

La percepción del tiempo: una revisión desde la Neurociencia Cognitiva

ÁNGEL CORREA^{1,2}, JUAN LUPIÁÑEZ¹ Y PÍO TUDELA¹

¹Universidad de Granada; ²University of Oxford



Resumen

Presentamos una revisión acerca de los procesos cognitivos y estructuras cerebrales que subyacen al procesamiento temporal, especialmente aquel demandado por tareas de estimación temporal de intervalos del orden de centenas de milisegundos. Un recorrido por los principales hallazgos de la Neurociencia Cognitiva revela la existencia de circuitos cerebrales especializados en tareas de cronometraje. Concretamente, en la percepción del tiempo intervienen estructuras subcorticales como el cerebelo y los ganglios de la base, que sirven a una función de cronometraje automático. Éstas, en conexión con áreas corticales como la corteza prefrontal y parietal, se encargan de aspectos más controlados como la acumulación y el registro de intervalos temporales generados por el cronómetro. Finalmente, se analiza la percepción del tiempo en relación con la atención, haciendo especial énfasis en el mecanismo atencional de orientación en el tiempo: éste permite una anticipación y preparación hacia el momento clave de ocurrencia de eventos importantes.

Palabras clave: Tiempo, percepción, procesamiento temporal, atención, orientación endógena temporal, Psicología Experimental, Neurociencia Cognitiva, revisión.

Abreviaturas: CNV (variación contingente negativa), TMS (estimulación magnética transcranial), DLPFC (corteza prefrontal dorsolateral), VLPFC (corteza prefrontal ventrolateral), SMA (área motora suplementaria).

Time perception: A review from Cognitive Neuroscience

Abstract

We present a review on the cognitive processes, structures and cerebral mechanisms underlying temporal processing, with special attention being paid to tasks involving temporal estimation of intervals of several hundreds of milliseconds. The main findings in Cognitive Neuroscience regarding time reveal the existence of brain systems specialized for timing tasks. Specifically, time perception involves subcortical structures such as the cerebellum and basal ganglia, which function is automatic timing. They are connected to cortical areas such as prefrontal and parietal cortex, thus carrying out controlled processes such as the accumulation and storage of temporal pulses generated by the internal clock. Finally, perception of time is related to another main cognitive process such as attention, emphasising the attentional mechanism of temporal orienting, which allows the anticipation and preparation to the future occurrence of relevant events.

Keywords: Time, perception, temporal processing, attention, endogenous temporal orienting, Experimental Psychology, Cognitive Neuroscience, review.

Agradecimientos: Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Educación y Cultura con una beca predoctoral y postdoctoral (FPU-AP2000-3167 y EX2005-1028) y por la Universidad de Granada con una beca postdoctoral al primer autor, y mediante los proyectos de investigación de Juan Lupiáñez (MCyT, BSO2002-04308-C02-02) y Pío Tudela (MCyT, BSO2003-07292). Agradecemos a Salvador Soto-Faraco y a Juan J. Ortells sus comentarios a la versión previa del manuscrito.

Correspondencia con los autores: Ángel Correa. Department of Experimental Psychology, South Parks Road, Oxford OX1 3UD. Teléfono: +44-1865-271338; Fax: +44-1865-310447. E-mail: angel.correa@psy.ox.ac.uk - act@ugr.es

APROXIMACIÓN FILOSÓFICA A LA COMPRENSIÓN DEL TIEMPO

El tiempo es un concepto que fácilmente desborda nuestra comprensión y que frecuentemente adquiere un valor trascendental que lo sitúa en el ámbito de la metafísica, lo cual ha dificultado a lo largo de la historia un acercamiento científico al mismo. No obstante, entender el fenómeno del tiempo siempre ha preocupado a los filósofos, astrónomos, físicos, psicólogos o neurocientíficos, entre otros. ¿Por qué nos fascina de esta manera? La respuesta podría estar en el hecho de que posee la característica de la ubicuidad. El tiempo es tan intrínseco a cada uno de los sucesos que ocurren en la naturaleza que podemos encontrar ritmicidad o periodicidad tanto a niveles macroscópicos como microscópicos, por ejemplo en las órbitas de los planetas, los equinoccios, años solares, los periodos de día y noche, la fotoperiodicidad de las plantas, los ritmos circadianos en los animales, los ciclos en la división de las células, la frecuencia de las ondas electromagnéticas, las órbitas de los electrones en los átomos, etcétera. Realmente, sería difícil imaginar como podría desarrollarse la vida al margen de la dimensión de tiempo.

En la mitología griega, encontramos la figura de *Cronos*, el dios del tiempo. Cronos devoró a sus hijos para conseguir la inmortalidad. El tiempo también parece consumirlo todo, permaneciendo indestructible.

Desde la filosofía, Aristóteles creía en la existencia de un tiempo absoluto. Es decir, dos observadores, sean cualesquiera que sean sus circunstancias, obtendrían una misma medida de un intervalo de tiempo entre dos sucesos con la única condición de que tuvieran un reloj lo suficientemente preciso. El tiempo se consideraba como un marco de referencia fijo, inmutable, sobre el que van sucediendo los acontecimientos. De este modo, era lógico pensar que el tiempo había existido desde siempre.

Sin embargo, Kant (1781, véase Kant, 1966) niega al tiempo esa realidad absoluta que le concedía Aristóteles. Según Kant, “el tiempo es únicamente una condición subjetiva de nuestra intuición humana (que es siempre sensible, es decir, en la medida en que somos afectados por objetos), y en sí mismo, fuera del sujeto, no es nada” [p. 32]¹. Además, “el tiempo es la forma de la intuición de nosotros mismos y de nuestro estado interior. El tiempo no puede ser una determinación de los fenómenos externos, no pertenece ni a la figura ni a la situación, etcétera, sino que determina la relación de las representaciones en nuestros estados internos. Como esta intuición interior no tiene figura alguna, procuramos suplir esta falta por analogía y nos representamos la sucesión del tiempo con una línea prolongable hasta lo infinito, cuyas diversas partes constituyen una serie que es de una sola dimensión, y derivamos de las propiedades de esta línea todas las del tiempo excepto una: que las partes de las líneas son simultáneas, mientras que las del tiempo son siempre sucesivas” [p. 31]. En resumen, el tiempo existe como forma *a priori* de la perceptibilidad, es decir, como condición de la posibilidad de nuestra percepción y previa a ella. La subjetivación del tiempo de Kant constituye una aproximación muy importante para el estudio científico del tiempo, pues nos obliga a indagar en una de las estructuras básicas del aparato perceptual.

