaju kortikalno-talamičko-strijatalni krugovi koji podržavaju više kognitivne funkcije (266).

6.7. Znanstveni doprinos istraživanja te prednosti i ograničenja istraživanja

Na teorijskoj razini ovo istraživanje pridonosi temeljnim spoznajama o nekim vremenskim aspektima ljudskog ponašanja i neuronskoj podlozi vremenskog ponašanja. Naime, bez razumijevanja mehanizama koji su u podlozi vremenskog procesiranja, nije moguće u potpunosti razumjeti kako mozak procesira kompleksne podražaje iz stvarnog okruženja koji su određeni s prostornim i vremenskim svojstvima (4).

Na objektivnoj i konkretnoj razini vjerojatno je najvažniji doprinos ovog istraživanja činjenica da su u jednom eksperimentu na istim ispitanicima dovedene u odnos tri glavne paradigme prospektivnog tajminga, i to reprodukcija, diskriminacija i produkcija intervala što nije poznato iz dosadašnjih istraživanja. To je omogućilo usporedbu pokazatelja izvedbi (varijabilnost i preciznost) u motoričkom, perceptivnom i kognitivno kontroliranom tajmingu. Veliki uzorak ispitanika, upotrijebljeni instrumentarij i testovi, te ekstenzivne i rigorozne statističke analize omogućili su uvjerljivu potvrdu hipoteze istraživanja s velikim statističkim učinkom. Neki od dobivenih rezultata, povezanih sa specifičnim ciljevima istraživanja, dovode u pitanje prijašnje spoznaje i rezultate dok neki potvrđuju dosadašnje spoznaje. Tehnički aspekti eksperimenta mogli bi doprinijeti daljnjem razvoju programske podrške, tehnologije i eksperimentalnih postupaka u istraživanjima u području tajminga.

Povezano s važnošću i praktičnom primjenom rezultata istraživanja - u najvećem poznatom istraživanju tajminga, u kojem je sudjelovalo 647 sudionika, Bartholomew i sur. (222) otkrili su kako su i diskriminacija i produkcija intervala snažno povezani s rezultatima opće kognitivne baterije, a Turgeon i sur. (223) čak zaključuju kako je „tajming sve" (engl. *timing is everything;* 223, str. 3), tj. navode da je tajming zaštitni znak opće inteligencije i kognitivna funkcija koja je možda temelj svih drugih kognitivnih funkcija (223, 224, 42).

S obzirom na navedeno, a u perspektivi praktične primjene i koristi, angažman u mentalnim i tjelesnim vježbama koje zahtijevaju precizni tajming tijekom vježbanja (npr. glazba, ples, sport itd.) mogao bi poboljšati ne samo osjećaj za vrijeme, nego i druge kognitivne procese (257, 258, 259, 260).

Nadalje, ritmičke akcije (*taping*) (261) također poboljšavaju perceptivne procjene vremenskih trajanja kod zdravih pojedinaca, a čak i jednostavna imaginacija ritmičkih pokreta može pomoći u izvedbi zadataka tajminga. Osim toga, ritmički trening pomaže maloj djeci točnoj reprodukciji ritmičkih nizova, a starijoj u prepoznavanju ritma u zadatku perceptivnog tajminga (261). Slično tome, u programu rehabilitacije, djeca s meduloblastomom uspjela su promijeniti svoje ritmičko ponašanje nakon vježbanja *tapinga* usklađenog s vanjskim tempom (115).

Slušni poticaji koriste se sve više u rehabilitaciji poremećaja pokreta (Parkinsonova i Huntingtonova bolest, stanje poslije moždanog udara), ili kod Alzheimerove bolesti pri čemu se akcije usklađuju sa zvukom metronoma ili glazbom i dovode do optimalizacije vještina u motoričkom i kognitivnom području (262, 263).

Slušanje vremenski strukturiranih ritmova (264) uobičajeni je terapijski pristup kod ublažavanja motoričkih simptoma Parkinsonove bolesti, zbog toga bi možda bilo od koristi istražiti takav pristup kod drugih poremećaja pokreta ili npr. kod djece s poteškoćama u učenju. Nadalje, pristup auditivno-ritmičke sinkronizacije, koji u osnovi također sadrži procesiranje vremenskih intervala, navode Thaut i suradnici (268) kod djece s cerebralnom paralizom ili Parkinsonovom bolešću.

U prednosti ovog istraživanja moglo bi se ubrojiti korištenje relativno velikog broja sudionika za ovakav tip istraživanja, dok se u nedostatke može ubrojiti izostanak primjene jedne od metoda slikovnog prikaza funkcije mozga u pojedinim mjernim paradigmama.

Moguća su i poboljšanja u metodološkom aspektu istraživanja. U tradicionalnom ANOVA pristupu to bi moglo biti uvođenje alternativnog načina određivanja ekstremnih vrijednosti, i to s pomoću mjere *apsolutne devijacije medijana*. Prema nekim stajalištima, statistički parametri poput varijance ili SD-a pod većim su uplivom izuzetno visokih ili izuzetno niskih ekstremnih vrijednosti ili narušene distribucije nego što je to *apsolutna devijacija medijana*. U budućim istraživanjima bilo bi od koristi podrobnije istražiti eventualne razlike prema spolu u tajmingu.

7. ZAKLJUČCI

1. Varijabilnost, kao glavni pokazatelj izvedbe u zadacima tajminga, statistički se značajno razlikuje između eksperimentalnih paradigmi reprodukcije, diskriminacije i produkcije vremenskih intervala, što govori u prilog teorijama specijaliziranih i distribuiranih neuronskih mreža, a ne teoriji namjenskog središnjeg mehanizma procjenjivanja vremenskih intervala.
2. Produkcija vremenskih intervala bila je znatno varijabilnija od reprodukcije, a izvedbe intervala kraćih od sekunde varijabilnije su od izvedbi intervala dužih od sekunde.
3. Sudionici koji su bolje diskriminirali trajanja intervala pokazali su bolje izvedbe u reprodukciji intervala. U paradigmi diskriminacije pojavio se učinak *slušnog vremenskog treninga.*
4. Radno pamćenje i reprodukcija kratkih vremenskih intervala nisu pokazali povezanost.
5. Dodatni (ometajući) zadatak u motoričkom tajmingu (reprodukcija kratkih vremenskih intervala) rezultirao je značajnim povećanjem varijabilnosti.
6. Odvajanje komponenti varijabilnosti u motoričkom tajmingu na temelju W-K modela pokazalo je da je varijabilitet *sata* dvostruko veći od implementacijskog, tj. motoričkog varijabiliteta.

8. SAŽETAK

Tajming, tj. percepcija i procesiranje vremenskih intervala, označava subjektivno iskustvo prolaženja fizičkog vremena te interpretaciju trajanja događaja, a od ključnog je značaja za kognitivno, perceptivno i motoričko funkcioniranje čovjeka.

Cilj rada bio je istražiti razlike u procesiranju vremenskih intervala u rasponu milisekundi i sekundi na temelju eksperimentalnih paradigmi reprodukcije, diskriminacije i produkcije vremenskih intervala, kako bi se dobili dokazi u prilog teoriji o jednom namjenskom (zajedničkom) mehanizmu ili intrinzičnim mehanizmima (više lokalnih mehanizama) mjerenja vremena u mozgu. U istraživanju je sudjelovalo 115 sudionika u dobi od 19-24 godine. Pokazatelje izvedbi tajminga predstavljale su vrijednosti varijabilnosti (SD i CV) i preciznosti (AI), a u daljnjim inferencijalnim analizama te su vrijednosti predstavljale zavisne varijable. Rezultati pokazuju kako se varijabilnost izvedbi navedenih paradigmi tajminga statistički značajno razlikuje ($F(1.43, 143.01) = 264.10$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .73$) u korist motoričkoga tajminga, koji se pokazao kao najstabilniji, dok se perceptivni tajming pokazao kao najvarijabilniji. U produkciji intervala pronađena je veća varijabilnost intervala kraćih od sekunde ($F(1, 104) = 164.11$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .61$) i značajna povezanost unutar pojedinih skupova pokazatelja izvedbi, no ne i između jednog i drugog skupa. Pokazalo se kako radno pamćenje nije povezano s pokazateljima izvedbi u paradigmama reprodukcije i produkcije intervala, a konkurentni zadatak uzrokuje povećanje varijabilnosti motoričkog *(automatskog)* tajminga ($F(1,90) = 122.47$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .58$).

O rezultatima se raspravlja u bihevioralnom kontekstu eksperimenta, ali i uz korištenje argumenata iz neurobioloških teorija i istraživanja. Općenito gledano, rezultati govore u prilog teorijama prema kojima je procesiranje vremenskih intervala pod kontrolom specijaliziranih i distribuiranih mreža, a ne centralnog *sata*.

9. SUMMARY

Difference in reproduction, discrimination and production of perceived and presented time intervals

Ivan Šerbetar

2025.

Timing, or the perception and processing of time intervals, refers to the subjective experience of physical time and the interpretation of event durations. It plays a crucial role in an individual's cognitive, perceptual, and motor functions.

