

Zaman Algısının Nöral ve Psikolojik Modelleri Bağlamında Öznel Zamanın Görsel Mekanizmalarına Dair Bir Kuram

Didem Alaşhan¹, İnci Ayhan²

Alaşhan, D. ve Ayhan, İ. (2021). Zaman algısının nöral ve psikolojik modelleri bağlamında öznel zamanın görsel mekanizmalarına dair bir kuram. *Nesne*, 9(20), 396-417. DOI: 10.7816/nesne-09-20-11

Anahtar kelimeler

Görsel algı, zaman algısı, görsel beyin

Keywords

Visual perception, time perception, visual brain

Öz

Görsel sistem için bilgiyi zamana bağlı boyutta işlemek gerek süre aralıkları ve harekete dair etkin bir temsil oluşturabilmek, gerekse görsel olaylar arasında “A olayı B olayından önce gerçekleşmiştir” gibi zamansal bir sıralandırma yapabilmek açısından önemlidir. İnsan, zamansal bilgiyi mikrosaniyeden 24 saatlik biyolojik döngülere değin oldukça geniş bir zaman ölçeğinde işlemler. Zamansal işlemenin beyinde merkezi ya da dağıtık bir sistem ile mi gerçekleştiği, farklı zaman ölçekleri için farklı mekanizmaların sorumlu olup olmadığı ve farklı modalitelerin, örneğin duyuşal ve motor modaliteler için bu mekanizmaların farklılaşp farklılaşmadığı zaman algısı alanının başlıca sorularıdır. Bu derlemenin hedefinde milisaniye ölçeği ve bu ölçeğin işlenmesinden sorumlu görsel zamansal mekanizmalar vardır. Zaman algısı literatüründe en kabul gören model, beyinde duyularüstü, merkezi bir saat olduğunu ve zaman algısında oluşan yanılsamaların, canlının uyarılmışlığında oluşan değişikliklerle açıklanabileceğini öne sürmektedir. Ancak Johnston ve arkadaşlarının (2006) başlatıp, bu derlemenin yazarlarından birinin de içinde bulunduğu araştırmalar silsilesi görsel alanın belli bir bölgesini hareket ya da titreşime adapte ederek yalnızca o bölgede algılanan zamanın değiştirilebileceğini ortaya koymuştur. Zaman, hareket ve uzam arasındaki bu ilişki beyinde zamanın duyulardan soyutlanmış merkezi bir sistemle değil, dalga boyu ya da hareket gibi uyarının duyuşal bir özelliğiymişçesine kodladığını göstermektedir.

A Theory on The Vision-based Mechanisms of Subjective Time Within The Context of The Neural and Psychological Models of Time Perception

Abstract

Temporal processing is crucial for interval, duration and motion discrimination, as well as the ability to order events. Humans process temporal information over a large scale ranging from microseconds to daily circadian rhythms. The basic questions in the time perception literature include whether timing is centralized or distributed in the brain and whether different time scales or modalities (such as sensory or motor) are processed by different neural mechanisms. In this review, focus will be on visual timing in the millisecond range and the underlying temporal mechanisms. The classical model of a supramodal centralised clock, in which scaling between real and apparent time is accomplished by a change in the arousal level, has been challenged by our evidence, following Johnston et al. (2006), that the apparent duration can be manipulated in a local region of visual field by adaptation to motion or flicker and that the effects of temporal frequency adaptation on perceived duration and perceived temporal frequency are dissociable. The relationship between time, motion and space supports the idea that time is an attribute of a visual stimulus like any other low level features such as color or motion, which we suggest may imply a time pathway in the brain.

Makale Bilgisi

Geliş tarihi: 31 Ekim 2020

Düzeltilme tarihi: 28 Şubat 2021

Kabul tarihi: 21 Nisan 2021

Yazar Notu: Bu çalışma TÜBİTAK 218K282 nolu projenin desteği ile tamamlanmış olup yazarlar TÜBİTAK’a teşekkürlerini sunmaktadırlar.

DOI: 10.7816/nesne-09-20-11

¹ Yüksek Lisans Öğrencisi, Boğaziçi Üniversitesi, Bilişsel Bilim MA Programı, didem.alashan.ff(at)gmail.com, ORCID: 0000-0002-9957-3356

²Dr. Öğr. Üyesi. Boğaziçi Üniversitesi, Psikoloji Bölümü, inci.ayhan(at)boun.edu.tr, ORCID: 0000-0002-5726-1119

Tüm duyuşsal uyarıların uzam-zamansal (spatio-temporal) bileşenleri vardır. Öyle ki, gerek uzayda gerekse zamanda belirli bir yer kaplarlar. Uzamsal bilgi söz konusu olduğunda retina üzerinde sıkı sıkıya sıralanmış fotoreseptörler uyarının uzamsal konumunu retinal koordinat sisteminde kodlayabilir. Ne var ki zamansal örüntüye seçici olarak yanıt verebilecek benzer bir fizyolojik düzenek yoktur. Zamanı algılamak için özelleşmiş böylesi belirgin bir duyargacın olmayışı zaman algısının nöral temellerini tartışmalı kılmıştır. Literatürde kabul görmüş görece geleneksel zamanlama modelleri, görme, işitme, dokunma gibi farklı duyu modalitelerindeki uyarıların tümü için tekil, genelgeçer bir içsel saat düşüncesi etrafında şekillenmiştir. Oysa son yirmi yılda sayıları giderek daha da artmış olan zaman algısı çalışmaları bu duyularüstü saat düşüncesini sorgulamaya itecek bulgular sunmuş, göz hareketleri (Morrone ve ark., 2005; Rose ve Summers, 1995; Yarrow ve ark., 2001) ya da belli bir modaliteye özgü uyarın özelliklerine (Ayhan ve ark., 2011; Curran ve Benton, 2012; Johnston ve ark., 2006; Terao, ve ark., 2008) has zaman yanılsamaları olabileceğini göstermiştir. Bu çalışmalar, zaman aralıklarının işlenmesinde aralığı belirleyen uyarıların hangi duyu modalitesinde kodlu olduğunun önemini açığa çıkarmaktadır. Örneğin, Morrone ve arkadaşları (2005), balistik göz hareketleri olan sakkadlar sırasında ekranda gösterilen görsel uyarının öznel zamanının kısaldığını, ancak işitsel uyarıların algılanan zamanında sakkadlara bağlı böyle bir sapmanın olmadığını göstermişlerdir. Zamansal işleme ve duyu modaliteleri arasındaki bu ilişkiyle uyumlu olacak şekilde konuyla ilgili araştırmalar, zamansal işleme işlevine beyindeki duyu bölgelerinin de dahil olduklarını ortaya koymuşlardır (Buetti ve ark., 2008; Buetti ve ark., 2008; Ghose ve Maunsell, 2002).

2006 yılında *Current Biology* dergisinde çıkan ufuk açıcı makalelerinde Johnston ve arkadaşları, görsel alanın belli bir bölgesini yüksek zamansal frekanslı bir salınım hareketi ya da ışık titreşimine adapte etmiş, adapte edilen bölgede hemen sonra beliren dinamik uyarıların algısal zamanında bir kısalma meydana geldiğini göstermişlerdir. Psikofiziksel yöntemler kullanılarak yürütülen bu çalışma, öznel zamanın görsel alanın farklı alanlarında farklılaşabildiğine, altında yatan mekanizmaların uzama bağlı olarak adapte edilebileceğine, dolayısıyla zamansal algı sisteminin merkezi değil, dağınık olabileceğine işaret etmektedir. 2000'li yıllar boyunca bu derlemenin yazarlarından birinin de dahil olduğu takip edici deney serileri zamansal adaptasyon sonrasında lokal zamanda meydana gelen bu farklılaşmayı erken-seviye görsel mekanizmalarla ilişkilendirmiş (Ayhan, ve ark., 2009; Ayhan ve ark., 2011; Bruno ve ark., 2010; Bruno ve ark., 2011) görsel sistemde var olan kontrast kazanım (contrast gain) mekanizmasının zaman algısında rol oynayabileceğini (Bruno ve Johnston, 2010) ortaya koymuştur. Bu araştırma dizisi, dış uyarıların zamanının kodlanmasında zamanı soyut bir özellik olarak ele alan merkezi bir işleyişi reddeder. İçsel saati yanırlayan bulgular çerçevesinde şekillenen kuramda, zaman da tıpkı renk ya da hareket gibi duyuşsal uyarının bir özelliğı olup, çevresel (periferik) nöral sistemlerce kodlanmakta ve uyarın özelliklerine adaptasyonla belli bir görsel alanda (lokal olarak) değiştirilebilmektedir (Nishida ve Johnston, 2002).

Görsel sistemin bileşenlerini anlayabilmeye dair son 60-70 yılda kayda değer bir gelişim gösterilmiştir. Görsel beynin anatomik ve işlevsel özelleşmesine dair bugün bildiklerimiz şekil, hareket, renk gibi duyuşsal uyarının farklı görsel özelliklerinin anatomik olarak farklı beyin bölgelerinde işlendiğini ortaya koymuştur. Eğer ki zaman da renk ve hareket gibi duyuşsal bir özellikse zamanı işlemek için de retinadan beyne bir yolak olduğu düşünülebilir. Bu derlemede öncelikle zaman algısı çalışmalarındaki genel soru ve kuramlara yoğunlaşılacak, modellerin açıkladığı davranışsal bulgular ve öne sürülen nöral mekanizmalar gözden geçirilecek, sonrasında çalışmamız çerçevesinde ortaya koymuş olduğumuz bu zaman yolağı fikri detaylandırılacaktır.

Farklı zaman ölçekleri için farklı mekanizmalar

İnsanlar zamansal bilgiyi mikrosaniyeden günlük sirkadyan ritimlere uzanan geniş bir ölçekte işlerler. Biyolojik zamanlama, muhtemelen farklı nöral temellere sahip oldukları düşünülen 4 farklı zaman skalasında sınıflandırılır: mikrosaniye, milisaniye, saniye ve sirkadyan ritimler (Buonomano, 2007; Buonomano ve Karmarkar, 2002; Mauk ve Buonomano, 2004). Sirkadyan ritimlerin işleyişi, rastlantısal anlarda başlayıp biten ve doğal periyodik bir örüntüyle eşzamanlılık göstermeyen kısa süreli zaman ölçeklerinden farklı olarak daha az esneklik gösteren (Örneğin, jet-lag fenomeni) biyolojik saatlerce düzenlenir (Derleme için bkz Ayhan ve Canbeyli, 2018). Mikrosaniye ölçeğinde zamansal işleme ise insanda en çok ses lokalizasyonunda önemli olup, bu konuda giderek daha da genişleyen bir literatür oluşmuştur (Derleme için bkz Joris ve Yin, 2007; Phillips, 2008).

Milisaniye ve saniye ölçeklerindeki zamansal işlemlerin ardında yatan mekanizmalar, mikrosaniye ya da sirkadyan ritimlerin ardında yatan mekanizmalara nazaran daha az çalışılmıştır. Oysa ki milisaniye ölçeğinde gerçekleşen zamansal işleme konuşma, konuşmayı tanıma, motor koordinasyon ve hareket algısı gibi pek çok algısal ve motor etkinlikte önemli rol oynamaktadır. Zamana bağlı sinyallerin beyinde nasıl işlendiğine dair yürütülen araştırmalardan ortak bir sonuca varılırken karşılaşılan sorunlardan biri, farklı çalışmaların zamansal işlemenin farklı ölçülerine yoğunlaşmış olmalarıdır. Örneğin, zamansal sıralama ödevlerinde ardı ardına verilmiş uyaranlar arasında algılanan zamansal sıra değerlendirilir (Örneğin, “Hangi uyaran daha önce belirdi?”). Performans, iki olayın zamanda doğru bir şekilde konumlandırılabilmesi için gereken en küçük zaman aralığını belirten zamansal sıralama eşik değeriyle ölçülür. Bu ödevlerde önemli rol oynayan etmen, algının zamansal çözünürlüğünü belirleyen ve görsel girdilerin birleştirildiği frekans olan zamansal entegrasyon hızıdır. Birleşme eşik değerinin altında, birbirinin aynısı iki uyaran farklı addedilemez ve tek bir algısal çıktıya dönüştürülür. Zamansal sıralama ödevlerinden farklı olarak zaman aralıklarının değerlendirildiği ödevlerde analiz edilense geçen süredir (Örneğin, “Hangi uyaran ekranda daha uzun süre kaldı?”). Bir olayın zamandaki sürekliliğinin ya da iki olay arasındaki zaman aralığının değerlendirildiği bu yargılar zaman algısı açısından temel bir niteliğe sahiptir.