Desde la física, las ideas que han dominado el panorama científico durante cuatro siglos surgen en el contexto de la mecánica clásica. Newton, al igual que Aristóteles, era fiel defensor de la existencia de un tiempo y un espacio absolutos, de la misma manera que creía en la existencia de un Dios absoluto. No obstante, la teoría de la relatividad ha supuesto una gran revolución en la concepción científica sobre el tiempo. Pero, ¿cómo repercute esto en la aproximación psicológica al estudio del tiempo? Básicamente, con la teoría de la relatividad se introduce

un concepto que impulsa una definición del tiempo más ligada a los fenómenos naturales que a los metafísicos, que es la “flecha del tiempo” (Hawking, 1988; véase también Riba, 2002, para una breve introducción en castellano a la filosofía y física del tiempo). El concepto de tiempo siempre va ligado a la idea de cambio, por ejemplo, en el estado de la materia. Este cambio siempre ocurre en la dirección que apunta la flecha del tiempo, es decir, de “atrás” hacia “delante”, de “antes” a “después”. En principio, se postulan tres flechas del tiempo. La flecha termodinámica es la dirección del tiempo en la que el desorden o entropía aumenta. La flecha cosmológica es la dirección del tiempo en la que el universo está expandiéndose en lugar de contrayéndose. La flecha psicológica es la dirección en la que sentimos que pasa el tiempo, la dirección en la que recordamos el pasado pero no el futuro.

La flecha psicológica pone de manifiesto que la Psicología tiene mucho que decir en el estudio del tiempo, como apuntaba Kant, al considerarlo como un fenómeno resultante de nuestra forma de percibir el mundo. Al respecto, Bertrand Russell (1992) considera que la memoria es esencial en la percepción del cambio, o sea, del tiempo: “Cuando miramos el reloj, podemos ver moverse el segundero, pero sólo la memoria nos dice que las manecillas de los minutos y las horas se han movido” [p. 220].

Por otro lado, la teoría de la relatividad también aporta el concepto de la dimensión “espacio-tiempo”, lo que manifiesta la necesidad de considerar conjuntamente ambos aspectos en el estudio de la cognición, ya que nuestro sistema cognitivo, como cualquier elemento de la naturaleza, está constantemente influido y limitado por la dimensión espaciotemporal del contexto. Así, del mismo modo que tradicionalmente se han estudiado procesos cognitivos ligados al espacio (percepción del espacio, atención, memoria o aprendizaje espacial), también es necesario estudiarlos en relación con el tiempo (véase también, Rosa y Travieso, 2002), porque ambas dimensiones se influyen de forma recíproca. De este modo, para comprender profundamente el fenómeno general de la percepción no sólo es importante la percepción del espacio sino también la percepción del tiempo, ya que espacio y tiempo son dos atributos indispensables de la percepción (Kubovy, 1981). En consecuencia, en el próximo apartado se profundiza en las aproximaciones psicológicas al estudio experimental de la percepción del tiempo.

APROXIMACIÓN DESDE LA PSICOLOGÍA EXPERIMENTAL A LA PERCEPCIÓN DEL TIEMPO

Desde un nivel computacional de explicación (Marr, 1982), es posible justificar el estudio del fenómeno de la computación del tiempo², siguiendo una aproximación evolucionista. Desde esta perspectiva, la coordinación temporal en cuanto a secuenciación y cronometraje de los elementos constituyentes de procesos cognitivos o acciones motoras complejas, la representación perceptual coherente de los patrones temporales que presenta la sucesión de elementos en la naturaleza, o la anticipación temporal de la ocurrencia futura de acontecimientos, son aspectos de vital importancia para una adaptación exitosa al medio. De otra manera, escapa de nuestra comprensión imaginar un organismo cuyas interacciones con el ambiente no queden enmarcadas en las coordenadas espaciotemporales por las que se rigen los acontecimientos naturales (*v.g.*, Lashley, 1951). Por tanto, la evolución de un sistema que sea sensible a la dimensión temporal parece un requisito básico para la supervivencia.

La preocupación por el tiempo desde la Psicología se remonta prácticamente a los orígenes mismos de la disciplina. Por ejemplo, en el siglo XIX Külpe formu-

ló los atributos fundamentales de la sensación: la cualidad, la intensidad y la duración eran atributos de todos los sentidos, mientras que la visión y el tacto además incluían la extensión como atributo. Por otro lado, Mach intentó aplicar la ley de Weber a la percepción del tiempo y Vierordt descubrió el punto de indiferencia, es decir, aquel intervalo de tiempo que no da lugar a las sobrestimaciones típicas de cuando se juzga la duración de intervalos cortos ni a las infraestimaciones propias de intervalos largos (véase Boring, 1942). Más recientemente, Block (1990) distingue tres campos de investigación en la psicología del tiempo: los ritmos biológicos, las experiencias de duración y el estudio del tiempo histórico-cultural.

La presente revisión se centra en la experiencia psicológica de duración, que se refiere a cómo los individuos realizan estimaciones temporales de la duración de los eventos. Más específicamente, este trabajo se circunscribe al estudio de los procesos cognitivos de cronometraje que se ponen en juego en tareas que requieren una estimación de la duración de intervalos del orden de centenas o millares de milisegundos. La revisión incluye tanto tareas de producción como de percepción de intervalos, con el objeto de estudiar si ambas implican un proceso común de estimación temporal o cronometraje (*v.g.*, Macar *et al.*, 2002). En cambio, esta revisión no incluye otros aspectos temporales relacionados con la percepción, tales como los fenómenos de integración y segregación temporal (véase Blake y Lee, 2005, para una revisión).

La existencia de regularidades temporales, tanto en los sucesos externos del ambiente como en los procesos cognitivos internos al individuo, lleva a plantearnos si existe un mecanismo cerebral especializado en la representación del tiempo. Una posibilidad es asumir la existencia de un mecanismo central, es decir, un reloj o cronómetro interno que computa el tiempo de manera explícita y que es independiente de la modalidad sensorial. Por otro lado, el procesamiento del tiempo puede considerarse como una propiedad emergente del modo en que los eventos se organizan de forma implícita en un módulo de procesamiento. En realidad, estas dos concepciones no son necesariamente excluyentes, sino que podrían entenderse como dos formas de computar el tiempo: cronometraje controlado y automático (*v.g.*, Michon, 1985).

El cronometraje automático conlleva una serie de ajustes temporales que son fundamentales para representar y actuar de forma coherente sobre los aspectos cambiantes que estructuran nuestro mundo dinámico. Algunas actividades cotidianas en las que la estimulación perceptual se organiza en patrones temporales son la segmentación en la percepción del habla, la percepción del movimiento o de la música (*v.g.*, M. R. Jones, 1976). Otros ejemplos ilustran el papel del cronometraje para organizar el producto motor, como la ejecución de planes motores complejos en los deportes, la conducción, la producción del habla o el alcance de objetos; en definitiva, el cronometraje participa en toda actividad que implique una secuenciación de elementos en el programa motor de un movimiento (*v.g.*, Lashley, 1951; Rosenbaum y Collyer, 1998). Un ejemplo de procedimiento para estudiar el cronometraje automático es el condicionamiento parpebral, pues como veremos más adelante, la respuesta condicionada de cerrar el párpado debe ser cronometrada con exactitud para evitar eficazmente un soplo de aire dirigido al ojo.

El cronometraje controlado se relaciona con la tarea clásica de discriminación de duración, en la que los observadores han de realizar estimaciones sobre la duración de intervalos de tiempo. A continuación se describen con mayor detalle las dos tareas principales que se utilizan para estudiar la estimación temporal.