Current research aimed to explore differences in the processing of time intervals, ranging from milliseconds to seconds, using experimental paradigms involving reproduction, discrimination, and production of time intervals. The goal was to gather evidence supporting either a single dedicated mechanism (common timing) or multiple intrinsic mechanisms (local timing) for time measurement in the brain.

A total of 115 participants, aged 19-24, took part in the study.

Timing performance was assessed using indicators of variability (SD and CV) and precision (AI), which served as dependent variables in further inferential analyses.

The findings revealed statistically significant differences in performance variability across the timing paradigms ($F(1.43, 143.01) = 264.10$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .73$), with motor timing emerging as the most stable and perceptual timing as the most variable.

Greater variability was observed in the production of intervals shorter than one second ($F(1, 104) = 164.11$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .61$), alongside significant relationships within individual sets of performance measures, though not between the two sets.

Additionally, working memory was found to be unrelated to performance in the interval reproduction and production paradigms. However, introducing a competitive task increased the variability of motor (automatic) timing ($F(1,90) = 122.47$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .58$).

The results are discussed concerning the behavioral context of the experiment and supported by neurobiological theories. Overall, the findings suggest that the timing is governed by specialized, distributed networks in the brain, rather than by a central clock.

10. LITERATURA

1. Walsh VA. Theory of magnitude: common cortical metrics of time, space and quantity. *Trends Cogn Sci.* 2003;7:483-8.
2. Buonomano D. Your Brain Is a Time Machine: The Neuroscience and Physics of Time. 2017; W.W.Norton & Company, Inc.
3. Grondin S. From physical time to the first and second moments of psychological time. *Psychol Bull.* 2001;127: 22-44. doi: 10.1037/0033-2909.127.1.22. PubMed: 11271754.
4. Buonomano DV, Karmarkar UR. How do we tell time? Neuroscientist. 2002; Feb;8(1):42-51. doi: 10.1177/107385840200800109. PMID: 11843098.
5. Grondin S, McAuley JD. Duration discrimination in crossmodal sequences. *Perception.* 2009;38: 1542-1559. doi:10.1068/p6359. PubMed: 19950485.
6. Birkett EE, Talcott JB. Interval Timing in Children: Effects of Auditory and Visual Pacing Stimuli and Relationships with Reading and Attention Variables. *PLoS ONE* 2012;7(8): e42820. doi:10.1371/journal.pone.0042820
7. Mitsudo T, Gagnon C, Takeichi H, Grondin S. An electroencephalographic investigation of the filled-duration illusion. *Front Integr Neurosci.* 2012;5:84. PubMed: 22232577.
8. Buhusi CV, Meck WH. What makes us tick? Functional and neural mechanisms of interval timing. *Nat Rev Neurosci*. 2005;Oct;6(10):755-65. doi: 10.1038/nrn1764. PMID: 16163383.
9. Merchant H, de Lafuente V. Introduction to the neurobiology of interval timing. *Adv Exp Med Biol*. 2014;829:1-13. doi: 10.1007/978-1-4939-1782-2_1. PMID: 25358702.
10. Oprisan SA, Buhusi CV. What is all the noise about in interval timing? *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2014;369: 20120459. http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0459
11. Schirmer A. Timing speech: a review of lesion and neuroimaging findings. *Cogn. Brain Res.* 2004;21, 269–287
12. Allman MJ, Yin B, & Meck WH. Time in the psychopathological mind. In Dan Lloyd & Valtteri Arstila (Eds.), *Subjective time: An anthology of the philosophy, psychology, and neuroscience of temporality.* 2014; MIT Press
13. Rubia K, Smith A. The neural correlates of cognitive time management: a review. *Acta Neurobiol Exp* (Wars) 2004;64:329-40.

14. Coull JT, Cheng RK, Meck WH. Neuroanatomical and neurochemical substrates of timing. *Neuropsychopharmacology*. 2011;Jan;36(1):3-25. doi: 10.1038/npp.2010.113. Epub 2010 Jul 28. PMID: 20668434; PMCID: PMC3055517.
15. Koch G, Oliveri M, Torriero S, Salerno S, Lo Gerfo E, Caltagirone C. Repetitive TMS of cerebellum interferes with millisecond time processing. *Exp Brain Res.* 2007;179:291-9.
16. Lewis, P.A., and Miall, R. C. Distinct systems for automatic and cogni-tively controlled time measurement: evidence from neuroimaging. *Curr.Opin. Neurobiol.* 2003a;13, 250–255.doi:10.1016/S0959-4388(03)00036-9
17. Lewis PA, Miall RC. Brain activation patterns during measurement of sub- and supra-second intervals. *Neuropsychologia*. 2003b;41(12):1583-92. doi: 10.1016/s0028-3932(03)00118-0. PMID: 12887983.
18. Eisler AD, Eisler H, & Montgomery HA. quantitative model for retrospective subjective duration. *NeuroQuantology.* 2004;4, 263-291.
19. Brown S. Timing and executive function: Bidirectional interference between concurent temporal production and randomization tasks. *Mem Cognit*. 2006;34. 1464-71. 10.3758/BF03195911.
20. Bisson N, Tobin S & Grondin S. Remembering the duration of joyful and sad musical excerpts. *NeuroQuantology.* 2009;7,46-57.
21. Zakay D, & Block RA. Temporal cognition. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* 1997;6, 12-16. doi:10.1111/1467-8721.ep11512604
22. Zakay D, & Block RA. Prospective and retrospective duration judgments: An executive-control perspective. *Acta Neurobiol*. 2004;64, 319-328.
23. Lemoine L, Delignières D. Detrended windowed (lag one) autocorrelation: a new method for distinguishing between event-based and emergent timing. *Q J Exp Psychol* (Hove). 2009; Mar;62(3):585-604. doi: 10.1080/17470210802131896. Epub 2008 Jun 12. PMID: 18609399.
24. Delignières D, Lemoine L, & Torre K. Time intervals production in tapping and oscillatory motion. *Hum Mov Sci.* 2004;23, 87-103.
25. Spencer RMC, Ivry RB, & Zelaznik HN. Role of the cerebellum in movements: Control of timing or movement transitions? *Exp. Brain Res*. 2005;161, 383-396.

26. Spencer RM, Zelaznik HN, Diedrichsen J, Ivry RB. Disrupted timing of discontinuous but not continuous movements by cerebellar lesions. *Science.* 2003; May 30;300(5624):1437-9. doi: 10.1126/science.1083661. PMID: 12775842.
27. Ross JM, Balasubramaniam R. Physical and neural entrainment to rhythm: human sensorimotor coordination across tasks and effector systems. *Front Hum Neurosci.* 2014;8:576.
28. Maes P-J, Wanderley AA, Palmer C. The role of working memory in the temporal control of discrete and continuous movements. *Exp Brain Res* 2015;233:263–273
29. Matell MS, Meck WH. Neuropsychological mechanisms of interval timing behavior. *Bioessays.* 2000 Jan;22(1):94-103. doi: 10.1002/(SICI)1521-1878(200001)22:1<94::AID-BIES14>3.0.CO;2-E. PMID: 10649295.
30. Meck WH, Penney TB, Pouthas V. Cortico-striatal representation of time in animals and humans. *Curr Opin Neurobiol*. 2008;Apr;18(2):145-52. doi: 10.1016/j.conb.2008.08.002. Epub 2008 Aug 21. PMID: 18708142.
31. Allan LG. The internal clock revisited. In F. Macar, V. Pouthas, & W. J. Friedman (Eds.), *Time, action and cognition*. 1992; (pp. 191-202). Dordrecht, the Netherlands: Kluwer.
32. Church RM. Properties of the internal clock. *Ann N Y Acad Sci*, 1984; 423, 566-582.
33. Creelman CD. Human discrimination of auditory duration. *J. Acoust. Soc. Am.* 1962; 34:582–593. doi:10.1121/1.1918172
34. Treisman M. Temporal discrimination and the indifference interval: Implications for a model of the "internal clock." *Psychol. Monogr*., 1963;77
35. Meck WH. Neuropsychology of timing and time perception. *BrainCogn.* 2005; 58, 1–8.doi:10.1016/j.bandc.2004.09.004
36. Gibbon J, Church RM, Meck WH. Scalar timing in memory. *Ann N Y Acad Sci.* 1984;423:52-77. doi: 10.1111/j.1749-6632.1984.tb23417.x. PMID: 6588812.
37. Penney T, & Vaitilingam L. Imaging time. 2008; *Psychology of time*. 261-294.
38. Cheng RK, Meck WH. Prenatal choline supplementation increases sensitivity to time by reducing non-scalar sources of variance in adult temporal processing. *Brain Res.* 2007;Dec;1186:242-54. doi: 10.1016/j.brainres.2007.10.025. Epub 2007 Oct 22. PMID: 17996223; PMCID: PMC2692301.
39. Ivry RB, and Schlerf JE. Dedicated and intrinsic models of time perception. *Trends Cogn Sci.* 2008; 12, 273–280.