İnsanlar, zamanı 2 şekilde işlerler: Duyusal ve motor ödevler hayatta kalım için oldukça önemli örtük (implicit) zaman yargıları içerirken, bu makalenin de odağındaki açık (explicit) zamanlama etkinliklerinde katılımcılar, zaman aralıklarının uzunluklarına özgü yargılarda bulunurlar. Zaman algısı paradigmalarını sınıflandırmaya yönelik bir diğer ayrım ise ileriye yönelik (prospektif) ve geriye dönük (retrospektif) zaman tahminleridir. İleriye yönelik paradigmada, zamansal özellikleri hakkında yargıda bulunulacak olan uyaran ya da olayın gerçekleşme süresi boyunca kişi, zamana yönelik yargıda bulunacağını farkındadır. Geriye dönük paradigmada ise kişiye zamana dair yargıda bulunacağı olay gerçekleştikten sonra bildirilir. İlk durumda dikkat zamana verildiğinden zaman daha yoğun deneyimlenirken, ikinci durumda devreye hafıza girer (Zakay ve Block, 2004). Dolayısıyla, ileriye yönelik ve geriye dönük zaman algısındaki bilişsel süreçlerin farklılaştığı öne sürülmüş, geriye dönük zaman algısı daha çok bellek mekanizmaları ile açıklanmıştır (Block ve Zakay, 1997; Hicks ve ark., 1976). Bu derlemede gözden geçirilecek modeller ileriye yönelik zaman algısı ile ilişkilidir.

Milisaniye ve saniye ölçeklerinde zamanlama

Görece uzun zaman aralıklarına yönelik tahminlerde bulunurken aralığı daha küçük parçalara bölerek parçalama gibi analitik stratejiler kullanmanın etkin bir yöntem olduğu bilinmektedir (Hicks ve Allen, 1979; Wearden ve ark., 1997). Oysa ki Fraisse (1984), zaman algısına dair kapsamlı derleme

makalesinde 2-3 saniye ve altındaki kısa zaman aralıklarının değerlendirilmesinde belleğin müdahil olmadığını, dolayısıyla bu ölçekte gerçekleşen zamansal yargıların bilişsel süreçlerin kontrolünde değil, otomatik, paralel ve algısal olduğunun altını çizmiştir (Lewis ve Miall, 2003; Rammsayer, 1999). Bu görüşle uyumlu olacak şekilde, beyinciğin transkraniyal manyetik stimülasyon (TMS) yöntemiyle tesirsiz bırakılması zamanlama ödevlerinde saniye-üstü ölçekte değil de milisaniye ölçeğinde bozulmalara yol açarken, aynı yöntemle sağ dorso-lateral prefrontal korteksin tesirsiz bırakılması performansı yalnızca saniye ölçeğindeki zamanlama ödevlerinde bozmuştur (Fierro ve ark., 2007; Jones ve ark., 2004; Koch ve ark., 2007; Lee ve ark., 2007). Ancak iki farklı zamanlama mekanizmasının ayrıştığı eşiği saniye-altı ve saniye-üstü olarak belirlemenin kimi zaman yanıltıcı olabileceğinin de altını çizmekte fayda vardır. Zira yapılan araştırmalar, ayrışmanın gerçekleştiği kritik zaman eşiğinin sunulan uyarının duyuşal özelliklerine, deney paradigmasına ve zaman aralığını tahmin etmede kullanılan yöntemle göre değişkenlik gösterebildiğini ortaya koymuştur (Lewis ve Miall, 2006; Petter ve ark., 2016; Rammsayer, 1999). Örneğin, Kagerer ve arkadaşlarının (2002) zaman aralığını yeniden üretme (temporal reproduction) yöntemi kullanarak yürüttükleri bir çalışmada sol anteriör ve posteriör kortikal lezyona sahip hastalara 1-5.5 saniye arası farklı zaman aralıklarında görsel ve işitsel deney uyarıları sunulmuş, sonrasında beliren bir test uyarısının zamanını deney uyarısının zamanıyla eşleştirecekleri şekilde klavyedeki bir tuşu kullanarak yeniden üretmeleri istenmiştir. Çalışmanın sonuçlarında 2-3 saniyenin altındaki sürelerle dair tahminler lezyonların sağ ya da sol hemisferde bulunmasına göre değişkenlik göstermezken, sağ hemisferik lezyonlara sahip olan hastaların 3 saniyenin üzerindeki deney uyarılarının zamanını daha kısa algıladıkları bulunmuştur. Kagerer ve arkadaşları, bu sonuçlar bağlamında zaman tahminlerinde sağ hemisferin baskın olduğunu öne sürmüşlerdir. Benzer şekilde Ulbrich ve arkadaşlarının (2007) sağlıklı katılımcıları zamanı yeniden üretme ödevinde test ettiği davranışsal bir çalışmada da kısa ve uzun süreli zamanlama mekanizmalarının ayrıştığı zaman aralığı yine 2-3 saniye arasında bulunmuştur. İlginç olarak yazarlar, bu çalışmada Corsi Block testi kullanarak işleyen bellek kapasitesini de ölçmüşlerdir. 1 ve 2 saniyelik uyarılar için işleyen bellek kapasitesi ve uyarının sunulduğu duyu kanalının etkisi görülmemişken, daha uzun sürelerde (3, 4 ve 5 saniye) işleyen bellek kapasitesi ile algılanan zaman arasında pozitif bir ilişki/korelasyon gözlemlenmiştir.

Derlemenin son kısmında detaylandırdığımız beyinde bir zaman yolağı kuramımız kısa süreli, milisaniye ölçeğinde gerçekleşen olayların ardında yatan zamansal mekanizmalara ışık tutmayı hedeflemektedir. Bu ölçekte zaman, geçen sürenin bilişsel bir tahmininden ziyade duyuşal bir olayın algısal tanımının bir parçasıdır.

Beyinde zamansal işleme: Merkezi mi yoksa dağıntık bir sistem mi?

Zaman algısına yönelik temel sorulardan biri zamansal işlemenin mekanizmalarının beyinde merkezi mi yoksa uyarın modalitesi ve yargıda bulunulacak sürenin uzunluğuna bağlı olarak değişebilen dağıntık bir sistem mi olduğudur (Buonomano ve Karmarkar, 2002; Ivry ve Spencer, 2004; Mauk ve Buonomano, 2004). Eğer ki zamanlama beyindeki merkezi bir sistemin işleviyse, somatosensoriyel, işitsel, görsel ya da motor modalitelerde tanımlı uyarıların farklı süre aralıklarını ayırmak için aynı nöral mekanizmanın devreye girmesi beklenir. Bunun aksine eğer ki zamanlama beyindeki dağıntık bir sistemin ürünüyse uyarın modalitesi ve ödevin mahiyetine göre farklı beyin bölgelerinde etkinlik gözlemlenecektir.

Geleneksel zamanlama modelleri tüm duyu modalitelerinin aynı işsel saati kullandıklarını öne sürmektedir. Örneğin, gözler saatin yelkovanına ilk çevrildiğinde zamanın bir süreliğine durmuşçasına algılandığı kronostazis isimli zaman yanılsaması (Yarrow ve ark., 2001) yalnızca görsel modalitede değil işitsel uyarıların farklı kulaklara verilip iki uyarın arasındaki zamanın değerlendirilmesinin istendiği bir

paradigmada işitsel modalitede de gösterilmiş, bu bulgular modaliteden bağımsız olarak uyarılmışlık halinin zaman algısı üzerindeki rolüyle açıklanmıştır (Hodinott-Hill ve ark., 2002). Buna müteakip, işitsel, görsel ve dokunsal modalitelerdeki kronostazis etkisinin istemli motor hareketle açıklanamayacağı ve uyarının uzamsal konumundaki değişiklikten bağımsız olduğu da ortaya konarak uyarılmışlığın zaman algısı üzerindeki etkisi tezi desteklenmiştir (Alexander ve ark., 2005). Ancak Yarrow ve arkadaşları (2004) kronostazis etkisinde uyarılmışlığın değil, zamanlamaya başlama süresindeki farklılığın belirleyici olduğunu göstererek bu düşüncüyü sorgulamışlardır. Bu çalışmanın bulguları, kronostazis'in görsel modaliteye, özellikle de göz hareketlerine özgü bir yanılsama olduğunu öne süren öncel çalışmaları desteklemiştir (Rose ve Summers, 1995; Yarrow ve ark., 2001).

Kronostazis özelinde de görüldüğü üzere her ne kadar literatürdeki bulgular çoğu kez çelişkili olsa da son 20 yılda ortaya konan çalışmalar zamanlamanın görsel (Johnston ve ark., 2006; Morrone ve ark., 2005), işitsel (Buetti ve ark., 2008) ve motor modalitelerde (Jantzen ve ark., 2005) modalitelere özgü farklı mekanizmalarla kontrol edildiğini ortaya koymaktadır. Örneğin, çoklu-duyusal uyarıların zaman algısını araştıran çalışmalar görsel uyarıların zamanının işitsel modalitede sunulan eşit zamanlı bir uyarana göre daha kısa algılandığını göstermektedir (Penney ve ark., 2000; Ulrich ve ark., 2006a; Walker ve Scott, 1981). Kimi araştırmacılar, gözlemlenen bu etkiyi merkezi saat kuramı çerçevesinde içsel saatin salıngacının işitsel ve görsel uyarılar için farklı frekanslarda atım (tik) ürettiğini öne sürerek açıklamışlardır (Droit-Volet ve ark., 2007; Penney ve ark., 2000; Wearden ve ark., 1998). Oysa ki van Wassenhove ve arkadaşları (2008), bu duyulararası farkların ancak modalitelere özgü salıngaç ve akümülatörler barındıran dağınık bir saat modeliyle açıklanabileceğini savunmuştur. Nitekim kimi duyulararası zamanlama çalışmalardan gelen veriler de merkezi bir saattense böylesi dağınık bir sistemi desteklemektedir. Tipik bir duyulararası süre ayırıştırma ödevinde katılımcılar denemeler boyunca standart kalan bir süreyi (örn. 200 milisaniye) değişken bir süreye (standart $\pm \Delta t$) karşılaştırırlar. Bu standart ve değişken süreleri belirleyen başlangıç ve bitiş sınırları işitsel bir ton ya da görsel bir flaş gibi farklı modalitelerde kodlu uyarılarla işaretlenir. Δt katılımcının performansına bağlı olarak denemeler boyunca farklı değerler alır. Deney sonunda veriye bir psikometrik fonksiyon oturtularak fark eşik değeri hesaplanır. Yapılan araştırmalar, sınırları farklı duyusal uyarılarla işaretlenmiş aralıkların zamansal ayırımsama eşik değerlerinin aynı duyusal uyarılarla işaretlenmiş aralıkların eşik değerlerine göre anlamlı şekilde daha yüksek olduğunu, diğer bir deyişle, duyulararası değerlendirmelerde duyarlılığın azaldığını göstermiştir (Grondin ve Rousseau, 1991; Rousseau ve ark., 1983; Ulrich ve ark., 2006a). Eğer ki farklı modaliteler aynı saati kullanıyor olsalardı sistemin farklı kanallardan gelen sinyallere eşit duyarlılıkta olması beklenirdi. Zamansal ayırımsama performansının modalitelerarası uyarı tiplerinde düşüyor olması farklı modaliteler için farklı mekanizmaların işlediği dağınık bir modeli düşündürmektedir. Bu düşünceyle uyumlu olarak bu derlemenin odağında, görsel sisteme özgü zaman algısı mekanizmalarına odaklanmış modeller yer almaktadır.