Psicofísica de la percepción del tiempo

Una de las tareas clásicas para el estudio de la estimación del tiempo es la de producción temporal, golpeteo, o también llamada cronometraje motor. Concretamente, los participantes escuchan series de tonos a una tasa o ritmo determinado (por ejemplo a 1/550 ms) y deben reproducir dicho ritmo golpeando un botón. Es decir, los participantes estiman intervalos de 550 ms y dan un golpe por cada uno de estos intervalos. Posteriormente, el experimentador calcula la duración promedio y la desviación típica que presenta el intervalo estimado. En otras palabras, para determinar la precisión del mecanismo de cronometraje no sólo es importante analizar el grado de ajuste del promedio general de todas las estimaciones con respecto al intervalo real presentado: también resulta interesante el estudio de la cantidad de variabilidad o dispersión que presenta dicho mecanismo.

La tarea de percepción temporal, estimación de intervalos, o también conocida como discriminación de la duración, normalmente consiste en comparar intervalos de tiempo delimitados por pares de tonos auditivos. Primero se presenta el intervalo de referencia o estándar, que es un espacio vacío de tiempo, un silencio cuya duración queda delimitada por dos sonidos. A continuación se presenta el intervalo de comparación, delimitado por otro par de tonos, que es de mayor o menor duración que el intervalo de referencia. El intervalo estándar suele presentarse antes del intervalo de comparación en cada ensayo, para que no haya que retenerlo en la memoria durante toda la tarea. Los individuos han de juzgar si el intervalo de comparación es más largo o más corto que el estándar. Este procedimiento psicofísico permite calcular el umbral diferencial y el punto de igualdad subjetiva. El umbral diferencial proporciona una medida de agudeza perceptual en el sentido de que valores altos indican una mala discriminación o baja resolución perceptual, porque las diferencias entre intervalos de tiempo han de ser más gruesas para ser percibidas correctamente. El punto de igualdad subjetiva ofrece una estimación del valor que los sujetos consideran que coincide con el estímulo estándar, ya que este valor tiene la misma probabilidad (.50) de ser juzgado como mayor o menor que el estándar.

Esta tarea puede adaptarse para ser aplicada en animales, realizando un entrenamiento para que aprendan a esperar un intervalo de tiempo concreto, que comienza con una señal y termina con la respuesta operante del animal. Sólo se refuerzan las respuestas que se emiten justamente cuando finaliza el intervalo temporal que el animal debe aprender a cronometrar. Después de esta fase de adquisición se introducen algunos ensayos clave donde no se proporciona el refuerzo. Analizando cómo varía en estos ensayos la tasa de respuestas de picoteo o de pulsación de una palanca a lo largo del tiempo se puede inferir que el intervalo estimado por el animal corresponde al momento en que ocurre la tasa máxima de respuestas. Un descubrimiento crítico de estas investigaciones es que a medida que aumenta el intervalo temporal que ha de ser cronometrado, más imprecisas son las estimaciones de la duración del mismo. Esto ha dado lugar a la teoría de cronometraje escalar (Gibbon, Church y Meck, 1984).

Si realizamos un análisis cognitivo de esta tarea, encontraremos que intervienen procesos de cronometraje de intervalos (hay que *medir* la duración del intervalo de referencia y de comparación), procesos de almacenamiento (hay que memorizar el intervalo de referencia para que pueda ser comparado con otros intervalos) y procesos de decisión (hay que comparar la duración de los intervalos). Estos son los procesos que se postulan desde los modelos cognitivos de percepción del tiempo que se describen a continuación.

Modelos cognitivos sobre la percepción del tiempo

Los modelos sobre la percepción del tiempo se diferencian en el tipo de información que consideran que utilizamos para estimar el paso del tiempo. Estos modelos pueden clasificarse en modelos cronobiológicos, basados en la información del medio ambiente (por ejemplo, la luz del sol) y modelos cognitivos, basados en la cantidad de información bien atendida o bien acumulada en memoria. En los modelos de almacenamiento en memoria se considera que el número de estímulos que son codificados durante un periodo de tiempo influye en la estimación del mismo (Ornstein, 1969). No obstante, la evidencia sugiere que la magnitud de la duración recordada no depende tanto de la cantidad de información almacenada, sino del número de cambios que ocurren en un periodo de tiempo. Así, los modelos de cambio en la memoria asumen que a mayor cantidad de cambio en los estímulos interoceptivos y en el contexto psicológico que ocurre durante un intervalo, mayor es la duración recordada del mismo.

Los modelos cognitivos atencionales sobre la percepción del tiempo tratan de explicar cómo influye en las estimaciones temporales la asignación de recursos atencionales al procesamiento del tiempo. La característica fundamental de estos modelos es la existencia de un reloj interno, aunque también consideran la contribución de procesos atencionales y de memoria en la percepción del tiempo. A continuación se describen los dos modelos cognitivos clásicos más influyentes en el campo y que ilustran claramente el mecanismo de la percepción temporal.

Modelo del oscilador temporal interno (Treisman, 1963)

Este modelo surge a partir de investigación con tareas de duración de discriminación de intervalos breves (*v.g.*, Creelman, 1962; véase Grondin, 2001, para una revisión; Treisman, 1963; véase Treisman, Faulkner, Naish y Brogan, 1990, para una formulación más reciente del modelo).

El modelo consta de cinco componentes: marcapasos, contador, almacén, comparador y mecanismo verbal selectivo. El marcapasos a su vez se compone del oscilador temporal, que emite una serie regular de pulsos con una frecuencia determinada. Los pulsos son transmitidos a la unidad de calibración, que controla la tasa final de pulsos que emite el marcapasos multiplicando la frecuencia inicial por un factor de calibración. Por ejemplo, dicha tasa puede aumentar debido a incrementos en el nivel de activación fisiológica (*arousal*). Después, el contador registra el número de pulsos que le llegan durante cierto tiempo y el resultado es almacenado, o bien se manda al comparador. El mecanismo verbal selectivo es un almacén a largo plazo que contiene etiquetas verbales tales como “20 segundos”, “1 minuto”, etcétera.

Modelo de Cronometraje Escalar (Gibbon, Church y Meck, 1984)

Este modelo surge en el contexto del aprendizaje animal, basándose en la idea de que los procesos de condicionamiento dependen del aprendizaje de los intervalos entre eventos, por ejemplo entre la respuesta operante y el refuerzo (véanse Gallistel y Gibbon, 2000; Gibbon, Malapani, Dale y Gallistel, 1997, para revisiones). El modelo contempla cinco componentes que se distribuyen en los tres procesos siguientes: cronometraje (marcapasos e interruptor), almacenamiento (memoria de trabajo-acumulador y memoria de referencia) y decisión (comparador). El proceso de cronometraje comienza en el marcapasos, que produce pulsos a una tasa determinada en un rango que puede oscilar de segundos a minutos. El interruptor es activado por la señal de comienzo del intervalo (*v.g.*, el tono auditivo) y envía los pulsos al acumulador de la memoria de trabajo mientras dura el

intervalo. El acumulador va registrando el número de pulsos. Cuando acaba el intervalo, ese valor de tiempo pasa de la memoria de trabajo para ser almacenado más permanentemente en la memoria de referencia. Por último, en el proceso de decisión se establece una comparación entre el valor de tiempo del ensayo actual almacenado en la memoria de trabajo y el valor almacenado en la memoria de referencia. El sistema emite una respuesta en función de la comparación entre esas dos duraciones. En este modelo además se contemplan procesos atencionales, cuya función es controlar la acumulación de pequeños intervalos de tiempo caracterizados como pulsos, de manera que si un organismo retira la atención, se perderá la cuenta de algunos de estos pulsos dando lugar a una subestimación del intervalo temporal (Brown, 1985).