40. Rammsayer TH, Lima SD. Duration discrimination of filled and empty auditory intervals: cognitive and perceptual factors. *Percept Psychophys.* 1991;50:565.74.
41. Rammsayer TH, Borter N, Troche SJ. Visual-auditory differences in duration discrimination of intervals in the subsecond and second range. *Front Psychol.* 2015; Oct 26;6:1626. doi: 10.3389/fpsyg.2015.01626. PMID: 26579013; PMCID: PMC4620148.
42. Holm L, Karampela O, Ullén F, Madison G. Executive control and working memory are involved in sub-second repetitive motor timing. *Exp Brain Res*. 2017; Mar;235(3):787-798. doi: 10.1007/s00221-016-4839-6. Epub 2016 Nov 24. PMID: 27885405; PMCID: PMC5315705.
43. Ivry RB, Hazeltine RE. Perception and production of temporal intervals across a range of durations: evidence for a common timing mechanism. *J Exp Psychol: Hum Percept Perform*. 1995; 21(1):3–18
44. Zarco W, Merchant H, Prado L, Mendez JC. Subsecond timing in primates: comparison of interval production between human subjects and rhesus monkeys. *J Neurophysiol*. 2009;102:3191–3202
45. Madison G. Fractal modeling of human isochronous serial interval production. Biol Cybern 2004;90:105–112
46. Lewis PA, Miall RC. A right hemispheric prefrontal system for cognitive time measurement. *Behav Processes*. 2006;Feb 28;71(2-3):226-34. doi: 10.1016/j.beproc.2005.12.009. Epub 2006 Jan 24. PMID: 16434151.
47. Brown SW. Attentional resources in timing: interference effects in concurrent temporal and nontemporal working memory tasks. *Percept Psychophys*. 1997;59:1118–1140
48. Rammsayer T, Ulrich R. Elaborative rehearsal of nontemporal information interferes with temporal processing of durations in the range of seconds but not milliseconds. *Acta Psychol* (Amst). 2011;May;137(1):127-33. doi: 10.1016/j.actpsy.2011.03.010. Epub 2011 Apr 6. PMID: 21474111.
49. Nagasaki H. Rhythm in periodic tapping is centrally produced. *Percept Mot Skills*. 1990;71:985–986
50. Holm L, Ullén F, Madison G. Motor and executive control in repetitive timing of brief intervals. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 2013;39:365–380

51. Repp BH, Keller PE. Adaptation to tempo changes in sensorimotor synchronization: effects of intention, attention, and awareness. *Q J Exp Psychol A*. 2004; Apr;57(3):499-521. doi: 10.1080/02724980343000369. PMID: 15204138.
52. Šimić G. Uvod u neuroznanost učenja i pamćenja. 2019; Ljevak
53. Zarevski P. Psihologija učenja i pamćenja. 2007; Naklada Slap.
54. Broadway JM, Engle RW. Individual Differences in Working Memory Capacity and Temporal Discrimination. *PLoS ONE.* 2011;6(10): e25422. doi:10.1371/ journal.pone.0025422
55. Schubotz RI, Friederici AD, Von Cramon DY. Time perception and motor timing: a common cortical and subcortical basis revealed by fMRI. *Neuroimage* 2000;11:1-12.
56. Rammsayer TH. Effects of pharmacologically induced changes in NMDA receptor activity on human timing and sensorimotor performance. *Brain Res*. 2006;*1073*, 407-416.
57. Balasubramaniam R. Trajectory formation in timed repetitive movements. In *Motor Control and Learning*. Edited by Latash ML, Lestienne F. Springer; 2006;47-54.
58. Keller PE, Repp BH. Multilevel coordination stability: integrated goal representations in simultaneous intra-personal and inter-agent coordination. *Acta Psychol.* 2008;128:378-386.
59. Jones MR, Boltz M. Dynamic attending and responses to time. *Psychol.Rev*. 1989; 96, 459–491.doi:10.1037/0033-295X.96.3.459
60. Drake C, Jones MR, and Baruch C. The development of rhythmic attending in auditory sequences: attunement, referent period, focal attending. *Cognition.* 2000;77, 251–288.doi:10.1016/S0010-0277(00)00106-2
61. Provasi J, and Bobin-Bègue A. Spontaneous motor tempo and rhythymical synchronization in 2 1/2- and 4-year-old children. *Int.J.Behav.Dev.* 2003;27, 220–231. doi: 10.1080/01650250244000290
62. McAuley JD, Jones MR, Holub S, Johnston HM, and Miller NS. The time of our lives: life span development of timing and event tracking. *J. Exp. Psychol.Gen.* 2006; 135, 348–367.doi:10.1037/0096-3445.135.3.348
63. Bobin-Bègue A, and Provasi JJ. Régulation rythmique avant 4 ans: effet d'un tempo auditif sur le tempo moteur. *AnneePsychol.* 2008;108,631–658.doi: 10.4074/S000350330800403X

64. Bååth R, Tjostheim TA, Lingonblad M. The role of executive control in rhythmic timing at different tempi. *Psychon Bull Rev*. 2016;23:1954–1960
65. Fraisse P. Perception and estimation of time. *Annu. Rev. Psychol*. 1984; 35, 1-36.
66. Repp BH. Sensorimotor synchronization: a review of the tapping literature. *Psychon Bull Rev.* 2005;12:969-992
67. Repp BH, Su Y-H. Sensorimotor synchronization: a review of recent research (2006–2012). *Psychon Bull Rev.* 2013; 20:403-453.
68. Bobin-Bègue A, Droit-Volet S, Provasi J. Young children's difficulties in switching from rhythm production to temporal interval production (>1 s). *Front Psychol*. 2014 Dec 5;5:1346. doi: 10.3389/fpsyg.2014.01346. PMID: 25538640; PMCID: PMC4256987.
69. Pöppel, E. A hierarchical model of temporal perception. *Trends Cogn Sci*. 1997;1, 56-61.
70. Wittmann M, & Pöppel E. Temporal mechanisms of the brain as fundamentals of communication—with special reference to music perception and performance. *Music Sci*. (Special issue), 1999/2000;13-28.
71. Aschersleben G. Temporal Control of Movements in Sensorimotor Synchronization, *Brain Cogn*. 2002; 48, 66–79 doi:10.1006/brcg.2001.1304,
72. Iversen JR, & Balasubramaniam R. Synchronization and temporal processing. *Curr Opin Behav Sci,* 2016; *8,* 175–180. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.02.027
73. Repp BH. Phase attraction in sensorimotor synchronization with auditory sequences: effects of single and periodic distractors on synchronization accuracy. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 2003; Apr;29(2):290-309. doi: 10.1037/0096-1523.29.2.290. PMID: 12760616.
74. McAuley JD, Henry MJ. Modality effects in rhythm processing: auditory encoding of visual rhythms is neither obligatory nor automatic. *Atten Percept Psychophys* 2010; 72:1377-1389.
75. Thaut MH, Kenyon GP, Schauer ML, & McIntosh GC. The connection between rhythmicity and brain function. *IEEE engl. med. biol*. 1999;18,101-108.
76. Iversen JR, Patel AD, Nicodemus B, Emmorey K. Synchronization to auditory and visual rhythms in hearing and deaf individuals. *Cognition.* 2015;134:232-244.

77. Semjen A, Henning Schulze H, Vorberg D. Timing precision in continuation and synchronization tapping. *Psychol. Res*. 2000;63: 137-147.
78. Wing AM, & Kristofferson AB. Response delays and the timing of discrete motor responses. *Percept. psychophys*. 1973a;*14,* 5–12.
79. Wing AM, & Kristofferson AB. The timing of interresponse intervals. *Percept. psychophys*. 1973b;*13,*455–460.
80. Brochard R, Abecasis D, Potter D, Ragot R, Drake C. The ‘‘ticktock’’ of our internal clock: direct brain evidence of subjective accents in isochronous sequences. *Psychol Sci* 2003;14:362-366.
81. Snyder JS, Large EW. Gamma-band activity reflects the metric structure of rhythmic tone sequences. *Cogn Brain Res.* 2005;24:117-126.
82. Honing H, Ladinig O, Ha´ den GP, Winkler I. Is beat induction innate or learned? Probing emergent meter perception in adults and newborns using event-related brain potentials. *Ann N Y Acad Sci* 2009;1169:93-96.
83. Fujioka T, Trainor LJ, Large EW, Ross B: Internalized timing of isochronous sounds is represented in neuromagnetic b oscillations. *J Neurosci.* 2012;32:1791-1802.
84. Arnal LH. Predicting ‘‘when’’ using the motor system’s beta-band oscillations. Front Hum Neurosci. 2012; 6:225
85. Cirelli LK, Bosnyak D, Manning FC, Spinelli C, Marie C, Fujioka T, Ghahremani A, Trainor LJ: Beat-induced fluctuations in auditory cortical beta-band activity: using EEG to measure age-related changes. Front Psychol 2014;5:742.
86. Grahn JA, Rowe JB. Feeling the beat: premotor and striatal interactions in musicians and nonmusicians during beat perception. *J Neurosci* 2009;29:7540-7548.
87. Chen JL, Penhune VB, Zatorre RJ. Listening to musical rhythms recruits motor regions of the brain. *Cereb Cortex* 2008;18:2844-2854.
88. Kung SJ, Chen JL, Zatorre RJ, Penhune VB. Interacting cortical and basal ganglia networks underlying finding and tapping to the musical beat. *J Cogn Neurosci* 2013; 25:401-420.
89. Bengtsson S, Ullen F, Henrikehrsson H, Hashimoto T, Kito T, Naito E, Forssberg H, Sadato N. Listening to rhythms activates motor and premotor cortices. *Cortex.* 2009; 45:62-71.
90. Press C, Berlot E, Bird G, Ivry RB, Cook R. Moving time: the influence of action on duration perception. *J Exp Psychol Gen*. 2014;143:1787-1793.