Görsel sistemde zaman algısı: Farklı modeller

Zaman algısı literatüründe sorgulanan sorulardan biri de zamanı işlemeye yönelik olarak sinir sisteminde adanmış bir mekanizma mı olduğu yoksa zamansal bilginin temsiline nöral aktivitelerin bir yan ürünü olarak mı oluşturulduğudur. Bu bölümde zamansal işleyişleri açıklamaya yönelik başlıca modellere, sırasıyla içsel saat modeli, ritim düzenleyici nöronlar modeli, zamana bağlı nöral ağ modeli ve harcanan enerjiye bağlı zamanlama modeline yer verilecek, bu modellerin açıkladığı davranışsal bulgular ve öne sürülen nöral mekanizmalar gözden geçirilecektir.

a. İçsel saat modeli

İlk olarak Creelman (1962) ve Treisman (1963) tarafından ortaya konmuş olan içsel saat modeli psikolojik zamanın bir salıngaç ve kalibrasyon biriminden oluşan bir mekanizma ile işlendiğini öne sürer. Bu modelde, çeşitli içsel ve dışsal etkenlere bağlı olarak bir kalibrasyon birimi tarafından ayarlanan sabit bir frekansta üretilen atımlar (tikler) kayıt tutucu bir biriktiricide (akümülatörde) biriktirilir. Değerlendirilecek süre sonunda biriktiricide birikmiş olan atımlar sayılarak ne kadar süre geçmiş olduğuna dair bir karara varılır (Treisman, 1963). Örneğin, atımları 40 Hz'lük bir frekansla oluşturan bir salıngaç sisteminde 300 milisaniye sonunda biriktiricide 12 atım oluşurken, 400 milisaniye sonunda atım sayısı 16'ya ulaşır. Farklı süre aralıkları, bu farklı atım sayıları arasında bir karşılaştırma yapılarak kıyaslanır (Ivry, 1996). İçsel saat modeli ortaya ilk konduğunda erken dönem çalışmalar daha çok salıngaç ve biriktirici bileşenlerine odaklanmış olsalar da ilerleyen dönemlerde zamansal bilginin işlenmesinde dikkat, bellek ve karar verme gibi diğer bilişsel süreçlerin de katkıda bulundukları göz önünde bulundurulmaya başlanmıştır. Skaler beklenti kuramı, güvercin ve sıçanlarla yapılan hayvan öğrenmesi çalışmalarından gelen verileri kullanarak hayvanlarda zamansal işlemlemeyi açıklamak üzere geliştirilmiş bir içsel saat modelidir (Gibbon, 1977; Gibbon ve ark., 1984). Bu modele göre bir zaman aralığının işlenmesi saat, bellek ve karar verme-karşılaştırma evrelerinden oluşmaktadır. Saat evresinde merkezi bir salıngaç sinyalin başlamasından itibaren ortalama 200 milisaniye aralıklarla atımlar oluşturur. Bu atımlar, bir anahtardan geçerek biriktiriciye aktarılır. Sinyalin sonlanmasıyla anahtar açılır ve salıngaç ile biriktirici arasındaki bağlantı kesilir. Biriktiricide biriken atımlar işleyen belleğe aktararak uzun süreli bellekteki referans zamansal değerler ile karşılaştırılır ve sinyalin zamanına dair bir karara varılır. İlk olarak hayvanlarda zamanlama ve ödül beklenti zamanları için kullanılan bu modelin insanlardaki daha karmaşık davranışları ve zaman yanılsamalarını açıklamakta yetersiz kaldığını öne süren Zakay ve Block (1995), modelde salıngaç ve biriktirici arasında kalan anahtara ek olarak dikkat ile modüle edilen bir geçit bileşeni eklemiştir. Bu revize modelde zamana daha çok dikkat verildiğinde geçit daha geniş bir şekilde açılacak, bu şekilde biriktiriciye daha çok tik / atım geçecektir. Keyif alınan etkinlikler sırasında dikkat zamandan çekileceği için biriktiricide daha az atım birikecek, algılanan zaman kısalacaktır. Modeldeki salıngacın atım üretim hızı, geçit ve anahtarın dikkatle değişebilen kapanıp açılma zamanlaması ve bellek mekanizmasının farklı şekillerde modüle edilebilmesi zaman algısında ortaya çıkan yanılsamaları açıklamak için kullanılan değişkenlerdir. Örneğin, saat bileşeninin hızı vücut ısısına, uyarılmışlık seviyesine ve sinyalin ait olduğu duyu tipine göre değişkenlik gösterebilir. (Cheng ve ark., 2016; Meck, 1983; Penney ve ark., 2000; Wearden ve Penton-Voak, 1995).

Zaman algısındaki kimi yanılsamalar, içsel saatin hızından bağımsız olarak dikkat ve belleğin sınırlı kapasiteleriyle açıklanmıştır. Öyle ki, zamanlanması istenen uyarın sunulurken, yani zamansal bilginin henüz kodlanma aşamasında, katılımcıya ikinci bir ödev daha verildiğinde uyarının süresi daha kısa algılanırken, aynı ek ödev yeniden üretme aşamasında verildiğinde uyarının süresi daha uzun algılanmaktadır (Fortin ve Rousseau, 1998; Zakay, 1993). Zakay bu bulguyu, uyarın kodlanırken dikkatin ikincil göreve kayması nedeniyle biriktiricide daha az sayıda atım biriktiği teziyle açıklamıştır. Dikkat başka bir ödevde yeniden üretim aşamasında verildiğindeyse biriktiricideki atımların sayımı için daha uzun bir zaman harcanacağından uyarın süresi daha uzun üretilmektedir (Zakay ve Block, 1997). Bellek ile içsel saat arasındaki ilişkiye dair Fortin ve Rousseau (1998) biriktiricinin işleyen belleğin bir parçası olduğu ve işleyen belleğin (ya da kısa süreli belleğin) zaman tahminini kontrol ettiği fikrini ortaya atmıştır. Bu anlayışta, gözlemlenen yanılsamalar işleyen belleğin ikincil görev ile artan yükünün birikim (akümülyasyon) sürecinde kesintilere neden olmasıyla açıklanmaktadır.

İçsel saat modelinin farklı bileşenlerinin nöral karşılıklarını bulabilmek adına pek çok araştırma yapılmıştır. Lezyon ve beyin görüntüleme teknikleri kullanılan birçok zamanlama çalışmasında bazal gangliyon ve beyincığın etkinlikleri bu iki bölgenin zamansal bilgiyi işlemeye yönelik bir takım işlevleri olduğunu göstermiştir. Beyincik daha çok milisaniye skalasında motor zamanlama ile ilişkilendirilirken, bazal gangliyonun daha çok kısa zaman aralığı tahmini görevlerinde devreye girdiği öne sürülmüştür (Ivry, 1996). Motor zamanlama haricinde kısa ses aralıklarının sürelerini ayırt etme gibi algısal görevlerde de etkin olan beyincik, hassas zamanlama gerektiren ödevlerde zamansal bilginin işlenmesinde önemli bir görev üstlenir (Ivry ve Keele, 1989; Ivry ve Spencer, 2004). Nitekim beyincikteki bir anomali ya da tümörün varlığı zamansal sapmayı da arttırabilir (Harrington ve ark., 2004; Schlerf ve ark., 2007). Parkinson hastaları ve beyincik anomalisi olan hastalarla yapılan çalışmalarda beyincik anomalisine sahip hastaların Parkinson ve diğer hasta gruplarına göre daha kötü bir performans gösterdiği ortaya konulmuştur (Beudel ve ark., 2008; Ivry ve Keele, 1989). Bazal gangliyonlardaki lezyonlardan kaynaklandığı düşünülen Parkinson hastalarının ve beyincik anomalisine sahip hastaların performanslarındaki bu farklılık bu iki beyin bölgesinin zaman algısı ve zamanlamadan sorumlu farklı mekanizmalarda görev aldığı görüşünü desteklemektedir.

Araştırmalar, bazal gangliyonun zamanı işlemedeki rolünün burada üretilen dopamin düzeyiyle alakalı olduğunu öne sürmüştür (Derleme için bkz. Marinho ve ark., 2018). Bazal gangliyonun substantia nigra pars kompakta bölgesinde dopamin üreten nöronların kaybıyla karakterize olan Parkinson hastalığında hastaların zamanı daha uzun algılaması dopamin seviyesinin içsel saatin hızını değiştirdiği fikrini düşündürmüştür (Malapani ve ark., 1998). Bu savda dopamin seviyesinin yükselmesi içsel saatin hızlanıp zamanın daha kısa algılanmasına sebep olurken, dopamin seviyesinin azalması tersi bir etki yaparak içsel saati yavaşlatır ve zamanın daha uzun algılanmasıyla sonuçlanır. Bunu destekler şekilde farmakolojik çalışmalar dopamin agonistlerinin zaman algısında bir kısalmaya, dopamin antagonistlerininse öznel zamanda uzamaya sebep olduklarını göstermiştir (Golombek ve ark., 2014; MacDonald ve Meck, 2005).

Dopaminin öznel zamanın uzayıp kısalmasına neden olabildiğine ek olarak zamana duyarlılığı etkileyebildiğine yönelik bulgular da vardır. Örneğin, farelerle yapılmış olan bir saniye ölçeğinde zaman aralığı sınıflandırması çalışmasında substantia nigra pars kompakta bölgesindeki dopamin nöronlarının farmakogenetik baskılanması zamana karşı hassasiyeti azaltmış, diğer bir deyişle aynı fiziksel süredeki bir olaya farklı denemelerde değişken cevaplar verilmesine yol açmıştır (Soares ve ark., 2016). Aynı çalışmada, dopamin nöronlarının optogenetik yöntemlerle etkin hale getirilmesi zamanın daha kısa algılanmasına yol açarken, bastırılması zamanın olduğundan daha uzun algılanması ile sonuçlanmış, bu bulgular dopaminin zaman algısına doğrudan etkisini göstermiştir. Dopaminin zaman algısına yalnızca içsel saati hızlandırarak ya da yavaşlatarak değil, dikkat durumunu değiştirerek de etkiliyor olabileceğine dair görüşler vardır. Dikkatin zamansal işlemede salıngaç ve sayaç arasındaki geçitin işlevselliğini manipüle ederek biriktiriciye daha çok ya da daha az tik birikmesine sebep olabileceğine ya da içsel saat hızının zamana yöneltilen dikkat ile değişkenlik gösterebileceğine nörobiyolojik kanıt olarak dopamin nöronlarının ateşlenme hızının gerçekleşecek bir olayın sonucunun belirsizliğine bağlı olduğu bulgusu verilmiştir (Fiorillo ve ark., 2003). Yöneltilen dikkatin gerçekleşecek olayın belirsizliği ile orantılı olması, dopamin seviyesinin de dikkat ile orantılı olabileceğini göstererek içsel saat hızında dopaminden kaynaklı değişimlere işaret etmektedir (Matell ve Meck, 2004; Pearce ve Hall, 1980;).

Zamanı işlemede bazal gangliyon ve beyincığe ek olarak suplemer motor korteks, prefrontal korteks ve sağ parietal korteks bölgelerinin de devreye girdiğine yönelik pek çok bulgu vardır (Harrington ve ark., 1998; Koch ve ark., 2003; Macar ve ark., 2002; Macar ve ark., 2006; Nani ve ark., 2019; Rao ve ark., 2001). Prefrontal korteksin zaman aralığı tahminindeki görevinin daha çok dikkati yöneltme, sürdürme

ve işleyen bellek ile ilintili olduğu öne sürülmüştür (Gibbon ve ark., 1997). Ancak Coull ve arkadaşlarının (2004) yaptığı fonksiyonel manyetik rezonans görüntüleme (fMRI) çalışması, bu bölgenin zamanı işlemede daha seçici görevler üstleniyor olabileceğine yönelik sonuçlar da sunmuştur. Bu çalışmada katılımcılardan dikkatlerini farklı denemelerde uyarıların farklı özelliklerine vermeleri istenmiştir: Sadece süre ya da renge, hem süreye hem de renge, renkten daha çok süreye ya da süreden daha çok renge. Görsel sistemde cisimlerin renk ve şekil özelliklerini işlediği bilinen V4 bölgesindeki etkinlik dikkatin renge verildiği denemelerde artış göstermişken, kortikostriatal devre, presuplementer motor bölge, premotor korteks, parietal korteks, putamen, temporal korteks ve sağ frontal operkulum bölgelerindeki etkinlik uyarının süresine verilen dikkatin artışıyla bağlantılı olarak göstermiştir. Coull ve arkadaşları, motor bölgeler ve putamendeki etkinliğin bu bölgelerin zamanı işlemedeki görevlerinin motor harekete bağlı dolaylı bir etki olmadığına işaret ettiğini ve zaman algısında daha seçici bir görevlerinin olduğunu gösterdiğini savunmuşlardır. Katılımcıların renk ve süre karşılaştırmalarındaki tepki süreleri ve hata oranlarının benzerliği bu iki ödevin zorluk açısından farklılık göstermediğini ortaya koyarak, süre karşılaştırmalarının yapıldığı deneme bloklarında frontal bölgelerdeki etkinlikte gözlemlenen artışın bu bölgelerin dikkat verme işlevine ek olarak zaman algısındaki seçici işlevlerle de ilintili olabileceği fikri desteklenmiştir.