De forma interesante, este modelo se ha aplicado con éxito para explicar los datos sobre cronometraje obtenidos en humanos (revisión en Allan, 1998). Además, en sus formulaciones posteriores se plantean relaciones entre los distintos componentes y estructuras cerebrales específicas (Gibbon *et al.*, 1997). Por otra parte, es importante matizar que desde la psicología cognitiva se siguen desarrollando nuevos modelos teóricos y reformulaciones de los modelos antiguos en relación con la percepción del tiempo (*v.g.*, Large y Jones, 1999; Poppel, 1997; Rammsayer y Ulrich, 2001; Zackay y Block, 1996). En cualquier caso, aquí no entraremos en detalle ya que la mayoría de estos comparten muchas de las ideas básicas de los modelos clásicos ya explicados y que aún siguen vigentes en el ámbito de la percepción del tiempo.

Siguiendo la aproximación de los niveles de explicación de Marr (1982), podemos situar estos modelos teóricos en el nivel *algorítmico*, que estaría basado en explicaciones acerca de cómo se lleva a cabo la función de la percepción temporal. Por último quedaría, para un análisis completo del fenómeno, el nivel de *implementación*, cuya principal preocupación es describir cómo el cerebro realiza dicha función. En el próximo apartado se desarrollan las aproximaciones más importantes que se han realizado recientemente desde las neurociencias para abordar el problema de cómo se representa la dimensión temporal en el cerebro.

APROXIMACIÓN DESDE LA NEUROCIENCIA COGNITIVA A LA PERCEPCIÓN DEL TIEMPO

La representación del tiempo es una de las grandes cuestiones que aún tiene la neurobiología por resolver. Los primeros modelos computacionales sobre la representación de información temporal están basados en mecanismos de demora de la conducción neural a lo largo de las fibras nerviosas. Braitenberg (1967) utilizó este modelo para explicar la función de control temporal del cerebelo. El tiempo sería medido en función de la distancia recorrida por un impulso nervioso a lo largo de las fibras paralelas entre la señal de entrada y la señal de salida. Aunque sugerente, esta propuesta no se sostiene a la luz de investigaciones posteriores, que indican que las representaciones en el cerebelo se extienden sobre distancias demasiado cortas como para poder computar tiempos útiles (*v.g.*, del orden de cientos de milisegundos), dada la gran velocidad de la conducción neural.

Otros modelos consideran que la codificación temporal se basa en la actuación de procesos fisiológicos oscilatorios que ocurren en un único mecanismo central, el reloj interno, que sirve a la función general de cronometrar un rango amplio de intervalos de tiempo. En cambio, hay otra serie de modelos conocidos como *modelos espectrales*, en los que los códigos temporales son trasladados a códigos espaciales. Es decir, intervalos de diferente duración serían representados por distintos circuitos neuronales, localizados en diferentes áreas del cerebro que no se

solapan, y que presentan demoras temporales específicas causadas por procesos fisiológicos lentos (véase Buonomano y Karmarkar, 2002; Ivry y Spencer, 2004). Es decir, los procesos fisiológicos particulares de un circuito neuronal presentan una demora característica que posibilita el cómputo de intervalos de tiempo en el rango de dicha demora. Por ejemplo, Buonomano (2003) ha observado que en la corteza auditiva de la rata hay neuronas cuyos potenciales de acción pueden presentar demoras de hasta 300 ms tras la aparición de un estímulo. En esta línea, algunos proponen que determinados mecanismos fisiológicos como la plasticidad sináptica a corto plazo, o los potenciales post-sinápticos inhibitorios lentos podrían ser una pieza elemental en el procesamiento temporal, ya que éstos ocurren de forma generalizada en todo el sistema nervioso (Ivry y Spencer, 2004).

El estudio de la representación temporal en el cerebro además plantea la cuestión de si estas representaciones residen en una estructura neural especializada (que sería la sede del cronómetro interno de los modelos cognitivos), o en un circuito cerebral distribuido entre diferentes estructuras. También cabe la posibilidad de que el tiempo se represente de manera local e independiente en diferentes áreas, cuya intervención estaría determinada por las demandas específicas de la tarea. En este sentido, Mauk y Buonomano (2004) sugieren que dado el amplio rango de tareas, comportamientos y áreas cerebrales implicadas en el procesamiento temporal, éste parece estar distribuido y ser una propiedad ubicua e intrínseca a los circuitos cerebrales. Así, estos autores sostienen un modelo basado en redes neurales distribuidas por la corteza que son intrínsecamente capaces de procesar información temporal. Los estudios que se presentan más abajo persiguen aclarar estas cuestiones mediante la búsqueda de las áreas cerebrales y funciones implicadas específicamente en tareas de estimación temporal.

Estudios electrofisiológicos mediante potenciales evocados

La gran resolución temporal junto a su carácter no invasivo que permite la aplicación en humanos, convierten a la técnica de potenciales evocados corticales en una aproximación interesante para el estudio de la percepción del tiempo.

El componente electrofisiológico más claramente asociado a procesos de estimación temporal es la variación contingente negativa (CNV). La CNV es un potencial eléctrico de signo negativo que se registra en electrodos frontales y se considera un índice de la expectativa de aparición inminente de un estímulo que sucede a una señal de alerta (Walter, Cooper, Aldridge, McCallum y Winter, 1964). Ruchkin, McCalley y Glaser (1977) encontraron correlaciones entre la latencia de la CNV previa a la respuesta motora y la longitud del intervalo estimado en una tarea de producción motora temporal, mientras que Ladanyi y Dubrovsky (1985) encontraron relación entre CNV y estimación temporal utilizando tareas de percepción.

Posteriormente, los estudios se han dirigido a establecer relaciones más específicas entre determinados aspectos de la CNV (*v.g.*, latencia, amplitud y pendiente) y los procesos implicados en las tareas de estimación temporal, tales como la codificación, recuperación, comparación entre intervalos temporales, etcétera (Macar y Vidal, 2003; véase Macar y Vidal, 2004, para una revisión; Macar, Vidal y Casini, 1999; Monfort, Pouthas y Ragot, 2000; Penney, 2004; Pfeuty, Ragot y Pouthas, 2005). En tales estudios se observa que el curso temporal de la CNV que se desarrolla durante la estimación de un intervalo refleja la duración del intervalo previamente memorizado, es decir, el intervalo de referencia. A grandes rasgos, podemos concluir que la CNV proporciona una medida a tiempo real del proceso de acumulación de la duración de un intervalo de tiempo.