91. Grube M, Lee K-H, Griffiths TD, Barker AT, Woodruff PW. Transcranial magnetic theta-burst stimulation of the human cerebellum distinguishes absolute, duration-based from relative, beat-based perception of subsecond time intervals. *Front Psychol.* 2010;1:171.
92. Grube M, Cooper FE, Chinnery PF, Griffiths TD. Dissociation of duration based and beat-based auditory timing in cerebellar degeneration. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2010;107:11597-601.
93. Arnal LH, Giraud AL. Cortical oscillations and sensory predictions. *Trends Cogn Sci*. 2012;16:390-398.
94. Todd NPM, Lee CS. The sensory-motor theory of rhythm and beat induction 20 years on: a new synthesis and future perspectives. *Front Hum Neurosci.* 2015;9:444.
95. Patel AD, Iversen JR. The evolutionary neuroscience of musical beat perception: the Action Simulation for Auditory Prediction (ASAP) hypothesis. *Front Syst Neurosci*. 2014;8:57.
96. Vuust P, Witek MAG. Rhythmic complexity and predictive coding: a novel approach to modeling rhythm and meter perception in music. *Front Psychol.* 2014;5:1-14.
97. Foster NEV, Halpern AR, Zatorre RJ. Common parietal activation in musical mental transformations across pitch and time. *Neuroimage.* 2013;75:27-35.
98. Merchant H, Grahn J, Trainor L, Rohrmeier M, Fitch WT: Finding the beat: a neural perspective across humans and non-human primates. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2015; 370:20140093.
99. Chauvigne´ LAS, Gitau KM, Brown SH. The neural basis of audiomotor entrainment: an ALE meta-analysis. *Front Hum Neurosci.* 2014; 8:1-18.
100. Bares M, Lungu O, Liu T, Waechter T, Gomez CM, Ashe J. Impaired predictive motor timing in patients with cerebellar disorders. *Exp Brain Res*. 2007;180:355-65.
101. Bledsoe JC, Semrud-Clikeman M, Pliszka SR. Neuroanatomical and neuropsychological correlates of the cerebellum in children with attention-deficit/hyperactivity disorder-combined type. *J Am Acad Child Adolesc Psychiatry.* 2011;50:593-601.
102. Proske U, Gandevia SC: The kinaesthetic senses. *J Physiol* 2009;587:4139-46.
103. Bhanpuri NH, Okamura AM, Bastian AJ. Predictive modeling by the cerebellum improves proprioception. *J Neurosci.* 2013;33:14301-6.

104. Bareš M, Husárová I, Lungu O. Essential tremor, the cerebellum, and motor timing: towards integrating them into one complex entity. *Tremor Other Hyperkinet Mov* (N Y). 2012;2:tre-02-93-653-1.
105. Judaš M, Kostović I. Temelji neuroznanosti, 1. online izdanje. Zagreb: Medicinski fakultet Zagreb, 2001. (http://www.hiim.hr)
106. Grondin S. Timing and time perception: a review of recent behavioral and neuroscience findings and theoretical directions. *Atten Percept Psychophys.* 2010; 72:561-82.
107. Braitenberg V. Is the cerebellar cortex a biological clock in the millisecond range? *Prog Brain Res.* 1967;25:334.6.
108. Perrett SP, Ruiz BP, Mauk MD. Cerebellar cortex lesions disrupt learning-dependent timing of conditioned eyelid responses. *J Neurosci.* 1993;13:1708.18.
109. Ivry RB, Keele SW & Diener HC. Dissociation of the lateral and medial cerebellum in movement timing and movement execution. *Exp Brain Res.* 1988; 73, 167–180 https://doi.org/10.1007/BF00279670
110. Molinari M, Restuccia D, and Leggio MG. Cerebellar information flow in the thalamus: implications for cortical functions. *Thalamus Relat. Syst.* 2005;3,141–146.
111. Molinari M, Leggio MG, & Thaut MH. The cerebellum and neural networks for rhythmic sensorimotor synchronization in the human brain. *Cerebellum.* 2007;6, 18–23.
112. Claassen DO, Jones CR, Yu M, Dirnberger G, Malone T, Parkinson M, i sur. Deciphering the impact of cerebellar and basal ganglia dysfunction in accuracy and variability of motor timing. *Neuropsychologia*, 2013;51, 267–274.
113. Schlerf JER, Spencer MC, Zelaznik HN, & Ivry RB. Timing of rhythmic movements in patients with cerebellar degeneration. *Cerebellum.* 2007;6, 221–231.
114. Witt ST, Laird AR, & Meyerand ME. Functional neuroimaging correlates of finger-tapping task variations: An ALE meta-analysis. *NeuroImage*, 2008;42, 343– 356.
115. Nicolson RI, Fawcett AJ. Dyslexia, dysgraphia, procedural learning and the cerebellum. *Cortex.* 2011;Jan;47(1):117-27. doi: 10.1016/j.cortex.2009.08.016. Epub 2009 Sep 15. PMID: 19818437.
116. Droit-Volet S, Zélanti PS, Dellatolas G, Kieffer V, El Massioui N, Brown BL, Doyère V, Provasi J, Grill J. Time perception in children treated for a cerebellar

medulloblastoma. *Res Dev Disabil*. 2013 Jan;34(1):480-94. doi: 10.1016/j.ridd.2012.09.006. Epub 2012 Oct 9. PMID: 23063729.

117. Ivry RB, Keele SW. Timing functions of the cerebellum. *J Cogn Neurosci.* 1989;1:136–152.
118. Gooch CM, Wiener M, Hamilton AC, Coslett HB. Temporal discrimination of sub- and suprasecond time intervals: a voxel-based lesion mapping analysis. *Front Integr Neurosci.* 2011; 5:59.
119. Mangels JA, Ivry RB, Shimizu N. Dissociable contributions of the prefrontal and neocerebellar cortex to time perception. *Cogn Brain Res.* 1998;7:15-39.
120. Ivry RB. The representation of temporal information in perception and motor control. *Curr Opin Neurobiol.* 1996; Dec;6(6):851-7. doi: 10.1016/s0959-4388(96)80037-7. PMID: 9000026.
121. Grahn JA, and Brett M. Rhythm and beat perception in motor areas of the brain. *J. Cogn. Neurosci.* 2007; 19, 893-906
122. Jueptner M, Rijntjes C, Weiller C, Faiss JH, Timmann D, Mueller SP, and others. Localization of a cerebellar timing process using PET. *Neurology.* 1995;45:1540.5.
123. Penhune VB, & Doyon J. Dynamic cortical and subcortical networks in learning and delayed recall of timed motor sequences. *J. Neurosci*. 2002;22,1397 1406
124. Ramnani N, Passingham RE. Changes in the human brain during rhythm learning. *J Cogn Neurosci.* 2001;13,952-966.
125. Rao SM, Harrington DL, Haaland KY, Bobholz JA, Cox RW, Binder, JR. Distributed neural systems underlying the timing of movements. *J Neurosci.* 1997;17, 5528-5535.
126. Fierro B, Palermo A, Puma A, Francolini M, Panetta ML, Daniele O, Brighina F. Role of the cerebellum in time perception: A TMS study in normal subjects, *J. Neurol. Sci.* 2007; Volume 263, Issues 1–2, 107-112, https://doi.org/10.1016/j.jns.2007.06.033.
127. Malapani C, Dubois B, Rancurel G, Gibbon J. Cerebellar dysfunctions of temporal processing in the seconds range in humans. *Neurorepo*rt. 1998, Dec 1;9(17):3907-12. doi: 10.1097/00001756-199812010-00026. PMID: 9875727.
128. Jirenhed DA, Hesslow G. Learning stimulus intervals-adaptive timing of conditioned purkinje cell responses. *Cerebellum* 2011;10:523-35.