Görece basit yapısı göz önüne bulundurulduğunda, içsel saat modelinin birçok zamansal fenomeni başarılı bir şekilde açıklayabilmesi dikkate değerdir. Ancak Johnston ve arkadaşlarının (2006) ortaya koymuş oldukları yüksek zamansal frekanslı uyarılarla görsel alanın belli bir bölgesinin adaptasyonu sonrasında yalnızca adapte edilen alanda meydana gelen zamansal kısalma paradigması ve bu çalışmayı takiben bizim yürüttüğümüz bir seri deney (Ayhan ve ark., 2009; Ayhan ve ark., 2011; Bruno ve ark., 2010) zamanlamanın yalnızca modalitelere özgü değil, aynı zamanda uzamsal bir bileşeni olduğunu da ortaya koymuştur. Nitekim literatürde giderek daha da destek kazanan görüş, görsel sistemde zamansal ve uzamsal etmenlerin birbirlerinden bağımsız işlenmediğini, zaman ve uzamın işlenmesinde ortak mekanizmaların devreye girebildiğini öne sürmektedir. Örneğin, sakkadik göz hareketleri yalnızca zamansal bir yanılsama değil, uzamda bir kısalma etkisi de tetiklemekte, bu bulgular zaman ve uzamın beyinde ayrı olarak işlenmediğini açığa çıkarmaktadır (Bruno ve Cicchini, 2016; Morrone ve ark., 2005). Keza yine, zamansal değerlendirmeler uyarının görsel alanda hangi bölgede gösterildiğine göre değişebilmekte, diğer bir deyişle zaman algısında uzamsal anizotropilerden söz edilmektedir (Vicario ve ark., 2008). Zaman ve uzam arasındaki bu ilişki beyin zamanı duylardan soyutlanmış, merkezi bir sistemle değil, dalga boyu ya da hareket gibi duyuşsal bir özellikmişçesine kodladığı düşüncesine destek vermektedir.

b. Ritim Düzenleyici Nöronlar Modeli

Yukarıda detaylandırdığımız salıngaç-sayaç modelinde Treisman, lineer işlemeyen bir temporal osilatör olarak tanımlanan salıngaç atım hızının alfa bandındaki (8-13 Hz) nöral salınımlarla yürütülüyor olabileceğini önermiştir (Surwillo 1966; Treisman, 1984). Ancak ilerleyen yıllarda zamansal bilginin kaynağının alfa bandındaki salınımlar olmayabileceğini, birden fazla salıngaç farklı frekans hızlarında paralel işlediğini ve bunun da harmonik bir şekilde dağılım gösteren frekanslardaki nöral salınımlar ile gerçekleştiğini savunmuştur (Treisman ve ark., 1990; Treisman ve ark., 1994). İçsel saatin kortikal salınımlarla işlediği fikri farklı modeller tarafından da benimsenmiştir. Miall tarafından 1989 yılında ortaya atılan ritim düzenleyici nöronlar (Beat Frequency, BF) modeline göre sistemde farklı frekanslarda salınımlar oluşturan bir grup salıngaç, diğer bir deyişle ritim düzenleyici nöron bulunmaktadır. Başta eş zamanlı etkinlik göstermeyen bu bir grup salıngaç bir noktada eş zamanlı etkinlik göstermeye başladığında bir vuruş (beat) frekansı oluşmakta ve zamansal bilgi bu nöral kodda temsil edilmektedir. Mekanizma şu şekilde işlemlenmektedir: Sistemdeki tüm salıngaçlar bir entegrasyon birimine, diğer bir deyişle çıktı nöronuna bağlıdır

ve sinyal sırasında hangi salıngaçların etkinlik gösterdiği bu entegrasyon birimine iletilmektedir. Entegrasyon birimindeki değerlere göre hangi salıngaç gruplarının etkin olduğu belirlenmekte, bu grupların salınım frekanslarına bağlı olarak beraber oluşturacakları vuruş frekansı belli olduğu için de belli bir süre aralığının temsili oluşturulabilmektedir. Birlikte etkinlik gösteren salıngaçların eş zamanlı etkinlik göstermeye başlayacakları an vuruş frekansını belirleyen kritik bir etmen olduğundan zamanı işlenecek sinyal sisteme ulaştığında salıngaç gruplarının fazlarında bir resetlenme (sıfırlanma) gerçekleşir. Sinyalin sona ermesi ile birlikte etkin haldeki salıngaçlar arasındaki bağlantılar Hebbian öğrenmesi ile güçlendirilir ve bu salıngaç grupları için entegrasyon birimine 1, diğer etkinlik göstermeyen salıngaç grupları içinse 0 değeri geçilir. Entegrasyon birimindeki değerlere göre sinyal ile birlikte salınım yapan salıngaçların salınım periyotlarının en düşük ortak katına eşdeğer olan zaman aralığı sinyalin süresini verir.

Salınım-çakışma saptama modellerinin çıkış noktası olan bu kuramın geliştirilmesi ile striatal ritim düzenleyici nöronlar modeli önerilmiştir (Matell ve Meck, 2004). Bu modelde striatumda bulunan medyal striatal spiny sinir hücrelerinin ritim düzenleyici nöronlar modelindeki eş zamanlı etkinliği saptayan entegrasyon birimi olabileceği önerilmiştir. Striatum, bazal ganliyanın temel giriş katmanı olup korteksten çok sayıda uyarıcı (excitatory), substantia nigra pars kompakta bölgesinden dopaminerjik sinyaller alır. Beyin görüntüleme teknikleri kullanılan zamansal ayımsama çalışmalarında bu bölgelerde etkinlik görülmesi ve dopamin seviyelerinin zamanı işlemedeki etkileri göz önünde bulundurularak kortikostriatal devrenin zamansal bilginin işlenmesinde oldukça önemli bir rol üstlendiği öne sürülmüştür (Hinton ve ark., 1996; Lejeune ve ark., 1997). Korteksten striatuma yaygın projeksiyonlar olması sebebiyle belirli bir davranışsal durumun beyinde tetiklediği çeşitli kortikal bölgelerdeki eş zamanlı ve eş zamansız salınım kombinasyonlarının striatumun entegre ettiği saat sinyalleri olabileceği düşünülmüştür (Lebedev ve Wise, 2000; Matell ve Meck, 2004). Bu savda öngörülen eş zamanlı salınımlar için ihtiyaç duyulan sıfırlanma mekanizmasının nöral sistemde gözlemlenebildiğine yönelik destekleyici bulgular vardır. Örneğin, Rizzuto ve arkadaşları (2003) işleyen bellek ödevi sırasında neokortekste alfa salınımlarının sıfırlandığını göstererek beyindeki nöral salınımların fazlarının da işlevsel bir rol oynayabileceğini göstermişlerdir. Buradan hareketle Matell ve Meck, süresi değerlendirilecek sinyalin başlamasıyla kortikal ve talamik nöron gruplarının fazlarının sıfırlanıp eş zamanlı etkinlik göstermeye başladığını, bu salınımların ise saat sinyali ve atım olarak işlev gösterdiğini önermişlerdir. Bu sinyaller daha sonra medyal striatal spiny sinir hücrelerince entegre edilerek talamus vasıtasıyla premotor ve primer motor kortekse iletilmekte, bu sayede “sürenin yeniden üretilmesi” davranışı gerçekleşmektedir.

Herhangi bir biriktirici gerektirmeyen ritim düzenleyici nöronlar modeli her ne kadar saniye ölçeğindeki ödevlerde gözlemlenen davranışları belli bir ölçüye kadar açıklayabilse de milisaniye skalasındaki zamanlama ödevlerini açıklamakta yetersizdir (Buhusi ve Meck, 2005; Karmarkar ve Buonomano, 2007; Matell ve Meck, 2004). Saniye ve milisaniye ölçeklerindeki zamanlama işlevlerinin farklı mekanizmalarca yürütüldükleri düşünülmekte, bu derlemede bizim önerdiğimiz “zaman yolağı” düşüncesi, görsel sistemde milisaniye ölçeğindeki işleyişleri açıklamayı hedeflemektedir.

c. Zamana bağlı nöral ağ modeli

Yukarıda detaylandırdığımız içsel saat ve ritim düzenleyici nöronlar modellerinde zaman değerlendirmeleri, atım ya da ritimlerin entegrasyonları ya da birbirleri ile karşılaştırılmalarıyla gerçekleşmektedir. Bu modellerin aksine saat düşüncesi içermeyen modeller de vardır. Bu modellerden biri olan zamana bağlı nöral ağ modelinde (Buonomano ve Karmarkar, 2002; Buonomano ve Merzenich, 1995; Karmarkar ve Buonomano, 2007; Mauk ve Buonomano, 2004) nöral devreler, zamana bağlı nöronal özellikleri vasıtasıyla doğaları gereği zamansal işleme yapabilme kapasitesine sahiptirler. Öyle ki

zamansal bilgi, belirli nöral ağların zamana bağlı yapıları, sinaptik ve hücresel özelliklerindeki değişimler ile, yani nöral ağın kısa bir zaman içerisindeki evrimiyle kodlanır. Örneğin, iki ses sinyali ile tanımlı kısa bir zaman aralığı saptanırken ilk sinyalle etkinleşen nöron popülasyonunun kısa süreli plastisite ile değişikliğe uğramasından hemen sonra ikinci sinyal sisteme ulaştığında sistemin durumu ilk sinyalin ulaştığı andaki durumdan farklıdır, bu nedenle de ikinci sinyal farklı bir nöron grubunu aktive eder. Bu şekilde nöral ağlardaki etkinlik örüntüsünün zaman içerisindeki değişimi metrik bir saate ihtiyaç duyulmadan zaman tahmininde kullanılabilir (Karmarkar ve Buonomano, 2007). Aynı uyaran çeşitli aralıklarla sunulduğunda nöral ağlarda birikimsel değişimler meydana geleceğinden iki süreyi ayırt etme dışında model, daha karmaşık zamansal aralıkların işlenmesini de açıklayabilir (Buonomano ve Merzenich, 1995). Bu modelde zamanı işleme işlevinin nöral ağlara dağılmış olması, zamansal kodu uzamsal koda çeviren bir sistem öngörerek bazal gangliya, beyincik, suplemler motor bölge, striatum, dorsolateral prefrontal korteks ve pariyetal korteks gibi farklı beyin bölgelerini zamanlamayla ilişkilendiren çalışmalarla uyum göstermektedir. Zamana bağlı nöral ağ modelinin önemli bir özelliği zamansal temsilin bağlama özgü oluşudur. Aynı modalite içinde bile belli bir sürenin temsili bağlama bağlıdır. Öyle ki bir ışık uyaranının süresini belirleyen yalnızca uyaranın gösterildiği andaki nöral etkinlik değil, aynı zamanda uyaranın başında nöral ağın içinde bulunduğu durumdur. Kısa dönem sinaptik plastisitenin gerçekleştiği zaman aralığı ve diğer zamana bağlı nöronal yapılar sebebiyle bu bağlam etkisi ancak 100-500 milisaniye civarındaki zamansal aralıkların işlenmesini açıklayabilmektedir (Buonomano, 2005).

Ritim düzenleyici nöral ağ ve zamana bağlı nöral ağ modellerinin ortak yanı zamanın başı başına zaman kanallarında işlendiğini varsaymalarıdır. Bu düşüncede algılanan zamana adaptasyon yine zaman özelinde gerçekleşmelidir. Oysa Johnston ve arkadaşlarının (2006) ortaya koymuş oldukları paradigma çerçevesinde yaptığımız deneyler, zamanın yalnızca zamana değil zamansal frekansa adaptasyon sonucu da modüle edilebileceğini ve zamansal frekansın zamansal frekans ve zaman üzerindeki etkilerinin ayrıştırılabileceğini göstermiştir (Ayhan ve ark., 2009; Ayhan ve ark., 2011; Bruno ve ark., 2010). Bu bulgular, zamanın ve zamansal frekansın / hareketin aynı nöral birimlerde farklı mekanizmalarla kodlandığı düşüncesini desteklemektedir.

d. Harcanan enerjiye bağlı zamanlama modeli

Eagleman ve Pariyadath, zamana bağlı nöral ağ modelinin pek çok zaman yanılsamasını açıklamada yeterli olmadığını öne sürerek bir uyaranın süresinin uyaranın temsiliyi oluşturmak için harcanan enerji, diğer bir deyişle nöral etkinlik miktarına bağlı olduğu varsayımını ortaya atmışlardır (Eagleman, 2008; Pariyadath ve Eagleman, 2007). Uyaranın işlenmesi için gereken nöral etkinlik miktarı uyaranın büyüklüğü, şiddeti, hareketliliği ve beklenirliği gibi özelliklerine bağlıdır. Tekrarlı uyaranlara kıyasla beklenmedik ve yeni bir uyarana beyinde daha geniş bir ağın etkinlik göstermesi ve hareketli uyaranların durağan uyaranlara göre kortekste daha fazla etkinlik tetikleyici oluşu uyaran özellikleri ve nöral etkinlik arasındaki ilişkiye örnek verilebilmektedir (Dupont ve ark., 1994; Linden ve ark., 1999). Hakkında zamansal yargıya varılacak uyaranların bu gibi özellikleri manipüle edildiğinde öznel sürenin de değişkenlik gösterdiği literatürde çok sayıda davranışsal bulgularla gösterilmiştir (Brown, 1995; Kaneko ve Murakami, 2009; Rammsayer ve Lima, 1991; Xuan ve ark., 2007). Örneğin, oddball paradigmasında, tekrar eden bir uyaran serisi içerisinde gösterilen farklı bir uyaranın (oddball) öznel süresi tekrar eden uyaranın süresinden daha uzun algılanır (Tse ve ark., 2004; Ulrich ve ark., 2006b). Bu etki, literatürde 2 farklı şekilde açıklanmıştır: İlk açıklama, oddball uyaranına yöneltilen dikkatteki artış sebebiyle bu uyaranın öznel süresinin genişlediğini öne sürer (Tse ve ark., 2004). Harcanan enerjiye bağlı zamanlama modeli çerçevesinde Eagleman ve Pariyadath (2009) ise tekrarlı uyaranlara yönelik kortikal etkinliğin zamanla düştüğünün, yeni ve beklenmedik bir uyaran

geldiğindeyse bu uyarana yanıtın halihazırda düşük seviyede etkinlik gösteren sistemde göreceli bir artışa neden olduğunun altını çizer.