Estudios neurofisiológicos con animales

Los modelos basados en investigaciones neurofisiológicas realizadas con animales han atribuido al cerebelo una función de cronometraje. La evidencia más robusta procede de los estudios de condicionamiento de la membrana nictitante, que se encuentra debajo del párpado (para una revisión, véase Thompson, 1990). Un aprendizaje adaptativo implica no sólo la predicción del estímulo incondicionado (un soplo de aire) a partir del estímulo condicionado (*v.g.*, un tono), sino la adquisición de la relación temporal precisa entre ambos. Mediante estrategias de lesión y de estimulación de la corteza neocerebelar del conejo se ha demostrado que esta estructura es clave para cronometrar el intervalo entre el estímulo y la respuesta condicionada de cerrar la membrana nictitante. Estudios recientes informan de una especie transgénica de ratones con déficit en procesos sinápticos de la corteza del cerebelo que muestra un deterioro temporal específico de dicha respuesta condicionada (Koekkoek *et al.*, 2003). Por otra parte, el deterioro que muestran pacientes con lesión en el cerebelo en la adquisición del condicionamiento parapebral aporta evidencia adicional (Gerwig *et al.*, 2003).

En el campo de la Neurofarmacología (véanse Meck, 1996, 2005, para revisiones sobre el tema), se ha descubierto que el uso de neurolépticos como el haloperidol (un antagonista dopaminérgico) producía en ratas sobrestimaciones de tiempo, sugiriendo una deceleración del proceso de cronometraje. En cambio, la metanfetamina (agonista dopaminérgico) aceleraba dicho proceso. Estos dos fármacos tienen en común la actuación sobre receptores de vías dopaminérgicas, que abundan en los cuerpos estriados de los ganglios de la base y en regiones del mesencéfalo como la sustancia negra.

Además, los estudios que han utilizado la estrategia de lesión han confirmado la relevancia de tales estructuras en el procesamiento temporal. Así, se ha demostrado que las lesiones en la sustancia negra, en los ganglios de la base, o incluso en zonas de la corteza frontal, deterioraban la discriminación temporal de intervalos en ratas (Matell, Meck y Nicolelis, 2003; Meck, 1996).

Estudios de lesión: neuropsicológicos y de TMS

En el campo de la Neuropsicología clásica se han descrito dos síntomas principales cuando el cerebelo se encuentra dañado. La disdiadoquinesia, que consiste en la incapacidad de alternar rápidamente entre dos movimientos que involucran músculos antagonistas y la dismetría, que consiste en un fallo en el cálculo de la distancia en los movimientos (*v.g.*, la acción de agarrar un objeto antes de llegar a alcanzarlo). Estos síntomas se han interpretado como un deterioro en la habilidad para coordinar temporalmente el inicio y el cese de la actividad muscular (*v.g.*, Timmann, Watts y Hore, 1999). Por ejemplo, en un movimiento hipermétrico la acción de agarrar un objeto se efectuaría demasiado tarde, es decir, una vez sobrepasado dicho objeto, debido a que no se concluyó a tiempo la actividad del músculo agonista del brazo. En el estudio clásico de Ivry y Keele (1989), se observó que los pacientes con lesión en el cerebelo mostraban gran variabilidad en el cronometraje respecto a un grupo control tanto en una tarea de golpeteo como en una tarea de estimación de duración de intervalos. Este resultado supuso un gran apoyo al papel del cerebelo en el cronometraje, el cual no se limitaría exclusivamente al dominio motor, sino que también intervendría en el dominio de la percepción temporal (véase Hazeltine, Helmuth y Ivry, 1997, para una revisión).

En relación con el papel de los ganglios basales en el cronometraje, la investigación neuropsicológica se ha focalizado en los pacientes afectados de Corea de Huntington y de Enfermedad de Parkinson (Artieda, Pastor, Lacruz y Obeso,

1992; Harrington, Haaland y Hermanowicz, 1998; Malapani *et al.*, 1998; Riesen y Schnider, 2001). Los estudios revelan que ambos tipos de pacientes presentan mayor variabilidad en tareas de golpeteo o producción de intervalos, en comparación con un grupo control, es decir, formado por personas con edad y nivel cultural similares pero que no padecían tal enfermedad. Parece que en los pacientes con Parkinson la percepción de duración también es anormal, lo cual sugiere que el deterioro en tareas de golpeteo no se debe exclusivamente a un déficit general de la ejecución motora; más bien sugiere que las operaciones de cronometraje son reguladas a través de vías dopaminérgicas localizadas en los ganglios de la base (véanse Harrington y Haaland, 1999; Meck, 2005; Pastor y Artieda, 1996, para revisiones).

Otros trastornos neuropsicológicos que no implican una lesión adquirida también corroboran la relación entre el neurotransmisor dopamina y la percepción del tiempo. Por ejemplo, los individuos con trastorno por déficit atencional e hiperactividad presentan problemas en tareas de percepción y producción temporal (Barkely, Murphy y Bush, 2001; Kerns, McInerney y Wilde, 2001; Toplak y Tannock, 2005). Del mismo modo, se ha relacionado la esquizofrenia con un deterioro en dichas tareas de cronometraje (Davalos, Kisley y Ross, 2003; Rammsayer, 1990; Volz, Nenadic, Gaser y Rammsayer, 2001). Curiosamente, resulta interesante el hecho de que esta relación también parece darse en sentido inverso, de manera que se ha propuesto un deterioro general en el procesamiento temporal como la causa de trastornos específicos del lenguaje tales como las afasias o dislexias (Merzenich *et al.*, 1996; Tallal, 1980).

Por otro lado, uno de los escasos estudios neuropsicológicos acerca de la intervención de estructuras corticales en la percepción temporal (Harrington, Haaland y Knight, 1998; véase también Koch, Oliveri, Carlesimo y Caltagirone, 2002) encuentra un déficit en una tarea no demorada de estimación de intervalos de 300 y 600 ms, específico de pacientes presentaban lesiones en la corteza parietal y prefrontal derecha, incluyendo su parte dorsolateral y los campos orbitales frontales. La explicación se basaba en un déficit en los procesos atencionales necesarios para la acumulación de la información temporal en la Memoria de Trabajo.

A los tradicionales estudios neuropsicológicos, podemos añadir aquellos que utilizan la técnica de estimulación magnética transcraneal (TMS, del inglés, *Transcranial Magnetic Stimulation*). La TMS permite investigar en humanos sin daño cerebral los efectos de una lesión de forma no invasiva y reversible (Pascual-Leone, Valls-Solé, Wassermann y Hallett, 1994; véase Walsh y Cowey, 2000, para una revisión). Brevemente, la TMS genera lesiones "virtuales" mediante la aplicación de un pulso magnético a un área específica de la corteza, perturbando temporalmente la actividad neural y el funcionamiento de dicha área.

Recientemente se ha empezado a aplicar esta técnica para establecer relaciones causales entre áreas cerebrales y procesos de percepción temporal. Así, los estudios de TMS se han dirigido a estimular el cerebelo (Theoret, Haque y Pascual-Leone, 2001), la corteza dorsolateral prefrontal (DLPFC) derecha (C. R. G. Jones, Rosenkranz, Rothwell y Jahanshahi, 2004; Koch, Olivieri, Torriero y Caltagirone, 2003; véase también Vallesi, Shallice y Walsh, 2006), el área motora suplementaria o SMA (C. R. G. Jones *et al.*, 2004) y la corteza intraparietal derecha (Alexander, Cowey y Walsh, 2005), con la finalidad de encontrar deterioros específicos en tareas de producción y percepción temporal.