129. Mioni G, Mattalia G, Stablum F. Time perception in severe traumatic brain injury patients: a study comparing different methodologies. *Brain Cogn* 2013;81:305-12.
130. Teki S, Grube M, Griffiths TD. A unified model of time perception accounts for duration-based and beat-based timing mechanisms. *Front Integr Neurosci.* 2012; 5:465-471.
131. Coull JT, Vidal F, Nazarian B, Macar F. Functional anatomy of the attentional modulation of time estimation. *Science*, 2004;303:1506-8.
132. Lustig C, Matell MS, Meck WH. Not just a coincidence: frontal-striatal interactions in working memory and interval timing. *Memory.* 2005;13:441-8.
133. O'Reilly JX, Mesulam MM, Nobre AC. The cerebellum predicts the timing of perceptual events. *J Neurosci* 2008;28:2252-60.
134. Gershman SJ, Moustafa A, Ludvig E. Time representation in reinforcement learning models of the basal ganglia. *Front Comput Neurosci* 2014;7:194.
135. Graybiel AM, Grafton ST. The striatum: where skills and habits meet. *Cold Spring Harb Perspect Biol.* 2015; Aug 3;7(8):a021691. doi: 10.1101/cshperspect.a021691. PMID: 26238359; PMCID: PMC4526748.
136. Everitt BJ, Dickinson A, Robbins TW. The neuropsychological basis of addictive behaviour. *Brain Res Brain Res Rev* 2001;36:129-38.
137. Allman MJ, Teki S, Griffiths TD, Meck WH. Properties of the internal clock: first- and second-order principles of subjective time. *Annu Rev Psychol*. 2014;65:743-771.
138. Lucas M, Chaves F, Teixeira S, Carvalho D, Peressutti C, Bittencourt J, i sur. Time perception impairs sensory-motor integration in Parkinson's disease. *Int Arch Med.* 2013;Oct 16;6(1):39. doi: 10.1186/1755-7682-6-39. PMID: 24131660; PMCID: PMC3856585.
139. Rao SM, Mayer AR, Harrington DL. The evolution of brain activation during temporal processing. *Nat Neurosci*. 2001; 4: 317-323.
140. Harrington DL, Haaland KY, Knight RT. Cortical networks underlying mechanisms of time perception. *J Neurosci.* 1998;18:1085.95.
141. Gibbon J, Malapani C, Dale CL, and Gallistel CR. Toward a neurobiology of temporal cognition: advances and challenges. *Curr. Opin. Neurobiol*. 1997;7:170–184.
142. Hallez Q, Monier F, Droit-Volet S. Simultaneous time processing in children and adults: When attention predicts temporal interference effects. *J Exp Child Psychol*.

2021;Oct;210:105209. doi: 10.1016/j.jecp.2021.105209. Epub 2021 Jun 21. PMID: 34166993.

143. Keselman HJ, Algina J, & Kowalchuk RK. The analysis of repeated measures designs: A review. *Br. J. Math. Stat. Psychol.* 2001; 54(1), 1-20.
144. Tabachnick BG, & Fidell LS. (2013). *Using multivariate statistics.* (6th ed.). Pearson.
145. Tabachnick BG, Fidell LS. *Experimental designs using ANOVA*. 2007; Belmont, CA: Thomson/Brooks/Cole
146. Matell MS, Meck WH, Nicolelis MAL. Interval timing and the encoding of signal duration by ensembles of cortical and striatal neurons. *Behav Neurosci.* 2003;117:760-73.
147. Jones CR, Malone TJ, Dirnberger G, Edwards M, Jahanshahi M. Basal ganglia, dopamine and temporal processing: Performance on three timing tasks on and off medication in Parkinson's disease. *Brain Cogn* 2008;68:30-41.
148. Coull JT, Hwang HJ, Leyton M, Dagher A. Dopamine precursor depletion impairs timing in healthy volunteers by attenuating activity in putamen and supplementary motor area. *J Neurosci* 2012;32:16704-15
149. Rammsayer T, Classen W. Impaired temporal discrimination in Parkinson's disease: temporal processing of brief durations as an indicator of degeneration of dopaminergic neurons in the basal ganglia. *Int J Neurosci* 1997;91:45-55.
150. Bueti D, Walsh V. The parietal cortex and the representation of time, space, number and other magnitudes. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2009;364:1831-40.
151. Culham JC, Valyear KF. Human parietal cortex in action. *Curr Opin Neurobiol* 2006;16:205-12.
152. Sereno MI, Huang RS. Multisensory maps in parietal cortex. *Curr Opin Neurobiol* 2014;24:39-46.
153. Teixeira S, Machado S, Velasques B, Sanfim A, Minc D, Peressutti C, i sur. Integrative parietal cortex processes: neurological and psychiatric aspects. *JNeurol Sci*. 2014;338:12-22.
154. Vingerhoets G. Contribution of the posterior parietal cortex in reaching, grasping, and using objects and tools. *Front Psychol*. 2014;5:151
155. Scherberger H, Andersen RA. Target selection signals for arm reaching in the posterior parietal cortex. *J Neurosci*, 2007;27:2001-12.

156. Assmus A, Marshall JC, Ritzl A, Noth J, Zilles K, Fink GR. Left inferior parietal cortex integrates time and space during collision judgments. *Neuroimage* 2003;20:S82-8.
157. Schneider BA, Ghose GM. Temporal production signals in parietal cortex. *PLoS Biol.* 2012;10:e1001413.
158. Maimon G, Assad JA. A cognitive signal for the proactive timing of action in macaque LIP. *Nat Neurosci* 2006;9:948-55.
159. Snyder JJ, Chatterjee A. Spatial-temporal anisometries following right parietal damage. *Neuropsychologia* 2004;42:1703-8.
160. Battelli L, Walsh V, Pascual-Leone A, Cavanagh P. The when parietal pathway explored by lesion studies. *Curr Opin Neurobiol* 2008;18:120-6.
161. Magnani B, Oliveri M, Mangano GR, Frassinetti F. The Role of Posterior Parietal Cortex in Spatial Representation of Time: A TMS Study. *Behav Neurol*. 2010; 23. 213-5. 10.3233/BEN-2010-0298.
162. Casini L, Macar F. Multiple approaches to investigate the existence of an internal clock using attentional resources. *Behav Processes* 1999;45:73-85.
163. Kagerer FA, Wittman M, Szelag E, von Steinbüchel N. Cortical involvement in temporal reproduction: evidence for differential roles of the hemispheres. *Neuropsychologia*. 2002;40: 357-366.
164. Ortuno F, Ojeda N, Arbizu J, Lopez P, Marti-Climent JM, Penuelas I, Cervera S. Sustained attention in a counting task: normal performance and functional neuroanatomy. *Neuroimage*. 2002; 17: 411-420.
165. Smith A, Lidzba K, Taylor E, Rubia K. A right hemispheric fronto-striatal network for temporal discrimination. *Neuroimage*. 2003;20: 344-350.
166. Gruber O, Kleinschmidt A, Binkofski F, Steinmetz H, von Cramon DY. Cerebral correlates of working memory for temporal information. *Neuroreport.* 2000;11: 1689-1693.
167. Basso G, Nichelli P, Wharton CM, Peterson M, Grafman J. Distributed neural systems for temporal production: a functional MRI study. *Brain Res Bull.* 2003;59: 405-411.
168. D'Esposito M, Ballard D, Zarahn E, Aguirre GK. The role of prefrontal cortex in sensory memory and motor preparation: an event-related fMRI study. *Neuroimage* 2000;11: 400-408.

169. Zarahn E, Aguirre G, D'Esposito M. Replication and further studies of neural mechanisms of spatial mnemonic processing in humans. *Cogn Brain Res*. 2000;9: 1-17.
170. Macar F, Lejeune H, Bonnet M, Ferrara A, Pouthas V, Vidal F i sur. Activation of the supplementary motor area and of attentional networks during temporal processing. *Exp Brain Res*. 2002; 142: 475-485.
171. Larsson J, Gulyas B, Roland PE. Cortical representation of self-paced finger movement. *Neuroreport*. 1996; 7: 463-468.
172. Kawashima R, Inoue K, Sugiura M, Okada K, Ogawa A, Fukuda H. A positron emission tomography study of self-paced finger movements at different frequencies. *Neuroscience*. 1999;92:1079-1087.
173. Penhune VB, Zatorre RJ, Evans AC. Cerebellar contributions to motor timing: a PET study of auditory and visual rhythm reproduction. *J Cogn Neurosci*. 1998;10: 752-765.
174. Rubia K, Overmeyer S, Taylor E, Brammer M, Williams S, Simmons A, Andrew C, Bullmore E. Functional frontalisation with age: mapping neurodevelopmental trajectories with fMRI. *Neurosci Biobehav Rev*. 2000;24: 13-19.
175. Pedersen CB, Mirz F, Ovesen T, Ishizu K, Johannsen P, Madsen S, Gjedde A. Cortical centres underlying auditory temporal processing in humans: a PET study. *Audiology*. 2000; 39: 30-37.
176. Pouthas V, Garnero L, Ferrandez AM, Renault B. ERPs and PET analysis of time perception: spatial and temporal brain mapping during visual discrimination tasks. *Hum Brain Mapping*. 2000; 10: 49-60.
177. Brunia CHM, de Jong BM, van den Berg-Lenssen MMC, Paans AMJ. Visual feedback about time estimation is related to a right hemisphere activation measured by PET. *Exp Brain Res.* 2000; 130: 328-337.
178. Harrington DL, Lee RR, Boyd LA, Rapcsak SZ, Knight RT. Does the representation of time depend on the cerebellum? Effect of cerebellar stroke. *Brain*. 2004; Mar; 127(Pt 3):561-74. doi: 10.1093/brain/awh065. Epub 2004 Jan 7. PMID: 14711883.
179. Artieda J, Pastor MA, Lacuz F, Obeso JA. Temporal discrimination is abnormal in Parkinsons disease. *Brain.* 1992;115:199.210.
180. Eccles JC. The liaison brain for voluntary movement: the supplementary motor area. *Acta Biol Acad Sci Hung*. 1982;33(2-3):157-72. PMID: 7180315.