Bruno ve arkadaşlarının (2011) grubu olarak görsel uyarıların öznel zamanını karanlık bir odada karanlığa adaptasyon sonrasında ölçümlediğimiz çalışma, bu şartlar altında zamanın daha uzun algılandığını göstermiştir. Karanlık ortamda nöral etkinliğin düşmesine rağmen algılanan zamanın uzuyor oluşu harcanan enerjiye bağlı zamanlama modelini yanlışlamaktadır. Öne sürdüğümüz kuram çerçevesinde bu bulgu daha ziyade karanlıkta zamansal impuls yanıtının uzuyor oluşuyla uyumludur. Bir sonraki bölümde, bu sav detaylandırılacak ve görsel sistemde bir zaman yolağı olabileceği düşüncesi temellendirilecektir.

Görsel bir olayın zamanlaması için duyuşsal bir mekanizma modeli

Johnston ve arkadaşlarının çalışması (2006), milisaniye ölçeğindeki kısa sürelerin öznel zamanlarının görsel alanın belli bir bölgesinde değiştirilebileceğini göstermiştir. Bu çalışmada 20 Hz gibi yüksek zamansal frekansta kırpışan bir ızgara uyarını adaptör uyarını olarak kullanılmış, bu uyarandan hemen sonra aynı pozisyonda gösterilen 10 Hz'lük zamansal frekansa sahip dinamik test uyarınının zamanı gerçekte olduğundan daha kısa algılanmıştır. Çizgisel uyarılara ve bu uyarıların eğim yönlerine duyarlılık primer görsel kortekste başladığından (Hubel ve Wiesel, 1959) öznel zamandaki bu kısalmanın büyüklüğünün adaptör ve test örüntülerinin eğim yönlerinden bağımsız oluşu, bu etkinin korteks öncesi etkinlikle ortaya çıktığını düşündürmüştür. Johnston ve arkadaşlarının algılanan zamanda uzama özgü adaptasyon etkilerini gösterdikleri bu ilk çalışmalarının ardından sürelerin zamanlamasındaki uzam-zamansal etkileşimleri daha detaylı olarak araştırmak amacıyla yürüttüğümüz araştırmalar silsilesi, bu paradigmadaki adaptasyon etkisinin gözlemlenebilmesi için küçük reseptif alanlı nöronların bulunduğu bir hedef bölgeyi düşündürecek şekilde adaptör ve test uyarılarının pozisyonları arasında tam bir örtüşme olması gerektiğini (Ayhan ve ark., 2009), etkinin uzamsal olarak üst-seviye görsel alanlardaki gibi göz pozisyonuna bağlı olarak gerçek dünya koordinatlarında değil, retinotopik referanslı kodlandığını (Bruno ve ark., 2010) ve bu bulgulardan yola çıkarak milisaniye ölçeğindeki zamansal değerlendirmelerin altında yatan mekanizmaların görsel sistemin erken seviyelerine uzandığını göstermiştir. Literatürde var olan genel görüş retinadan primer görsel kortekse uzanan yolak boyunca kromatik ve akromatik sinyallerin farklı nöron gruplarıncı işlendiğidir (Derrington ve ark., 1984; De Valois ve ark., 1966; De Valois ve ark., 2000; Hubel ve Wiesel, 1966). Anatomik ve işlevsel bu ayrışmanın kendisini apaçık belli ettiği bölgelerden biri de 6 katmanlı bir yapı olan talamustaki lateral genikulat çekirdektir. Parvoselüler katmanlar olarak adlandırılan üst katmanlar renkli görüş ve uzamsal detayı kodlarken, alt kısımda kalan magnoselüler katmanlar kromatik duyarlılık göstermeyip, sinyaldeki zamansal değişimleri kodlarlar (Livingstone ve Hubel, 1987). Konumuzla birebir ilgili olmayarak görece daha yakın zamanda bir üçüncü katman olarak konioselüler nöron grubu da keşfedilmiştir (Irvin ve ark., 1993; Martin ve ark., 1997). 2011 yılında akromatik sistemin kodladığı ışıklılık (luminans) sinyalinin adaptasyonla tetiklenen zamansal kısalma etkisine baktığımız çalışmamız (Ayhan ve ark., 2011) bu zamansal kısalma etkisinin ortaya çıkabilmesi için luminans sinyalinin önemli olduğunu ve etkinin salt kromatik kontrasta sahip uyarılar kullanıldığında ortadan kalktığını ortaya koymuştur. Bu bulgu, görsel zamanın kodlanması işlevinde devreye magnoselüler sistemin girdiğini göstermektedir. Daha da önemli olarak araştırmalarımız, öznel zamanda meydana gelen değişimlerin adaptasyon sonrası öznel zamansal frekans ya da uyarı hızında meydana gelen değişimlerden bağımsız olduğunu göstermiş, bu da hareket ve zamanın aynı hücre gruplarında, farklı mekanizmalarca kodlandığını düşündürmüştür. Zamansal değişim ve hareket arasındaki ilişki literatürde desteklenmektedir. Aynı fiziksel zamana sahip hareketli uyarılar, durağan uyarılara göre ekranda daha uzun süre kalmış gibi algılanmaktadır (Brown, 1995). Kanai ve arkadaşları (2006) bu zamansal uzama etkisinde önemli olan etmenin hız değil zamansal frekans

olduğunu savunmuşken, Kaneko ve Murakami (2009) gidilen uzamsal uzunluk ve hız etkilerini ayırıştırarak dinamik gösterimlerdeki zamansal yanılsamalarda kritik etmenin hız olduğunu göstermiştir. Bu bağlamda Johnston ve arkadaşlarının çalışmasında öznel zamandaki değişimlerin belli bir süre aralığına değil, zamansal frekansa adaptasyonla tetiklendiğinin ve bu nedenle de bir zaman kanalı düşüncesini varsayan ritim düzenleyici nöronlar modeline ters düştüğünün altını çizmekte fayda vardır. Johnston ve arkadaşlarının ilk çalışmaları ve bunu takiben yaptığımız araştırmalar, adaptasyona bağlı zamansal değişimlerin hareket ve hızı kodlayan yolağın daha erken seviyelerinde zamana bağlı olarak lüminans kontrast değerlerindeki değişimleri kodlayan magnoselüler katmanın etkinliğiyle ortaya çıktığını göstermektedir.

Zamansal frekans adaptasyonu sonrasında öznel zaman ve hızda meydana gelen değişimleri açıklamak için öne sürdüğümüz kuram magnoselüler hücrelerin zamana bağlı etkinlik örüntülerine (temporal tuning) odaklanmaktadır (Ayhan ve ark., 2009; Johnston ve ark., 2006). Zamansal impuls yanıtı fonksiyonu (temporal impulse response function) görsel sistemin çok kısa bir an için gösterilen ışık sinyallerine verdiği zamana bağlı nöral yanıtı tanımlar. Fizyolojik bulgular öyle göstermektedir ki retinal gangliyon (Shapley ve Victor, 1978) ve lateral genikulat çekirdek hücrelerinde (Mante ve ark., 2008) adaptasyon sonrası oluşan bir tür kontrast kazanım mekanizması vardır. Bu mekanizma, hücrelerin düşük zamansal frekanslara hassasiyetini düşürmekte, bu etkiyle beraber kısa süreli sinyallere verdiği yanıtı hızlandırmaktadır. Bizim de deney paradigmamızda kullanmış olduğumuz zamansal frekansa uzun-süreli (8 saniye civarı) adaptasyon, tıpkı kontrast kazanım mekanizmasında olduğu gibi kangruların optik yolağında düşük zamansal frekanslara duyarlılıkta bir azalmaya ve zamansal impuls yanıtının fazında bir hızlanmaya neden olmaktadır (Clifford ve ark., 1997; Ibbotson, 2005; Ibbotson ve ark., 1998). Bu bulgu bize, benzer bir etkiyi insanda magnoselüler sistemde de yapıyor olabileceğini düşündürmüştür. Zamansal impuls yanıtındaki değişimlerle öznel zamandaki değişimler arasındaki ilişkiyi ortaya koymak amacıyla Bruno ve Johnston'ın (2010) tasarladıkları bir psikofiziksel deney paradigması yüksek-kontrastlı bir uyaran bağlamında gösterilen test uyaranlarının öznel zamanlarının düşük-kontrastlı bir uyaran bağlamında gösterilen test uyaranlarınınkine göre daha kısa algılandığını ortaya koymuş, bu bulgu kontrast kazanım mekanizmasıyla bağlantılı olacak şekilde lateral genikulat çekirdekteki magnoselüler hücrelerin zamansal impuls yanıtlarının fazının algılanan zamanı etkileyebildiğini göstermiştir.

Zamansal frekans adaptasyonunun algılanan zaman üzerindeki etkilerini açıklayabilmek amacıyla Johnston (2010) duyuşal içeriğe bağlı bir saat modeli ortaya koymuştur. Bu modelde halihazırda sisteme giren görsel sinyal, sistemin bu sinyale yönelik yakın geçmişte yapmış olduğu öngörülerle karşılaştırılmaktadır. Öngörülerle sinyalin uyumlu olma durumu bir saat atımı (tik) ile sonuçlanır. Yakın geleceğe dair öngörülerde bulunabilmek için sistem, retinal imgedeki parlaklığın değişimlerine hakim olmalıdır. Magnoselüler nöronlar, zamansal değişimleri kodlayan bir filtre görevi görerek bu işlevi yerine getirir. Halihazırda parlaklık değerleri ise - fizyolojik olarak kontrast kazanım özellikleri göstermediği bilinen (Benardete ve Kaplan, 1999; Kaplan ve Benardete, 2001) - parvoselüler nöronların etkinliklerinden gelir. Yüksek zamansal frekansa adaptasyon sonrasında magnoselüler sistemin zamansal impuls yanıtı hızlanarak öngörülerini zamanda daha da öteler. Bu da adaptasyondan etkilenmeyen parvoselüler sinyalle uyuşmaların daha geç olmasına ve akümülatörde daha az saat tiki birikmesine neden olur. Psikofiziksel deneylerle gösterilen algısal zamansal kısalma bu sürecin sonucudur. Adaptasyon sonrası magnoselüler nöronların parvoselüler nöronlara nazaran nöral yanıt büyüklüklerindeki değişimler (örneğin, birim zamanda oluşan aksiyon potansiyel sayısı) algılanan öznel zamansal frekans ve hızdaki değişimleri açıklarken, zamansal impuls yanıtının fazındaki değişim öznel zamandaki kısalmayı açıklar. Dolayısıyla modelde zaman ve hız aynı nöronal birimde (sistemde hareketi kodlayan yolak) ancak farklı nöral mekanizmalarca kodlanmaktadır.