Concretamente, encuentran que aplicando TMS sobre el cerebelo medial, pero no sobre otra área que se utiliza de control (corteza motora) se incrementa la variabilidad pero no la precisión en la estimación temporal de intervalos de 475 ms (Theoret *et al.*, 2001). Además, la TMS específicamente sobre el DLPFC derecho (y no sobre otras áreas de control como la parte de corteza motora encar-

gada del movimiento de la pierna o el DLPFC izquierdo) produce una infraestimación de intervalos largos de tiempo, tales como 5 y 15 segundos (Koch *et al.*, 2003) y 2 segundos (C. R. G. Jones *et al.*, 2004; véase Gironell, Rami, Kulishevsky y García-Sánchez, 2005, para un resultado nulo; considérese no obstante con cierta precaución, entre otros aspectos debido a que emplean un intervalo de 3 minutos e instruyen a los sujetos a que utilicen la estrategia de conteo verbal para estimar dicho intervalo).

En resumen, los estudios de TMS confirman la importancia del cerebelo y del DLPFC derecho en tareas de producción temporal de intervalos cortos (cientos de milisegundos) y largos (varios segundos), respectivamente. No obstante, es esperable un rápido desarrollo tanto en la cantidad como en la especificidad de las investigaciones en este nuevo campo, de manera que contemos con conclusiones más sólidas. Por ejemplo, un avance interesante consistiría en la utilización de tareas de percepción temporal no contaminadas por aspectos motores, así como de tareas control (por ejemplo, de retención de información no temporal) con objeto de establecer una doble disociación entre áreas cerebrales y funciones cognitivas (*v.g.*, Alexander *et al.*, 2005).

Como conclusión provisional, la evidencia a partir de los estudios con lesión cerebral y TMS ha permitido establecer un vínculo causal entre los procesos de cronometraje que postulaban los modelos cognitivos y estructuras cerebrales específicas. En concreto, el proceso de cronometraje se relaciona con una estructura subcortical que puede ser el cerebelo, los ganglios de la base o un circuito formado por ambos. Por otra parte, los procesos de memoria de trabajo para la representación y comparación de intervalos temporales se asocian con áreas de la corteza prefrontal. La pregunta que surge entonces es ¿cómo se relacionan estas estructuras para cumplir la función de computar un intervalo corto de tiempo? Los estudios que se presentan a continuación aportan información en este sentido.

Estudios con técnicas de neuroimagen

El número de estudios con neuroimagen sobre la percepción del tiempo ha experimentado un crecimiento espectacular en estos últimos años, de modo que pueden contarse hasta 20 estudios publicados entre los años 2000 y 2003 (véanse Lewis y Miall, 2003; Macar *et al.*, 2002, para revisiones). En la primera investigación con neuroimagen que conocemos (Jueptner *et al.*, 1995), se empleó la técnica de tomografía por emisión de positrones para localizar la función de cronometraje mediante una tarea de percepción de duración. Principalmente, observaron activaciones significativas en el cerebelo y en los ganglios basales. Uno de los estudios posteriores más influyentes fue el de Rao, Mayer y Harrington (2001), quienes encontraron con resonancia magnética funcional ligada a eventos, activaciones en la vermis del cerebelo y en los ganglios de la base (putamen derecho y caudado bilateral) que eran específicas para la tarea de percepción de duración. A nivel de la corteza, encontraron activación temprana en las áreas premotora bilateral (incluyendo SMA) y parietal inferior derecha, seguida de una activación más tardía del DLPFC derecho. De acuerdo al modelo de memoria de trabajo de Baddeley (1986), la activación del área premotora fue relacionada con la función de repaso del bucle o lazo articulario, que mantendría activa en la memoria de trabajo la representación del intervalo estándar, mientras que el DLPFC se encargaría de la función ejecutiva de manipular la información activa en la memoria de trabajo (es decir, de comparar los intervalos) y de seleccionar una respuesta.

En el trabajo de revisión del 2002 (Macar *et al.*, 2002), Macar y colegas muestran que las características particulares de la tarea de cronometraje (discreto frente a rítmico, estimación perceptual frente a motora) no afectan al patrón básico de activaciones observado. Dicho patrón incluye algunas áreas relacionadas con funciones atencionales, como la corteza DLPF derecha, inferior parietal y cíngulo anterior, y otras áreas como el SMA. Así, estos resultados cuadran con la concepción del cronómetro central interno cuyo producto es utilizado indistintamente en una diversidad de tareas.

Por el contrario, la revisión de Lewis y Miall (2003) defiende que es precisamente el agrupamiento indiscriminado de tareas lo que ha propiciado la ambigüedad que existe actualmente en los trabajos de revisión acerca de las áreas importantes para la estimación del tiempo. Los autores realizan un interesante análisis cognitivo de las tareas, que se relaciona con las funciones de cronometraje automático y controlado explicadas anteriormente (Michon, 1985). En función de este análisis, los estudios quedan agrupados según tres características básicas de tarea: el rango de duración que ha de ser estimado, el uso de movimientos o procesos motores para realizar la estimación temporal y la predictividad que presenta la tarea. Estas características son importantes porque definen el carácter automático/controlado de los procesos de cronometraje.

Así, el cronometraje de intervalos breves del rango de cientos de milisegundos en tareas que además demandan movimiento (*v.g.*, tarea de golpeteo) implica la actuación de procesos motores automáticos. Asimismo, algunos autores consideran que las estimaciones en rangos inferiores al segundo son automáticas mientras que en rangos superiores intervienen mecanismos diferentes, por ejemplo de carácter más controlado, tales como atención y memoria (Gibbon *et al.*, 1997; Ivry, 1996; Lewis y Miall, 2003; Poppel, 1997; Rammsayer, 1999; sin embargo, véase Rammsayer y Ulrich, 2005). Además, la realización de tareas sobreaprendidas que presentan un patrón predecible no requiere atención, de modo que podría estar basada en un plan o programa motor automático. En conclusión, la hipótesis principal de Lewis y Miall consiste en que las tareas de cronometraje automático implican la actuación de circuitos motores automáticos al margen de la atención, mientras que las tareas de cronometraje controlado implican la actuación de procesos controlados de atención y memoria de trabajo.

El agrupamiento de los estudios de neuroimagen en función de tareas de cronometraje automático y controlado reveló una disociación de circuitos cerebrales. En particular, las tareas de cronometraje automático mostraron la activación del SMA, áreas premotoras, corteza sensoriomotora izquierda, corteza auditiva (lóbulo temporal superior), cerebelo derecho y ganglios de la base. Aunque la activación de la corteza auditiva podría considerarse como un confundido debido a la utilización de estimulación auditiva, algunos estudios encuentran activación similar aún en ausencia de dicha estimulación (*v.g.*, Coull, Frith, Buchel y Nobre, 2000). Análogamente al procesamiento motor, las representaciones temporales en la modalidad auditiva cumplen un papel esencial para el procesamiento en la modalidad auditiva. En conclusión, este sistema de cronometraje automático podría utilizar las capacidades de computación temporal que presenta tanto el cerebelo como circuitos corticales especializados en procesamiento motor o auditivo.