181. Mita A, Mushiake H, Shima K, Matsuzaka Y, Tanji J. Interval time coding by neurons in the presupplementary and supplementary motor areas. *Nat Neurosci.* 2009 Apr;12(4):502-7. doi: 10.1038/nn.2272. Epub 2009 Mar 1. PMID: 19252498.
182. Macar F, Anton JL, Bonnet M, Vidal F. Timing functions of the supplementary motor area: an event-related fMRI study. *Brain Res Cogn Brain Res.* 2004; Oct;21(2):206-15. doi: 10.1016/j.cogbrainres.2004.01.005. PMID: 15464352.
183. Curtis CE, D'Esposito M. Persistent activity in the prefrontal cortex during working memory. *Trends Cogn Sci*. 2003; Sep;7(9):415-423. doi: 10.1016/s1364-6613(03)00197-9. PMID: 12963473.
184. Valera EM, Spencer RMC, Zeffiro TA, Makris N, Spencer TJ, Faron SV, Biederman J, Seidman LJ. Neural substrates of impaired sensorimotor timing in adult attention-deficit/hyperactivity disorder. *Biol Psychiatry*. 2010; Aug 15; 68(4): 359–367. doi: 10.1016/j.biopsych.2010.05.012
185. Toplak ME, Tannock R. Tapping and Anticipation Performance in Attention Deficit Hyperactivity Disorder. *Percept Mot Skills.* 2005;100, 659-675.
186. Thomson, J. M., Fryer, B., Maltby, J., & Goswami, U. Auditory and motor rhythm awareness in adults with dyslexia. *J Res Read.* 2006; *29*(3), 334–348. https://doi.org/10.1111/j.1467-9817.2006.00312.x
187. Martin B, Wittmann M, Franck N, Cermolacce M, Berna F, & Giersch A. Temporal structure of consciousness and minimal self in schizophrenia. *Front. Psychol.* 2014; 5, 1175. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01175
188. Snowden AW, & Buhusi CV. Neural correlates of interval timing deficits in schizophrenia. *Front. Hum. Neurosci*. 2019;*13,* Article 9. https://doi.org/10.3389/fnhum.2019.00009
189. Karaminis T, Cicchini GM, Neil L Cappagli G, Aagten-Murphy D, Burr D, & Pellicano E. Central tendency effects in time interval reproduction in autism. *Sci. Rep*. 2016; 6. https://doi.org/10.1038/srep28570.
190. Allman MJ, Meck WH. Pathophysiological distortions in time perception and timed performance. *Brain.* 2012; Mar;135(Pt 3):656-77. doi: 10.1093/brain/awr210. Epub 2011 Sep 15. PMID: 21921020; PMCID: PMC3491636.
191. Harrington DL, Castillo GN, Greenberg PA, Song DD, Lessig S, Lee RR, i sur. (2011). Neurobehavioral mechanisms of temporal processing deficits in Parkinson's disease. *PLoS ONE* 6:e17461 10.1371/journal.pone.0017461

192. Jahanshahi M, Dirnberger G, Fuller R, Frith CD. The role of the dorsolateral prefrontal cortex in random number generation: a study with positron emission tomography. *Neuroimage.* 2000;12:713–725
193. Noreika V, Falter CM, Rubia K. Timing deficits in attention-deficit/hyperactivity disorder (ADHD): evidence from neurocognitive and neuroimaging studies. *Neuropsychologia.* 2013; Jan;51(2):235-66. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2012.09.036. Epub 2012 Sep 28. PMID: 23022430.
194. Ciullo V, Spalletta G, Caltagirone C, Jorge RE, Piras F: Explicit time deficit in schizophrenia: systematic review and meta-analysis indicate it is primary and not domain specific. *Schizophr Bull.* 2016; http://dx.doi.org/10.1093/schbul/sbv104.
195. Miele DB, Wager TD, Mitchell JP, Metcalfe J: Dissociating neural correlates of action monitoring and metacognition of agency. *J Cogn Neurosci.* 2011, 23:3620-3636.
196. Yin B, Terhune D B, Smythies J, Meck WH. Claustrum, consciousness, and time perception. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 2016; *8,* 258–267. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.02.032.
197. Gu B-M, van Rijn H, Meck WH. Oscillatory multiplexing of neural population codes for interval timing and working memory. *Neurosci Biobehav Rev*. 2015; 48:160-185.
198. Ortuño FM, Lopez P, Ojeda N, Cervera S. Dysfunctional supplementary motor area implication during attention and time estimation tasks in schizophrenia: a PET-O15 water study. *Neuroimage.* 2005; 24, 575–579. 10.1016/j.neuroimage.2004.09.010
199. Koch G, Oliveri M, Torriero S, Caltagirone C. Underestimation of time perception after repetitive transcranial magnetic stimulation. *Neurology*. 2003; 60, 1844–1846. 10.1212/wnl.60.11.1844
200. Jones CR, Rosenkranz K, Rothwell JC, Jahanshahi M. (2004). The right dorsolateral prefrontal cortex is essential in time reproduction: an investigation with repetitive transcranial magnetic stimulation. *Exp. Brain Res.* 158, 366–372. 10.1007/s00221-004-1912-3
201. Koch G, Oliveri M, Brusa L, Stanzione P, Torriero S, Caltagirone C. High-frequency rTMS improves time perception in Parkinson disease. *Neurology*. 2004; 63, 2405–2406. 10.1212/01.wnl.0000147336.19972.82

202. Wearden J. Modelling Behaviour on Classical Timing Tasks: Verbal Estimation, Production, and Reproduction. *Procedia Soc Behav Sci*. 2014;126 : 34–35. doi:10.1016/J.SBSPRO.2014;02.307.
203. Oldfield RC. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*. 1971; Mar;9(1):97-113. doi: 10.1016/0028-3932(71)90067-4. PMID: 5146491.
204. Soranzo A & Grassi M. Psychoacoustics: A comprehensive MATLAB toolbox for auditory testing. *Front. Psychol*. 2014;5. 712. 10.3389/fpsyg.2014.00712.
205. Vaerenberg B & Heeren W & Govaerts P. Managed Estimation of Psychophysical Thresholds. *J Hear Sci.* 2013;3.19-31. 10.17430/889465.
206. Kaernbach C. Simple adaptive testing with the weighted updown method. *Percept. psychophys*, 1991; 49:227–229
207. Kaernbach C. Adaptive threshold estimation with unforced-choice tasks. *Percept. psychophys*, 2001; 63:1377. doi:10.3758/BF03194549
208. Leek MR. (2001). Adaptive procedures in psychophysical research, *Percept. psychophys*. 63, 1279–1292.
209. Nenadic I, Gaser C, Volz H, Rammsayer T, Haeger F, Sauer H. Processing of temporal information and the basal ganglia: new evidence from fMRI. *Exp Brain Res*, 2003; 148:238–246
210. Rammsayer TH, & Brandler S. On the relationship between general fluid intelligence and psychophysical indicators of temporal resolution in the brain. *J. Res. Pers*, 2002; 36, 507–530.
211. Karampela O, Madison G, Holm L. Motor timing training improves sustained attention performance but not fluid intelligence: near but not far transfer. *Exp Brain Res.* 2020; Apr;238(4):1051-1060. doi: 10.1007/s00221-020-05780-4.
212. Finney SA. FTAP: A Linux-based program for tapping and music experiments. *Behavior Research Methods, Instruments, and Computers*, 2001; 33, pp 65-72.
213. Baudouin A,Vanneste S, Isingrini M, & Pouthas V. Differential involvement of internal clock and working memory in the production and reproduction of duration: A study on older adults. *Acta Psychol.* 2006;121,285–296.
214. Brown SW, & Boltz MG. Attentional processes in time perception: Effects of mental workload and event structure. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.* 2002; *28*(3), 600–615. https://doi.org/10.1037/0096-1523.28.3.600