Adaptasyon sonrası ortaya çıkan art etkiler literatürde uzunca zamandır renk, hareket ya da büyüklük gibi seçici özelliklere duyarlı nöronların bilgiyi nasıl kodladıklarını araştırmak üzere kullanılmaktadır. Bizim kullandığımız bu adaptasyon paradigması da nasıl ki hareket ve renk algısı on yıllardır benzer yöntemlerle çalışılıyorsa, zaman algısının da benzer şekilde çalışılabilmesini mümkün kılmıştır. Bu paradigma, zamanı soyut bir kavram olmaktan çıkarıp, tıpkı renk, hareket gibi duyuşsal uyarının bir özelliği olarak değerlendirmekte, mekanizmalarının sistemde retinaya kadar izlenebileceğini ortaya koymaktadır (Nishida ve Johnston, 2002).

Görsel sistemde duyuşsal bir “zaman yolağı” olabilir mi?

Kısa süreli (transient) sinyaller magnoselüler nöronlarda işlendikten sonra hareketi işlemekten sorumlu yolak hiyerarşisinin daha ileriki aşamalarına yönlendirilir. Görsel hareket, sinyalin tek bir vektörden mi yoksa bir vektör grubundan mı oluştuğuna bağlı olarak sırasıyla lokal ve global hareket olarak adlandırılır (bkz. Cropper, 2001). V3/V3a ve MT+ bölgesi gibi daha geniş reseptif alanlı üst-düzye hareket işleme merkezleri küçük uzamsal alanlardaki hareket sinyallerini entegre ederek cızırtılı bir sinyalin içine gömülü global hareket örüntülerini ortaya çıkarır (Braddick ve ark., 2001). Yakın zamanda bu üst-seviye hareket işleme bölgelerini hedef alan uyarın setleriyle yürüttüğümüz deneyler, Johnston ve arkadaşlarının (2006) görece daha uzun zamanlı (8-32 saniye civarı) adaptörler kullanarak zamansal frekans adaptasyonu etkilerini gösterdikleri paradigmadan farklı olarak, 700 milisaniye gibi kısacık bir adaptasyon süresinde ortaya çıkan ve yalnızca uyumlu (coherent) global hareket sinyalinin varlığında gözlemlenebilen yeni bir adaptasyon etkisini ortaya çıkarmıştır (Gulhan ve Ayhan, 2019). Bu bulgu, milisaniye ölçeğinde zamanlama etkilerinin yalnızca erken-seviyelerde değil, hareket işleme yolağı boyunca üst-seviye merkezlerde de modüle edilebildiğini göstermiştir.

Magnoselüler sistemde gözlemlenen kontrast kazanım etkilerinin MT+ bölgesi gibi daha üst-seviye hareket işleme bölgelerinin nöral etkinliğinde de açığa çıktığı bilinmektedir (Kohn ve Movshon, 2003). Kohn ve Movshon’un yapmış olduğu tek hücre çalışması (2003), MT+ hücrelerinin duyarlı oldukları hareket yönüne adapte edilmeleri sonrasında bir kontrast kazanım mekanizması aracılığıyla nöral yanıtlarının düştüğünü ortaya koymuştur. Priebe ve Lisberger (2002), bu kısa süreli hareket adaptasyon etkisinin MT+ bölgesine özgü ve erken-seviye hareket işleme bölgelerinden gelen sinyalden bağımsız olduğunu göstermiştir. Zaman algısında oluşan değişimleri zamansal impuls yanıtının fazıyla ilişkilendirdiğimiz önceki araştırmalarımızla uyumlu olacak şekilde yakın zamanlı araştırmamız da fizyolojik olarak MT+ hücrelerinin zamansal impuls yanıtlarını etkilediği bilinen uyarınlarla kısa süreli uyumlu global harekete adaptasyonun algılanan zamanı kısalttığını açığa çıkarmıştır (Gulhan ve Ayhan, 2019). Bu kısa süreli hareket adaptasyonunun algılanan zamanı kısaltıp algılanan hızda gözardı edilebilecek bir değişim yaratmış olması bu iki görsel özelliği modüle eden mekanizmaların farklılığına işaret etmekte, önceki bulgularımızı desteklemektedir.

Görsel sistemdeki harekete duyarlı hücrelerin zamansal impuls yanıtlarında değişiklik yaratan bir diğer etmen motor harekettir. Farklı türlerde lokomasyon (Chiappe ve ark., 2010; Maimon ve ark., 2010), uçuş (Jung ve ark., 2011) ve göz hareketleri (Burr ve Morrone, 1996; Ibbotson ve ark., 2008; Reppas ve ark., 2002) gibi farklı hareket tiplerinin zamansal impuls yanıtını hızlandırdığı ve nöral gecikmeleri azalttığı gösterilmiştir. Son 15-20 yılda yapılan çalışmalar motor hareketlerle zaman algısı arasında da bir ilişki olduğunu ortaya koymaktadır. Örneğin, gözlemcilerden ekrana doğru bir uzanma hareketi yapmaları istendiğinde hemen önce ekranda beliren beyaz bir disk uyarınının süresini değerlendirirken - motor harekete hazırlık evresinde - algılanan zamanın yavaşladığı bulunmuştur (Hagura ve ark., 2012). Keza yine yakın zamanlı bir çalışmada Tomassini ve arkadaşları (2018), ritmik parmak vurma hareketinin, bu vuruş

serisiyle eş zamanlı gösterilen görsel uyaranların süresinde algısal değişimler yarattığını ortaya çıkarmışlardır. Kısa zaman aralıkları sakkadik göz hareketleri sırasında da olduklarından daha kısa algılanmaktadır (Morrone ve ark., 2005). Lateral intrapariyetal korteks (Janssen ve Shadlen, 2005; Leon ve Shadlen, 2003), süperiyor kollikulus (Walker ve ark., 1995) ve frontal göz alanındaki (Umeno ve Goldberg, 1997) nöronların sakkadik göz hareketi sırasında reseptif alanlarını dinamik olarak gözün çevrileceği pozisyona kaydardıklarını gösteren nörofizyoloji çalışmalarını referans alarak Morrone ve arkadaşları, sakkadik göz hareketleri sırasında öznel zamanda gözlemlenen değişimleri üst-seviye duyumotorsal beyin bölgelerinde gözlemlenen göz hareketlerine özgü nöronal etkinliğe bağlamıştır. Görsel zamansal impuls yanıtının yalnızca göz hareketleri değil, diğer motor hareket türleri sırasında da değişim gösteriyor oluşu bize zaman algısıyla motor hareket arasındaki bu ilişkinin Morrone ve arkadaşlarının öne sürdükleri gibi gözle ilişkili harekete özel bir mekanizma tarafından kontrol edilmiyor olabileceğini düşündürmüştür. Klavye üzerindeki bir tuşa basma hareketinin de sakkadik göz hareketlerine benzer şekilde eş zamanlı gösterilen görsel bir uyaranın öznel zamanını değiştirip değiştirmeyeceğini test etmek üzere dizayn ettiğimiz bir paradigmada duyu-motorsal aralıkların zamansal değerlendirmeleri motor hareketin yokluğunda pasif bir şekilde gözlemlenen görsel uyaran aralıkları ile karşılaştırılmıştır (Ayhan ve Ozbagci, 2020). Sonuçlarımız – literatürde ilk kez – eş zamanlı olarak sürekli bir tuşa basma hareketiyle beraber gösterilen dinamik görsel uyaranların algılanan sürelerinde de bir kısalma meydana geldiğini göstermiştir. Çalışmamızın takip deneyleri motor hareketle tetiklenen bu zamansal kısalmanın hareketsiz ya da eşit lüminanslı kromatik uyaranlarla yok olduğunu ortaya koymuş, dinamik gösterimlerdeki etkinin motor bellek kaynaklı olmadığını açığa çıkarmıştır. Bu sonuçlar, tıpkı zamansal frekansa (Ayhan ve ark., 2009, 2011; Bruno ve ark., 2010; Johnston ve ark., 2006) ve harekete (Gulhan ve Ayhan, 2019) adaptasyon gibi motor hareketin de eş zamanlı gösterilen uyaranların algılanan zamanlarında farklılıklara neden olabileceğine işaret etmektedir. Bu bulgular ışığında düşüncemiz, adaptasyonla tetiklenen zaman yanılsamalarıyla motor hareketin zaman algısı üzerindeki etkilerinin benzer mekanizmaların sonucu olarak beyinde harekete duyarlı yolda meydana geldiği yönündedir. Algılanan hız ve algılanan zaman her ne kadar aynı nöral yolda işleniyor olsalar da, psikofizik yöntemler kullanarak yaptığımız testler bu iki özelliğin bağımsız olarak kontrol edilebileceğini ve artlarındaki mekanizmanın farklı olduğunu açığa çıkarmıştır. Dolayısıyla zaman da tıpkı hareket gibi görsel uyaranın duysal bir özelliğidir ve zamansal impuls yanıtını gerek erken-seviye, gerekse üst-seviye beyin bölgelerinde değiştiren etmenler zaman algımızı da etkilemektedir. Bu bağlamda beyinde bir zaman yolağından bahsetmek mümkün görünmektedir.

Sonuç

Zamanın beyinde duyularüstü ve merkezi bir sistem ile mi yoksa modalite ve zaman ölçeğine bağlı olarak değişen dağınık bir sistem ile mi işlendiği sorusu deneysel bulgular ve başlıca zaman algısı modelleri üzerinden tartışılmıştır. Geleneksel haliyle içsel saat modeli, zamanlamanın beyinde merkezi bir mekanizma tarafından düzenlendiğini ve aynı nöral devrenin tüm modalite ve süre aralıkları için kullanıldığını savunur (Creelman, 1962; Treisman, 1963; Treisman ve ark., 1990). Zamansal frekansa uzun süreli, hareketeyse kısa süreli adaptasyonun görsel zaman algısında kısaltmalar tetikleyebildiğini gösterdiğimiz çalışmalar, belirli bir duyu kanalına özgü uyaranların alt seviye özelliklerinin zaman algısını değiştirebildiğini göstererek, duyularüstü, üst-seviye bilişsel bir mekanizma öngören böylesi genel bir saat fikrine ters düşmektedir. Hareket ve zamansal frekansa adaptasyon etkilerinin adaptör pozisyonuyla sınırlı olması görsel sistemde zaman ve uzam arasındaki ilintiye, dolayısıyla da modalitelere özgü zamanlama mekanizmalarına işaret etmektedir. Duyu sistemlerindeki bilgi işleme sürecinin nöral etkinlikteki uzam-zamansal örüntülere bağlı

olduğu bilinmektedir. Eğer ki zaman da renk ve hareket gibi duyuşal uyarının bir özelliğı olarak kabul edilirse, zamanı kodlamak için retinanın duyuşal yüzeyinden başlayarak korteks altı ve korteksteki beyin bölgelerine uzanan bir nöral devreden bahsedilebilir. Bu zaman yolağı hareketi işleyen nöron gruplarıyla aynı yolda, farklı mekanizmalarca düzenleniyor olabilir. Bu sav, uzamsal görme ve hareket algısından sorumlu duyuşal işleme yapan beyin bölgelerinin görsel zaman algısı işlevlerine de dahil olduğunu gösteren çalışmalarla (Buetti ve ark., Walsh, 2008; Buetti ve Walsh, 2009) uyumludur. Halihazırda grubumuzca yürütölen psikofizik deneylerine ek olarak ileriki zamanlarda yapılabilecek işlevsel beyin görüntöleme çalışmaları, beyindeki bu duyuşal zaman yolağının ve mekanizmalarının açığa çıkarılmasında önemli bir rol oynayabilir.