En cambio, el cronometraje controlado se relaciona fundamentalmente con áreas de la corteza parietal y prefrontal del hemisferio derecho, que reflejarían la actuación respectiva de procesos atencionales y de memoria de trabajo. Un estudio posterior aporta evidencia adicional del papel del DLPFC derecho (y añaden el área prefrontal ventrolateral –VLPFC– y la ínsula anterior) en el cronometraje controlado (Lewis y Miall, 2006).

No obstante, el debate aún está abierto y la disociación entre circuitos de cronometraje automático y controlado no parece ser tan fina como defienden Lewis y Miall. Concretamente, parece que ciertas estructuras como el cerebelo, ganglios de la base y SMA se activan independientemente de que la tarea implicada sea de percepción (supuestamente implicando cronometraje controlado) o de producción motora de intervalos de tiempo (véase Macar, Coull y Vidal, 2006, para una revisión). Macar y colegas critican los meta-análisis de Lewis y Miall porque no consideran cuidadosamente las diferencias entre las condiciones control de distintos estudios, lo que obviamente determina los patrones de activación relativos a la condición experimental. Además, argumentan que la clasificación de las tareas en términos de automático y controlado no siempre está fundada (por ejemplo, una tarea de producción de intervalos de 700 ms no es necesariamente automática, si esta requiere entrenamiento para lograr gran precisión). En este sentido, la atribución de carácter automático y controlado únicamente en función de la duración del intervalo a estimar no parece que se sostenga con gran fundamento (Lewis y Miall, 2006; Pouthas *et al.*, 2005; Rammsayer y Ulrich, 2005). Así, aunque en su revisión es posible encontrar áreas comunes a cronometraje automático y controlado (*v.g.*, SMA), Lewis y Miall promulgan la existencia de circuitos independientes basándose en su dicotomía establecida a priori.

En conclusión, podemos destacar las activaciones comunes a varios estudios y revisiones de estudios de estimación temporal, tales como áreas prefrontales (DLPFC), premotoras, SMA, corteza parietal, ínsula, cerebelo y ganglios de la base. Una explicación integradora, que concilie las posturas enfrentadas del grupo de Macar y de Miall, podría ser la siguiente: a la actuación de estructuras subcorticales propias del sistema de cronometraje automático (*v.g.*, el cerebelo) se añadiría la implicación de áreas prefrontales relacionadas con procesos de memoria de trabajo, así como de áreas parietales relacionadas con funciones atencionales, dando lugar a un sistema versátil que en este caso se ocupa del control del procesamiento temporal.

Estructuras cerebrales clave para el procesamiento temporal

Cerebelo

Las diferentes disciplinas neurocientíficas convergen en la idea de que el cerebelo es una estructura fundamental para la realización de diversos cómputos temporales relevantes para un conjunto de tareas, tales como el condicionamiento parpebral (Thompson, 1990), la sincronización temporal de movimientos (Timmann *et al.*, 1999), la percepción de intervalos temporales (Ivry y Keele, 1989; Jueptner *et al.*, 1995; Smith, Taylor, Lidzba y Rubia, 2003; Theoret *et al.*, 2001) o la percepción de la velocidad relativa de varios objetos (revisiones en Hazeltine, Helmuth y Ivry, 1997; Ivry y Spencer, 2004).

Desde un punto de vista evolucionista, Ivry y colegas (Ivry y Keele, 1989) plantean la hipótesis de que la capacidad del cerebelo para el procesamiento temporal, que evolucionó originariamente para el control motor, podría haberse generalizado a otros contextos volviéndose accesible para la ejecución de otras tareas que también requieren cómputos de tiempo. Siguiendo esta lógica, dichos autores consideran que la función de cronometraje es la manifestación específica de una capacidad más general del cerebelo: la predicción. Podemos citar tres ejemplos de procesos independientes en los que el cerebelo actúa como un dispositivo de predicción temporal. El condicionamiento clásico implica anticipar el comienzo del estímulo incondicionado con el objeto de emitir la respuesta condicionada de forma adaptativa. En el procesamiento motor, la copia eferente es

predictiva en el sentido de que la información sobre el siguiente movimiento a realizar en un programa motor (la copia eferente) llega al cerebelo antes que la información aferente que procede de la realización de dicho movimiento. En las tareas de producción y percepción temporal, para un buen cronometraje se requiere la habilidad de predecir cuándo ocurrirá el siguiente evento, ya sea el próximo golpeteo o el tono final del intervalo estándar, respectivamente. En este sentido, los sujetos realizan juicios prospectivos sobre intervalos de tiempo. En resumen, los estudios revelan la implicación del cerebelo en tareas que requieren una representación precisa de la información temporal, como el aprendizaje de secuencias motoras, golpeteo rítmico, discriminación perceptual de la duración, percepción de fonemas y anticipación atencional (Ivry y Spencer, 2004).

Ganglios de la base

Por otra parte, los datos indican que las operaciones de cronometraje son reguladas por otra estructura subcortical, los ganglios de la base, a través de vías dopaminérgicas en los núcleos caudado y putamen del estriado (véase Harrington y Haaland, 1999, para una revisión; Malapani *et al.*, 1998; Meck, 1996; O'Boyle, Freeman y Cody, 1996; Pastor, Jahanshahi, Artieda y Obeso, 1992; Rao *et al.*, 2001). No obstante, actualmente no hay datos que permitan la elección de una estructura y la exclusión de la otra como sustrato neural de la estimación del tiempo. Al contrario, más adelante se describen varios modelos que contemplan una conexión entre cerebelo y ganglios de la base para formar una red neural distribuida. Un dato a favor de estos modelos consiste en que la mayoría de la investigación sobre el papel de los ganglios basales en cronometraje ha utilizado intervalos temporales de varios segundos o minutos, es decir, más largos que en las investigaciones sobre el cerebelo, que suelen utilizar intervalos de varios cientos de milisegundos. Así, cabe la posibilidad de que estas estructuras actúen interconectadas para cubrir diferentes rangos temporales (*v.g.*, Hazeltine *et al.*, 1997; Mauk y Buonomano, 2004).

Lóbulo frontal

En cuanto a la implicación de la corteza prefrontal, parece ser que ésta lleva a cabo una función típica de la memoria de trabajo, como el mantenimiento activo, la monitorización y organización de las representaciones, cuya información es de tipo temporal en este caso particular. Sin embargo, también hay posturas que defienden una especialización de esta región en el cronometraje. Por ejemplo, se ha asociado con la función de contar los pulsos que va acumulando del marcapasos, con un mecanismo atencional que manda los pulsos al acumulador (es decir, lo que previamente se ha llamado 'interruptor'), con un mecanismo de memoria específico implicado en el almacenamiento y recuperación de información temporal, o incluso se ha propuesto como la sede del mecanismo de cronometraje (Harrington *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 2003; Zackay y Block, 1996).