215. Mioni G. Methodological issues in the study of prospective timing, in: A. Vatakis, F. Balci, M. Di Luca, ´A. Correa (Eds.), *Timing and Time Perception: Procedures, Measures, & Applications*, Brill: Leiden, The Netherlands, 2018; pp. 79–97.
216. Field A. Discovering Statistics Using IBM SPSS Statistics: And Sex and Drugs and Rock "N" Roll. 2013; 4th Edition, Sage, Los Angeles, London, New Delhi.
217. Montgomery DC. Design and Analysis of Experiments, 2017; 9th edition, Wiley
218. Greene LS, & Williams HG. Age-Related Differences in Timing Control of Repetitive Movement: Application of the Wing-Kristofferson Model. *Res. Q. Exerc. Sport.* 1993;64:1, 32-38. OI:10.1080/02701367.1993.10608776
219. Lundy-Ekman L, Ivry R, Keele S, & Woollacott M. Timing and force control deficits in clumsy children. *J Cogn Neurosci*. 1991, 3, 367-376.
220. Keele SW, Pokorny RA, Corcos DM, Ivry R. Do perception and motor production share common timing mechanisms: a correctional analysis. *Acta Psychol* (Amst). 1985;Dec;60(2-3):173-91. doi: 10.1016/0001-6918(85)90054-x. PMID: 4091033.
221. Williams HG, Woollacott MH, & Ivry R. Timing and Motor Control in Clumsy Children, *J Mot Behav*. 1992; 24:2, 165-172, DOI: 10.1080/00222895.1992.9941612
222. Bartholomew AJ, Meck WH, and Cirulli ET. Analysis of genetic and non-genetic factors influencing timing and time perception. *PLoS One.* 2015;10:e0143873. doi:10.1371/journal.pone.0143873
223. Turgeon M, Lustig C, and Meck WH. Cognitive Aging and Time Perception: Roles of Bayesian Optimization and Degeneracy. *Front. Aging Neurosci.* 2016; 8:102. doi: 10.3389/fnagi.2016.00102
224. Anderson JAE, Campbell KL, Amer T, Grady CL, and Hasher L. Timing is everything: age differences in the cognitive control network are modulated by time of day. *Psychol. Aging.* 2014; 39, 648–657.doi:10.1037/a00 37243
225. Goel A, Buonomano DV. Timing as an intrinsic property of neural networks: evidence from in vivo and in vitro experiments. Phil. Trans. R. Soc. B. 2014;369: 20120460. http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0460
226. Lejeune H, & Wearden J. Vierordt's The Experimental Study of the Time Sense (1868) and its legacy. *J Cogn Psychol*. 2009;21. 941-960. 10.1080/09541440802453006.

227. Seli P, Carriere JS, Levene M, Smilek D. How few and far between? Examining the effects of probe rate on self-reported mind wandering. *Front Psychol.* 2013; Jul 17;4:430. doi: 10.3389/fpsyg.2013.00430. PMID: 23882239; PMCID: PMC3713396.
228. Repp BH. Phase correction, phase resetting, and phase shifts after subliminal timing perturbations in sensorimotor synchronization. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 2001; *27*(3), 600–621. https://doi.org/10.1037/0096-1523.27.3.600
229. Aschersleben G, Gehrke J, and Prinz W. Tapping with peripheral nerve block: a role for tactile feedback in the timing of movements. *Exp Brain Res.* 2001; 136 3 331-9.
230. Aschersleben G, and Prinz W. Synchronizing actions with events: The role of sensory information. *Percept. psychophys*. 1995;57 305-317.
231. Aschersleben G, and Prinz W. Delayed auditory feedback in synchronization. *J Mot Behav*. 1997; 29 1 35-46.
232. Merchant H, Zarco W, Prado L. Do we have a common mechanism for measuring time in the hundreds of millisecond range? Evidence frommultiple-interval timing tasks. *J Neurophysiol*. 2008; 99:939–49.
233. Merchant H, Bartolo R, Mendez JC, Perez O, Zarco W, Mendoza G. What can be inferred from multiple task psychophysical studies about the mechanisms for temporal processing? Multidisciplinary aspects of time and time perception. In: Esposito A, Giagkou M, Cummins F, Papadelis G, Vatakis A, editors. *Lecture notes in computer science.* Berlin: Springer; 2011. p. 207–29.
234. Perez O, Kass R, Merchant H. Trial time warping to discriminate stimulus-related from movement-related neural activity. *J Neurosci Methods*. 2013;212(2): 203–10.
235. Merchant H, Bartolo R, Pérez O, Méndez JC, Mendoza G, Gámez J, Yc K, Prado L. Neurophysiology of timing in the hundreds of milliseconds: multiple layers of neuronal clocks in the medial premotor areas. *Adv Exp Med Biol*. 2014;829:143-54. doi: 10.1007/978-1-4939-1782-2_8. PMID: 25358709.
236. Antzoulatos EG, i Miller EK. Increases in functional connectivity between prefrontal cortex and striatum during category learning. *Neuron.* 2014; 83, 216–225.
237. Kononowicz TW. Dopamine-dependent oscillations in frontal cortex index “start-gun” signal in interval timing. *Front.Hum.Neurosci.* 2015;9,331.doi: 10.3389/fnhum.2015.00331.
238. Bueti D, and Buonomano DV. Temporal perceptual learning. *Timing Time Percept.* 2014; 2, 261–289.

239. Wright BA, Buonomano DV, Mahncke HW, and Merzenich MM. Learning and generalization of auditory temporal-interval discrimination in humans. *J. Neurosci.* 1997; 17, 3956–3963
240. Repp BH. Does an auditory distractor sequence affect self-paced tapping? *Acta Psychol.* 2006; 121 1 81-107.
241. Madison G, and Merker BH. Human sensorimotor tracking of continuous subliminal deviations from isochrony. *Neurosci Lett.* 2004; 370 69-73.
242. Zakay D, Block RE. "An attentional -gate model of prospective time estimation," in *Time and the Dynamic control of Behavior*, 1995; eds Richelle M., Keyser V. D., Ydeualle G. D., Vandierendonck A. (Liege: University of Liege Press;) 167–178
243. Moelants D. Preferred tempo reconsidered. In C. Stevens, D. Burnham, G. McPherson, E. Schubert, J. Renwick (Eds.) *Proceedings of the 7th International Conference on Music Perception and Cognition*, Sydney, 2002 (pp. 580-583).
244. Baddeley AD. Working memory: theories, models, and controversies. *Ann. Rev. Psychol*. 2012;63, 1–29.
245. Rammsayer TH, & Troche SJ. In search of the internal structure of the processes underlying interval timing in the sub-second and the second range: A confirmatory factor analysis approach. *Acta Psychol.* 2014; *147,* 68–74. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2013.05.004
246. Woehrle JL, Magliano JP. Time flies faster if a person has a high working-memory capacity. *Acta Psychol*. 2012; 139, 314–319.
247. Lisman J. Working memory: the importance of theta and gamma oscillations. *Curr Biol*. 2010;20(11): R490–2.
248. Peters M. The relationship between variability of intertap intervals and interval duration. *Psychol Res.* 1989; 51, 38–42
249. Levit-Binnun N, Handzy NZ, Peled A, Modai I, Moses E. Transcranial magnetic stimulation in a finger-tapping task separates motor from timing mechanisms and induces frequency doubling. *J Cogn Neurosci*. 2007; May;19(5):721-33. doi: 10.1162/jocn.2007.19.5.721. PMID: 17488200.
250. Verstynen T, Konkle T, Ivry RB. Two types of TMS-induced movement variability after stimulation of the primary motor cortex. *J Neurophysiol*. 2006; Sep;96(3):1018-29. doi: 10.1152/jn.01358.2005. Epub 2006 May 3. Erratum in: J Neurophysiol. 2006 Oct;96(4):2168. PMID: 16672298.

251. Doumas M, Praamstra P, and Wing AM. Low frequency rTMS effects on sensorimotor synchronization. *Exp Brain Res.* 2005;167: 238–245
252. Vorberg D and Wing A. Modeling Variability and Dependence in Timing. In:*Handbook of Perception and Action. Motor Skills,* edited by Heuer H, Keele SW i sur. London, UK: Academic, 1996; vol. 2, p. 181–262.
253. Doumas M, Wing AM, Wood K. Interval timing and trajectory in unequal amplitude movements. *Exp Brain Res.* 2008; Jul;189(1):49-60. doi: 10.1007/s00221-008-1397-6. Epub 2008 May 16. PMID: 18483723.
254. Billon M, Semjen A. The timing effect of accent production in synchronization and continuation tasks performed by musicians and nonmusicians. *Psychol Res.* 1995; 58:206–217
255. Balasubramaniam R, Wing AM, Daffertshofer A. Keeping with the beat: movement trajectories contribute to movement timing. *Exp Brain Res*. 2004; Nov;159(1):129-34. doi: 10.1007/s00221-004-2066-z. Epub 2004 Sep 10. PMID: 15365663.
256. Carson RG. Neuromuscular-skeletal constraints upon the dynamics of perception-action coupling. *Exp Brain Res*. 1996; 110:99–110
257. Lustig C, Shah P, Seidler R, and Reuter-Lorenz PA. Aging, training and the brain: are view and future directions. *Neuropsychol. Rev.* 2009; 19, 504–522. doi: 10.1007/s11065-009-9119-9
258. Anderson S, White-Schwoch T, Parbery-Clark A, and Kraus N. Reversal of age-related neural timing delays with training. *Proc.Natl.Acad.Sci.* 2013; *USA* 110, 4357–4362.doi:10.1073/pnas.1213555110
259. Bamidis PD, Vivas AB, Styliadis C, Frantzidis C, Klados M, Schlee W, i sur. Are view of physical and cognitive interventions in aging. *Neurosci. Biobehav.Rev.* 2014; 44, 206–220.doi:10.1016/j.neubiorev.2014. 03.019
260. Szelag E, and Skolimowska J. Time perception in aging: age- related cognitive and temporal decline is reduced by intensive temporal training. *Procedia Soc.Behav.Sci.* 2014;126, 109–110.doi:10.1016/j.sbspro.2014. 02.332
261. Coull JT, Droit-Volet S. Explicit Understanding of Duration Develops Implicitly through Action. *Trends Cogn Sci.* 2018; Oct;22(10):923-937. doi: 10.1016/j.tics.2018.07.011. PMID: 30266151.
262. Schaefer RS. Auditory rhythmic cueing in movement rehabilitation: findings and possible mechanisms. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2014; Dec

19;369(1658):20130402. doi: 10.1098/rstb.2013.0402. PMID: 25385780; PMCID: PMC4240969.