Kaynaklar

- Alexander, I., Thilo, K. V., Cowey, A. ve Walsh, V. (2005). Chronostasis without voluntary action. *Experimental Brain Research*, 161(1), 125-132.
- Ayhan, I., Bruno, A., Nishida, S. Y. ve Johnston, A. (2009). The spatial tuning of adaptation-based time compression. *Journal of Vision*, 9(11), 2-2.
- Ayhan, I., Bruno, A., Nishida, S. Y. ve Johnston, A. (2011). Effect of the luminance signal on adaptation-based time compression. *Journal of Vision*, 11(7), 22-22.
- Ayhan, I. ve Canbeyli, R. (2018). Zaman, zaman algısı ve biyolojik saat. Biceroglu, H., Tonge, M., Seckin, M. Adiguzel, E., Gurvit, H. ve Hanci, M. (Eds.) Fonksiyonun Cerrahi Anatomisi kitabında, İstanbul: Us Akademi.
- Ayhan, I. ve Ozbagci, D. (2020). Action-induced changes in the perceived temporal features of visual events. *Vision Research*, 175, 1-13.
- Benardete, E. A. ve Kaplan, E. (1999). Dynamics of primate P retinal ganglion cells: responses to chromatic and achromatic stimuli. *The Journal of Physiology*, 519(Pt 3), 775.
- Beudel, M., Galama, S., Leenders, K. L. ve de Jong, B. M. (2008). Time estimation in Parkinson's disease and degenerative cerebellar disease. *Neuroreport*, 19(10), 1055-1058.
- Block, R. A. ve Zakay, D. (1997). Prospective and retrospective duration judgments: A meta-analytic review. *Psychonomic Bulletin & Review*, 4(2), 184-197.
- Braddick, O. J., O'Brien, J. M., Wattam-Bell, J., Atkinson, J., Hartley, T. ve Turner, R. (2001). Brain areas sensitive to coherent visual motion. *Perception*, 30(1), 61-72.
- Brown, S. W. (1995). Time, change, and motion: The effects of stimulus movement on temporal perception. *Perception & Psychophysics*, 57, 105-116.
- Bruno, A., Ayhan, I. ve Johnston, A. (2010). Retinotopic adaptation-based visual duration compression. *Journal of Vision*, 10(10), 30-30.
- Bruno, A., Ayhan, I. ve Johnston, A. (2011). Duration expansion at low luminance levels. *Journal of Vision*, 11(14), 13-13.
- Bruno, A. ve Cicchini, G. M. (2016). Multiple channels of visual time perception. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 8, 131-139.
- Bruno, A. ve Johnston, A. (2010). Influence of contrast gain changes on the apparent duration of a visual stimulus. *PERCEPTION*, 39(2), 269-269.
- Buetti, D., Bahrami, B. ve Walsh, V. (2008). Sensory and association cortex in time perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(6), 1054-1062.

- Bueti, D., van Dongen, E. V. ve Walsh, V. (2008). The role of superior temporal cortex in auditory timing. *PLoS ONE*, 3(6), e2481.
- Buhusi, C. V. ve Meck, W. H. (2005). What makes us tick? Functional and neural mechanisms of interval timing. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(10), 755-765.
- Buonomano, D. V. (2005). A learning rule for the emergence of stable dynamics and timing in recurrent networks. *Journal of Neurophysiology*, 94(4), 2275-2283.
- Buonomano, D. V. (2007). The biology of time across different scales. *Nature Chemical Biology*, 3(10), 594-597.
- Buonomano, D. V. ve Karmarkar, U. R. (2002). How do we tell time? *Neuroscientist*, 8(1), 42-51.
- Buonomano, D. V. ve Merzenich, M. M. (1995). Temporal information transformed into a spatial code by a neural network with realistic properties. *Science*, 267(5200), 1028-1030.
- Burr, D. C. ve Morrone, C. (1996). Temporal impulse response functions for luminance and colour during saccades. *Vision Research*, 36(14), 2069-2078.
- Cheng, R. K., Tipples, J., Narayanan, N. S. ve Meck, W. H. (2016). Clock speed as a window into dopaminergic control of emotion and time perception. *Timing & Time Perception*, 4(1), 99-122.
- Chiappe, M. E., Seelig, J. D., Reiser, M. B. ve Jayaraman, V. (2010). Walking modulates speed sensitivity in *Drosophila* motion vision. *Current Biology*, 20(16), 1470-1475.
- Clifford, C. W., Ibbotson, M. R. ve Langley, K. (1997). An adaptive Reichardt detector model of motion adaptation in insects and mammals. *Visual Neuroscience*, 14, 741-749.
- Coull, J. T., Vidal, F., Nazarian, B. ve Macar, F. (2004). Functional anatomy of the attentional modulation of time estimation. *Science*, 303(5663), 1506-1508..
- Creelman, C. D. (1962). Human discrimination of auditory duration. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 34(5), 582-593.
- Cropper, S. J. (2001). Local and global motion signals and their interaction in space and time. In: *Motion Vision* (pp. 125-140). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Curran, W. ve Benton, C. P. (2012). The many directions of time. *Cognition*, 122(2), 252-257.
- Derrington, A. M., Krauskopf, J. ve Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *The Journal of Physiology*, 357(1), 241-265.
- De Valois, R. L., Abramov, I. ve Jacobs, G. H. (1966). Analysis of response patterns of LGN cells. *JOSA*, 56(7), 966-977.
- De Valois, R. L., Cottaris, N. P., Elfar, S. D., Mahon, L. E. ve Wilson, J. A. (2000). Some transformations of color information from lateral geniculate nucleus to striate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(9), 4997-5002.
- Droit-Volet, S., Meck, W. H. ve Penney, T. B. (2007). Sensory modality and time perception in children and adults. *Behavioural Processes*, 74(2), 244-250.
- Dupont, P., Orban, G. A., De Bruyn, B., Verbruggen, A. ve Mortelmans, L. (1994). Many areas in the human brain respond to visual motion. *Journal of Neurophysiology*, 72(3), 1420-1424.
- Eagleman, D. M. (2008). Human time perception and its illusions. *Current Opinion in Neurobiology*, 18(2), 131-136.
- Eagleman, D. M. ve Pariyadath, V. (2009). Is subjective duration a signature of coding efficiency?. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1525), 1841-1851.
- Fierro, B., Palermo, A., Puma, A., Francolini, M., Panetta, M. L., Daniele, O. ve Brighina, F. (2007). Role of the cerebellum in time perception: a TMS study in normal subjects. *Journal of the Neurological Sciences*, 263(1-2), 107-112.

- Fiorillo, C. D., Tobler, P. N. ve Schultz, W. (2003). Discrete coding of reward probability and uncertainty by dopamine neurons. *Science*, 299(5614), 1898-1902.
- Fortin, C. ve Rousseau, R. (1998). Interference from short-term memory processing on encoding and reproducing brief durations. *Psychological Research*, 61, 269-276.
- Fraisse, P. (1984). Perception and estimation of time. *Annual review of psychology*, 35(1), 1-37.
- Ghose, G. M. ve Maunsell, J. H. R. (2002). Attentional modulation in visual cortex depends on task timing. *Nature*, 419(6907), 616-620.
- Gibbon, J. (1977). Scalar Expectancy-Theory and Weber's Law in Animal Timing. *Psychological Review*, 84(3), 279-325.
- Gibbon, J., Church, R. M. ve Meck, W. H. (1984). Scalar timing in memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 423(1), 52-77.
- Gibbon, J., Malapani, C., Dale, C. L. ve Gallistel, C. R. (1997). Toward a neurobiology of temporal cognition: advances and challenges. *Current Opinion in Neurobiology*, 7(2), 170-184.
- Golombek, D. A., Bussi, I. L. ve Agostino, P. V. (2014). Minutes, days and years: molecular interactions among different scales of biological timing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1637), 20120465.
- Grondin, S. ve Rousseau, R. (1991). Judging the relative duration of multimodal short empty time intervals. *Perception & Psychophysics*, 49(3), 245-256.
- Gulhan, D. ve Ayhan, I. (2019). Short-term global motion adaptation induces a compression in the subjective duration of dynamic visual events. *Journal of Vision*, 19(5), 19-19.
- Hagura, N., Kanai, R., Orgs, G. ve Haggard, P. (2012). Ready steady slow: action preparation slows the subjective passage of time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1746), 4399-4406.
- Harrington, D. L., Haaland, K. Y. ve Knight, R. T. (1998). Cortical networks underlying mechanisms of time perception. *Journal of Neuroscience*, 18(3), 1085-1095.
- Harrington, D. L., Lee, R. R., Boyd, L. A., Rapcsak, S. Z. ve Knight, R. T. (2004). Does the representation of time depend on the cerebellum? Effect of cerebellar stroke. *Brain*, 127(3), 561-574.
- Hicks, R. E. ve Allen, D. A. (1979). Counting eliminates the repetition effect in judgments of temporal duration. *Acta Psychologica*, 43(5), 361-366.
- Hicks, R. E., Miller, G. W. ve Kinsbourne, M. (1976). Prospective and retrospective judgments of time as a function of amount of information processed. *The American Journal of Psychology*, 719-730.
- Hinton, S. C., Meck, W. H. ve MacFall, J. R. (1996). Peak-interval timing in humans activates frontal-striatal loops. *NeuroImage*, 3(3), S224.
- Hodinott-Hill, I., Thilo, K. V., Cowey, A. ve Walsh, V. (2002). Auditory chronostasis: hanging on the telephone. *Current Biology*, 12(20), 1779-1781.
- Hubel, D. H. ve Wiesel, T. N. (1959). Receptive Fields of Single Neurones in the Cats Striate Cortex. *Journal of Physiology-London*, 148(3), 574-591.
- Hubel, D. H. ve Wiesel, T. N. (1966). Effects of varying stimulus size and color on single lateral geniculate cells in Rhesus monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 55(6), 1345-1346.
- Ibbotson, M. R. (2005). Contrast and temporal frequency-related adaptation in the pretectal nucleus of the optic tract. *Journal of Neurophysiology*, 94(1), 136-146.
- Ibbotson, M. R., Clifford, C. W. ve Mark, R. F. (1998). Adaptation to visual motion in directional neurons of the nucleus of the optic tract. *Journal of Neurophysiology*, 79(3), 1481-1493.

- Ibbotson, M. R., Crowder, N. A., Cloherty, S. L., Price, N. S. ve Mustari, M. J. (2008). Saccadic modulation of neural responses: possible roles in saccadic suppression, enhancement, and time compression. *Journal of Neuroscience*, 28(43), 10952-10960.
- Irvin, G. E., Casagrande, V. A. ve Norton, T. T. (1993). Center/surround relationships of magnocellular, parvocellular, and koniocellular relay cells in primate lateral geniculate nucleus. *Visual neuroscience*, 10(2), 363-373.
- Ivry, R. B. (1996). The representation of temporal information in perception and motor control. *Current Opinion in Neurobiology*, 6(6), 851-857.
- Ivry, R. B. ve Keele, S. W. (1989). Timing functions of the cerebellum. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1(2), 136-152.
- Ivry R.B. ve Spencer, R.M. (2004) The neural representation of time. *Current Opinion in Neurobiology* 14: 225–232.
- Janssen, P. ve Shadlen, M. N. (2005). A representation of the hazard rate of elapsed time in macaque area LIP. *Nature Neuroscience*, 8(2), 234-241.
- Jantzen, K. J., Steinberg, F. L. ve Kelso, J. A. (2005). Functional MRI reveals the existence of modality and coordination-dependent timing networks. *Neuroimage*, 25(4), 1031-1042.
- Johnston A. (2010). Modulation of time perception by visual adaptation. Nobre A. C. Coull J. T. (Eds.), *Attention and Time* (chap. 14, 187–200) kitabında. Oxford, UK: OUP.
- Johnston, A., Arnold, D. H. ve Nishida, S. (2006). Spatially localized distortions of event time. *Current Biology*, 16(5), 472-479.
- Jones, C. R., Rosenkranz, K., Rothwell, J. C. ve Jahanshahi, M. (2004). The right dorsolateral prefrontal cortex is essential in time reproduction: an investigation with repetitive transcranial magnetic stimulation. *Experimental Brain Research*, 158(3), 366-372.
- Joris, P. ve Yin, T. C. (2007). A matter of time: internal delays in binaural processing. *Trends in Neuroscience*, 30(2), 70-78.
- Jung, S. N., Borst, A. ve Haag, J. (2011). Flight activity alters velocity tuning of fly motion-sensitive neurons. *Journal of Neuroscience*, 31(25), 9231-9237.
- Kagerer, F. A., Wittmann, M., Szélag, E. ve Steinbüchel, N. V. (2002). Cortical involvement in temporal reproduction: evidence for differential roles of the hemispheres. *Neuropsychologia*, 40(3), 357-366.
- Kanai, R., Paffen, C. L., Hogendoorn, H. ve Verstraten, F. A. (2006). Time dilation in dynamic visual display. *Journal of Vision*, 6(12), 8-8.
- Kaneko, S. ve Murakami, I. (2009). Perceived duration of visual motion increases with speed. *Journal of Vision*, 9(7), 14.
- Kaplan, E. ve Benardete, E. (2001). The dynamics of primate retinal ganglion cells. In: *Progress in Brain Research* (Vol. 134, pp. 17-34). Elsevier.
- Karmarkar, U. R. ve Buonomano, D. V. (2007). Timing in the absence of clocks: encoding time in neural network states. *Neuron*, 53(3), 427-438.
- Koch, G., Oliveri, M., Torriero, S. ve Caltagirone, C. (2003). Underestimation of time perception after repetitive transcranial magnetic stimulation. *Neurology*, 60(11), 1844-1846.
- Koch, G., Oliveri, M., Torriero, S., Salerno, S., Gerfo, E. L. ve Caltagirone, C. (2007). Repetitive TMS of cerebellum interferes with millisecond time processing. *Experimental Brain Research*, 179(2), 291-299.
- Kohn, A. ve Movshon, J. A. (2003). Neural adaptation to visual motion in area MT of the macaque. *Neuron*, 39, 681-691.