263. Wittwer JE, Webster KE, Hill K. Effect of rhythmic auditory cueing on gait in people with Alzheimer disease. *Arch Phys Med Rehabil.* 2013; Apr;94(4):718-24. doi: 10.1016/j.apmr.2012.11.009. Epub 2012 Nov 13. PMID: 23159787.
264. Bella SD, Benoit CE, Farrugia N, Keller PE, Obrig H, Mainka S, i sur. Gait improvement via rhythmic stimulation in Parkinson's disease is linked to rhythmic skills. *Sci. Rep*. 2017; 7, 42005
265. Coull JT, Vidal F, Burle B. When to act, or not to act: that's the SMA's question. *Curr. Opin*. *Behav. Sci*. 2016; 8, 14–21
266. Petter EA, Lusk NA, Hesslow G, Meck WH. Interactive roles of the cerebellum and striatum in sub-second and supra-second timing: support for an initiation, continuation, adjustment, and termination (ICAT) model of temporal processing. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2016; 71, 739–755.
267. Coull JT, Nazarian B, Vidal F. Timing, storage, and comparison of stimulus duration engage discrete anatomical components of a perceptual timing network. *J. Cogn. Neurosci.* 2008; 20, 2185–2197.
268. Thaut MH, Rice RR, Braun Janzen T, Hurt-Thaut CP, McIntosh GC. Rhythmic auditory stimulation for reduction of falls in Parkinson's disease: a randomized controlled study. *Clin Rehabil*. 2019 Jan;33(1):34-43. doi: 10.1177/0269215518788615. Epub 2018 Jul 23. PMID: 30033755.
269. Matell MS, Meck WH. Cortico-striatal circuits and interval timing: coincidence detection of oscillatory processes. *Cogn Brain Res*. 2004;21(2):139–70.
270. Merchant H, Harrington DL, Meck WH. Neural basis of the perception and estimation of time. *Annu Rev Neurosci*. 2013;36:313–36.
271. Tsao A, Yousefzadeh SA, Meck WH, Moser MB, Moser EI. The neural bases for timing of durations. *Nat Rev Neurosci*. 2022; Nov;23(11):646-665. doi: 10.1038/s41583-022-00623-3. Epub 2022 Sep 12. PMID: 36097049)
272. Umbach G, Kantak P, Jacobs J, Kahana M, Pfeiffer BE, Sperling M, Lega B. Time cells in the human hippocampus and entorhinal cortex support episodic memory. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2020;Nov 10;117(45):28463-28474. doi: 10.1073/pnas.2013250117. Epub 2020 Oct 27. PMID: 33109718; PMCID: PMC7668099.

273. van Rijn H, Gu BM, Meck WH. Dedicated clock/timing-circuit theories of time perception and timed performance. *Adv Exp Med Biol*. 2014;829:75-99. doi: 10.1007/978-1-4939-1782-2_5. PMID: 25358706.
274. Merchant H, Zarco W, Pérez O, Prado L. & Bartolo R. Measuring time with different neural chronometers during a synchronization-continuation task. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2011;108, 19784–19789.
275. Buonomano DV & Laje R. Population clocks: motor timing with neural dynamics. *Trends Cogn. Sci.* 2010;14, 520–527
276. Buonomano DV. A learning rule for the emergence of stable dynamics and timing in recurrent networks. *J. Neurophysiol.* 2005;94, 2275–2283
277. Emmons E, Tunes-Chiuffa G, Choi J, Bruce RA, Weber MA, Kim Y, Narayanan NS. Temporal Learning Among Prefrontal and Striatal Ensembles. *Cereb Cortex Commun.* 2020; Aug 29;1(1):tgaa058. doi: 10.1093/texcom/tgaa058. PMID: 34296121; PMCID: PMC8152894.
278. Soares S, Atallah BV & Paton JJ. Midbrain dopamine neurons control judgment of time. *Science.* 2016; 354, 1273.
279. Eichenbaum, H. On the integration of space, time, and memory. *Neuron.* 2017;95, 1007–1018.
280. Moser EI, Kropff E, Moser MB. Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system. *Annu Rev Neurosci.* 2008; 31:69–89. [PubMed: 18284371]
281. Eichenbaum H. Memory on time. *Trends Cogn Sci*. 2013; Feb;17(2):81-8. doi: 10.1016/j.tics.2012.12.007.
282. Manns JR, Howard M, & Eichenbaum H. Gradual changes in hippocampal activity support remembering the order of events. *Neuron.* 2007; 56, 530–540
283. Eichenbaum H. Time cells in the hippocampus: a new dimension for mapping memories. *Nat Rev Neurosci.* 2014; Nov;15(11):732-44. doi: 10.1038/nrn3827. Epub 2014 Oct 1. PMID: 25269553; PMCID: PMC4348090.
284. Lehn H, Steffenach HA, van Strien NM, Veltman DJ, Witter MP, Håberg AK. A specific role of the human hippocampus in recall of temporal sequences. *J Neurosci.* 2009; 29:3475–3484. [PubMed: 19295153]
285. Ekstrom AD, and Bookheimer SY. Spatial and temporal episodic memory retrieval recruit dissociable functional networks in the human brain. *Learn. Mem.* 2007; 14, 645–654.

286. Mayes AR, Isaac CL, Holdstock JS, Hunkin NM, Montaldi D, Downes JJ, i sur. Memory for single items, word pairs, and temporal order of different kinds in a patient with selective hippocampal lesions. *Cogn. Neuropsychol*. 2001;18, 97–123.
287. Jensen O, and Lisman JE. Hippocampal sequence-encoding driven by a cortical multi-item working memory buffer. *Trends Neurosci.* 2005; 28, 67–72.
288. Hsieh LT, Gruber MJ, Jenkins LJ, Ranganath C. Hippocampal Activity Patterns Carry Information about Objects in Temporal Context. *Neuron*. 2014; 81:1165–1178. [PubMed: 24607234]
289. Lipton PA, Eichenbaum H. Complementary roles of hippocampus and medial entorhinal cortex in episodic memory. *Neural Plast*. 2008; 2008:258467. [PubMed: 18615199].
290. Kraus BJ, Robinson RJ, White JA, Eichenbaum H, & Hasselmo ME. Hippocampal 'time cells': time versus path integration. *Neuron.* 2013; 78, 1090–1101.
291. Ravassard P, Kees A, Willers B, Ho D, Aharoni DA, Cushman J, i sur. Multisensory control of hippocampal spatiotemporal selectivity. *Science.* 2013;340, 1342–1346
292. Kraus BJ, Brandon MP, Robinson RJ, Connerney MA, Hasselmo ME, Eichenbaum H. During running in place, grid cells integrate elapsed time and distance Run. *Neuron*. 2015; 88:578–589. [PubMed: 26539893]
293. Paton JJ, Buonomano DV. The Neural Basis of Timing: Distributed Mechanisms for Diverse Functions. *Neuron*. 2018; May 16;98(4):687-705. doi: 10.1016/j.neuron.2018.03.045. PMID: 29772201; PMCID: PMC5962026.
294. Karmarkar UR, and Buonomano DV. Timing in the absence of clocks: Encoding time in neural network states. *Neuron.* 2007; 53, 427–438.
295. Tsao A, Sugar J, Lu L, Wang C, Knierim JJ, Moser MB, i sur. Integrating time from experience in the lateral entorhinal cortex. *Nature.* 2018; 561, 57–62 https://doi.org/10.1038/s41586-018-0459-6

11. ŽIVOTOPIS

Ivan Šerbetar rođen je 15.12.1963. godine u Ludbregu. Diplomirao je, magistrirao i doktorirao na Kineziološkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu. Zaposlen je na Učiteljskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu gdje izvodi nastavu na odgojiteljskom i učiteljskom studiju. Uključujući radove u znanstvenim časopisima i zbornicima radova do sada je objavio više od pedeset radova. Izlagao je na više od 20 konferencija u inozemstvu i otprilike toliko domaćih znanstvenih i stručnih konferencija. Član je udruga *European College of Sports Science, The International Society of Motor Control i* Hrvatskog društva za neuroznanost.