- Lejeune, H., Maquet, P., Bonnet, M., Casini, L., Ferrara, A., Macar, F., Pouthas V., Timsit-Berthler M. ve Vidal, F. (1997). The basic pattern of activation in motor and sensory temporal tasks: positron emission tomography data. *Neuroscience Letters*, 235(1-2), 21-24.
- Lebedev, M. A. ve Wise, S. P. (2000). Oscillations in the premotor cortex: single-unit activity from awake, behaving monkeys. *Experimental Brain Research*, 130(2), 195-215.
- Lee, K. H., Egleston, P. N., Brown, W. H., Gregory, A. N., Barker, A. T. ve Woodruff, P. W. (2007). The role of the cerebellum in subsecond time perception: evidence from repetitive transcranial magnetic stimulation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(1), 147-157.
- Leon, M. I. ve Shadlen, M. N. (2003). Representation of time by neurons in the posterior parietal cortex of the macaque. *Neuron*, 38(2), 317-327.
- Lewis, P. A. ve Miall, R. C. (2003). Distinct systems for automatic and cognitively controlled time measurement: evidence from neuroimaging. *Curr Opin Neurobiol*, 13(2), 250-255.
- Lewis, P. A. ve Miall, R. C. (2006). Remembering the time: a continuous clock. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(9), 401-406.
- Linden, D. E., Prvulovic, D., Formisano, E., Völlinger, M., Zanella, F. E., Goebel, R. ve Dierks, T. (1999). The functional neuroanatomy of target detection: an fMRI study of visual and auditory oddball tasks. *Cerebral Cortex*, 9(8), 815-823.
- Livingstone, M. S. ve Hubel, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, 7(11), 3416-3468.
- Macar, F., Coull, J. ve Vidal, F. (2006). The supplementary motor area in motor and perceptual time processing: fMRI studies. *Cognitive Processing*, 7(2), 89-94.
- Macar, F., Lejeune, H., Bonnet, M., Ferrara, A., Pouthas, V., Vidal, F. ve Maquet, P. (2002). Activation of the supplementary motor area and of attentional networks during temporal processing. *Experimental Brain Research*, 142(4), 475-485.
- MacDonald, C. J. ve Meck, W. H. (2005). Differential effects of clozapine and haloperidol on interval timing in the supraseconds range. *Psychopharmacology*, 182(2), 232-244.
- Maimon, G., Straw, A. D. ve Dickinson, M. H. (2010). Active flight increases the gain of visual motion processing in *Drosophila*. *Nature Neuroscience*, 13(3), 393-399.
- Malapani, C., Rakitin, B., Levy, R., Meck, W. H., Deweer, B., Dubois, B. ve Gibbon, J. (1998). Coupled temporal memories in Parkinson's disease: a dopamine-related dysfunction. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10(3), 316-331.
- Mante, V., Bonin, V. ve Carandini, M. (2008). Functional mechanisms shaping lateral geniculate responses to artificial and natural stimuli. *Neuron*, 58(4), 625-638.
- Marinho, V., Oliveira, T., Rocha, K., Ribeiro, J., Magalhães, F., Bento, T., ... ve Orsini, M. (2018). The dopaminergic system dynamic in the time perception: a review of the evidence. *International Journal of Neuroscience*, 128(3), 262-282.
- Martin, P. R., White, A. J., Goodchild, A. K., Wilder, H. D. ve Sefton, A. E. (1997). Evidence that blue-on cells are part of the third geniculocortical pathway in primates. *European Journal of Neuroscience*, 9(7), 1536-1541.
- Mauk, M. D. ve Buonomano, D. V. (2004). The neural basis of temporal processing. *Annu. Rev. Neurosci.*, 27, 307-340.
- Matell, M. S. ve Meck, W. H. (2004). Cortico-striatal circuits and interval timing: coincidence detection of oscillatory processes. *Cognitive Brain Research*, 21(2), 139-170.
- Meck, W. H. (1983). Selective adjustment of the speed of internal clock and memory processes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9(2), 171.

- Miall, C. (1989). The storage of time intervals using oscillating neurons. *Neural Computation*, 1(3), 359-371.
- Morrone, M. C., Ross, J. ve Burr, D. (2005). Saccadic eye movements cause compression of time as well as space. *Nature Neuroscience*, 8(7), 950-954.
- Nani, A., Manuello, J., Liloia, D., Duca, S., Costa, T. ve Cauda, F. (2019). The neural correlates of time: a meta-analysis of neuroimaging studies. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 31(12), 1796-1826.
- Nishida, S. ve Johnston, A. (2002). Marker correspondence, not processing latency, determines temporal binding of visual attributes. *Current Biology*, 12(5), 359-368. 46(15), 2456-2464.
- Pariyadath, V. ve Eagleman, D. (2007). The effect of predictability on subjective duration. *PloS ONE*, 2(11), e1264.
- Pearce, J. M. ve Hall, G. (1980). A model for Pavlovian learning: variations in the effectiveness of conditioned but not of unconditioned stimuli. *Psychological Review*, 87(6), 532.
- Penney, T. B., Gibbon, J. ve Meck, W. H. (2000). Differential effects of auditory and visual signals on clock speed and temporal memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 26(6), 1770.
- Petter, E. A., Lusk, N. A., Hesslow, G. ve Meck, W. H. (2016). 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. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 71, 739-755.
- Phillips, D. P. (2008). A perceptual architecture for sound lateralization in man. *Hearing Research*, 238(1-2), 124-132.
- Priebe, N. J. ve Lisberger, S. G. (2002). Constraints on the source of short-term motion adaptation in macaque area MT. II. Tuning of neural circuit mechanisms. *Journal of Neurophysiology*, 88(1), 370-382.
- Rammsayer, T. H. (1999). Neuropharmacological evidence for different timing mechanisms in humans. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology: Section B*, 52(3), 273-286.
- Rammsayer, T. H. ve Lima, S. D. (1991). Duration discrimination of filled and empty auditory intervals: Cognitive and perceptual factors. *Perception & Psychophysics*, 50(6), 565-574.
- Rao, S. M., Mayer, A. R. ve Harrington, D. L. (2001). The evolution of brain activation during temporal processing. *Nature Neuroscience*, 4(3), 317-323.
- Reppas, J. B., Usrey, W. M. ve Reid, R. C. (2002). Saccadic eye movements modulate visual responses in the lateral geniculate nucleus. *Neuron*, 35(5), 961-974.
- Rizzuto, D. S., Madsen, J. R., Bromfield, E. B., Schulze-Bonhage, A., Seelig, D., Aschenbrenner-Scheibe, R. ve Kahana, M. J. (2003). Reset of human neocortical oscillations during a working memory task. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(13), 7931-7936.
- Rose, D., ve Summers, J. (1995). Duration Illusions in a Train of Visual-Stimuli. *Perception*, 24(10), 1177-1187.
- Rousseau, R., Poirier, J. ve Lemyre, L. (1983). Duration discrimination of empty time intervals marked by intermodal pulses. *Perception & Psychophysics*, 34(6), 541-548.
- Schlerf, J. E., Spencer, R. M. C., Zelaznik, H. N. ve Ivry, R. B. (2007). Timing of rhythmic movements in patients with cerebellar degeneration. *The Cerebellum*, 6(3), 221-231.
- Shapley, R. M. ve Victor, J. D. (1978). The effect of contrast on the transfer properties of cat retinal ganglion cells. *The Journal of Physiology*, 285(1), 275-298.
- Soares, S., Atallah, B. V. ve Paton, J. J. (2016). Midbrain dopamine neurons control judgment of time. *Science*, 354(6317), 1273-1277.

- Surwillo, W. W. (1966). Time perception and the 'internal clock': Some observations on the role of the electroencephalogram. *Brain Research*, 2(4), 390-392.
- van Wassenhove, V., Buonomano, D. V., Shimojo, S. ve Shams, L. (2008). Distortions of subjective time perception within and across senses. *PLoS ONE*, 3, e1437.
- Wearden, J. H., Edwards, H., Fakhri, M. ve Percival, A. (1998). Why "sounds are judged longer than lights": Application of a model of the internal clock in humans. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology: Section B*, 51(2), 97-120.
- Wearden, J. H., Denovan, L. ve Haworth, R. (1997). Scalar timing in temporal generalization in humans with longer stimulus durations. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23(4), 502.
- Wearden, J. H. ve Penton-Voak, I. S. (1995). Feeling the heat: Body temperature and the rate of subjective time, revisited. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, 48(2b), 129-141.
- Terao, M., Watanabe, J., Yagi, A. ve Nishida, S. (2008). Reduction of stimulus visibility compresses apparent time intervals. *Nature Neuroscience*, 11(5), 541-542.
- Tomassini, A., Vercillo, T., Torricelli, F. ve Morrone, M. C. (2018). Rhythmic motor behaviour influences perception of visual time. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1888), 20181597.
- Treisman, M. (1963). Temporal discrimination and the indifference interval: Implications for a model of the "internal clock". *Psychological Monographs: General and Applied*, 77(13), 1.
- Treisman, M. (1984). Temporal rhythms and cerebral rhythms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 423, 542.
- Treisman, M., Faulkner, A., Naish, P. L. ve Brogan, D. (1990). The internal clock: Evidence for a temporal oscillator underlying time perception with some estimates of its characteristic frequency. *Perception*, 19(6), 705-742.
- Treisman, M., Cook, N., Naish, P. L. ve MacCrone, J. K. (1994). The internal clock: electroencephalographic evidence for oscillatory processes underlying time perception. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 47(2), 241-289.
- Tse, P. U., Intriligator, J., Rivest, J. ve Cavanagh, P. (2004). Attention and the subjective expansion of time. *Perception & Psychophysics*, 66(7), 1171-1189.
- Ulbrich, P., Churan, J., Fink, M. ve Wittmann, M. (2007). Temporal reproduction: Further evidence for two processes. *Acta Psychologica*, 125(1), 51-65.
- Ulrich, R., Nitschke, J. ve Rammsayer, T. (2006a). Crossmodal temporal discrimination: Assessing the predictions of a general pacemaker-counter model. *Perception & Psychophysics*, 68(7), 1140-1152.
- Ulrich, R., Nitschke, J. ve Rammsayer, T. (2006b). Perceived duration of expected and unexpected stimuli. *Psychological Research*, 70(2), 77-87.
- Umeno, M. M. ve Goldberg, M. E. (1997). Spatial processing in the monkey frontal eye field. I. Predictive visual responses. *Journal of Neurophysiology*, 78(3), 1373-1383.
- Walker, M. F., Fitzgibbon, E. J. ve Goldberg, M. E. (1995). Neurons in the monkey superior colliculus predict the visual result of impending saccadic eye movements. *Journal of Neurophysiology*, 73(5), 1988-2003.
- Walker, J. T. ve Scott, K. J. (1981). Auditory-visual conflicts in the perceived duration of lights, tones, and gaps. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 7(6), 1327.
- Vicario, C. M., Pecoraro, P., Turriziani, P., Koch, G., Caltagirone, C. ve Oliveri, M. (2008). Relativistic compression and expansion of experiential time in the left and right space. *PLoS ONE*, 3(3), e1716.
- Xuan, B., Zhang, D., He, S. ve Chen, X. (2007). Larger stimuli are judged to last longer. *Journal of Vision*, 7(10), 2-2.

- Yarrow, K., Haggard, P., Heal, R., Brown, P. ve Rothwell, J. C. (2001). Illusory perceptions of space and time preserve cross-saccadic perceptual continuity. *Nature*, 414(6861), 302-305.
- Yarrow, K., Haggard, P. ve Rothwell, J. C. (2004). Action, arousal, and subjective time. *Consciousness and Cognition*, 13(2), 373-390.
- Zakay, D. (1993). Relative and absolute duration judgments under prospective and retrospective paradigms. *Perception & Psychophysics*, 54, 656-664.
- Zakay, D. ve Block, R. A. (1995). An attentional-gate model of prospective time estimation. *Time and The Dynamic Control of Behavior*, 167, 178.
- Zakay, D. ve Block, R. A. (1997). Temporal cognition. *Current Directions in Psychological Science*, 6(1), 12-16.
- Zakay, D. ve Block, R. A. (2004). Prospective and retrospective duration judgments: an executive-control perspective. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 64(3), 319-328.