Concretamente, los estudios neuropsicológicos, de TMS y de neuroimagen apuntan a dos estructuras clave para la percepción temporal dentro del lóbulo frontal: el SMA (Coull, Vidal, Nazarian y Macar, 2004; Macar *et al.*, 2002; Macar *et al.*, 2006; Rao *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2003) y el DLPFC (Harrington *et al.*, 1998; C. R. G. Jones *et al.*, 2004; Koch *et al.*, 2003; Lewis y Miall, 2006; Rao *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2003). Ambas estructuras, a través de conexiones dopaminérgicas con los ganglios de la base a través del tálamo, parecen tener una función específica de representación o acumulación de la duración temporal, aunque actualmente no está claro cuál es el papel concreto de cada una de ellas, o si aún es posible discriminar entre varias subregiones, tanto dentro del SMA

(*v.g.*, área preSMA) como del DLPFC (*v.g.*, áreas especializadas en cronometraje o en memoria de trabajo).

Corteza parietal

La corteza parietal derecha también parece cumplir un papel relevante en las tareas de estimación temporal (Alexander *et al.*, 2005; Harrington *et al.*, 1998; Rao *et al.*, 2001). A pesar de que ésta ha sido relacionada meramente con procesos atencionales generales implicados en las tareas de percepción del tiempo, estudios electrofisiológicos con registros unicelulares (Janssen y Shadlen, 2005; Leon y Shadlen, 2003) han encontrado correlación entre la actividad de neuronas en la corteza parietal inferior del mono y procesos de anticipación temporal. Por otro lado, la corteza parietal interviene en la codificación espacial y en el procesamiento de cantidades numéricas. Esto condujo a Walsh (2003) a proponer la hipótesis de que la corteza parietal es fundamental para el procesamiento de cantidades en general, independientemente de que estas cantidades expresen distancia espacial, duración temporal o valores numéricos. De hecho, es común encontrar que la metáfora espacial del continuo o línea mental se aplica tanto para cómputos numéricos como temporales.

Modelos neurales sobre la percepción del tiempo basados en los datos de la neurociencia

Una vez determinadas las estructuras cerebrales implicadas y sus funciones específicas, es deseable contar con un modelo integrador que explique cómo se coordinan todas esas áreas para hacer posible la percepción del tiempo. En este contexto, los modelos formulados desde la Psicología Cognitiva anteriormente comentados cobran una gran importancia, pues sirven de base para lograr dicha integración.

El modelo desarrollado por el grupo de Ivry (*v.g.*, Hazeltine *et al.*, 1997; Ivry, 1996; Ivry y Spencer, 2004) sostiene que la percepción del tiempo se realiza mediante una red neural formada por estructuras corticales y subcorticales: el cerebelo, los ganglios de la base y la corteza prefrontal. El cerebelo cronometra y genera las representaciones temporales de milisegundos de duración, y estas representaciones son mantenidas y manipuladas en la corteza prefrontal, que sirve a una función general de memoria de trabajo. Los ganglios de la base, en conexión con la corteza prefrontal, intervendrían en procesos de actualización de la memoria de trabajo mediante un mecanismo de umbral. La función de cronometraje de esta estructura se lograría controlando el número de actualizaciones que se producen en la memoria de trabajo, la cual acumula los valores de tiempo. Así, los agonistas de la dopamina disminuyen el umbral de los ganglios de la base produciendo actualizaciones con mayor frecuencia, dando lugar a sobrestimaciones temporales en comparación con las estimaciones que se realizan bajo los efectos de antagonistas dopaminérgicos.

En el modelo neurofarmacológico de Meck (1996, 2005) se contemplan cinco componentes, de los cuales los tres primeros forman el mecanismo de cronometraje: la sustancia negra, el estriado (caudado-putamen), el globo pálido, el tálamo y la corteza prefrontal. En términos de los modelos cognitivos, la sustancia negra es el *marcapasos*, que manda pulsos regularmente a través del estriado (*interruptor* o puerta de entrada) al globo pálido, que actúa de *acumulador* de pulsos. Estos tres componentes constituyen el “reloj interno” y forman un circuito dependiente de la dopamina, a diferencia del circuito colinérgico que conecta el tálamo y la corteza prefrontal, que está involucrado en procesos de atención y memoria. Entonces, el acumulador manda la información temporal, pasando por

el tálamo, a la corteza prefrontal, donde se encontraba almacenada la duración del intervalo estándar y donde se realiza la comparación.

En el modelo del grupo de Harrington (*v.g.*, Harrington y Haaland, 1999; Rao *et al.*, 2001) se contemplan cinco estructuras preferentemente del hemisferio derecho: ganglios basales (caudado y putamen), tálamo, corteza parietal, área premotora y corteza dorsolateral prefrontal. Los ganglios de la base subyacen a la función de *marcapasos*, interaccionando con procesos de *atención* localizados en el parietal derecho vía tálamo. De la interacción surge la *acumulación* de los pulsos, que es mantenida en la *memoria de trabajo* mediante un repaso ejercido por el área premotora, y esta representación es manipulada (*comparación*) en la corteza dorsolateral prefrontal. Este modelo explicaría la tarea de percepción de duración de la manera siguiente: cuando se presenta el intervalo estándar, su duración es medida por los ganglios basales que actúan como un cronómetro generador de pulsos. Los procesos atencionales (corteza parietal derecha) actúan estrechamente con el cronómetro regulando la acumulación de pulsos. La conexión entre estas dos estructuras es mediada por el tálamo derecho. Antes de llegar a la fase de comparación es necesario mantener activo en la memoria de trabajo el intervalo estándar: esta función la realiza el área premotora, implicada en el circuito de repaso del lazo articulatorio. La última fase requiere una manipulación de la información temporal mantenida en la memoria de trabajo: se han de comparar los dos intervalos y seleccionar una respuesta. En esta función ejecutiva interviene la corteza dorsolateral prefrontal derecha. En este modelo, no hay lugar para el cerebelo en la percepción del tiempo.

Según el modelo de Lewis y Miall (2003, 2006), existen dos circuitos independientes, que prácticamente no se solapan, dedicados al cronometraje automático y controlado. En el cronometraje automático básicamente interviene el circuito motor, concretamente el SMA, corteza premotora, cerebelo y ganglios de la base. Respecto al cronometraje controlado, los autores relacionan las áreas específicamente activadas en sus tareas de estimación temporal con los siguientes procesos implicados en la percepción del tiempo: la activación de las cortezas cingulada anterior y parietal posterior refleja procesos atencionales generales necesarios para el cronometraje controlado, el DLPFC cumpliría función de memoria de trabajo para el intervalo actual y el VLPFC de recuperación de los intervalos de referencia previamente memorizados. Sorprendentemente, en su estudio del 2006 no encuentran activación de estructuras subcorticales, de modo que interpretan que las variaciones en velocidad del marcapasos interno en función de la cantidad de dopamina (*v.g.*, Meck, 1996) no requieren necesariamente de la actuación de los ganglios de la base, sino que puede explicarse en términos de las conexiones dopaminérgicas que recibe el DLPFC. Es decir, los autores concluyen que los ganglios de la base y cerebelo únicamente serían necesarios para el cronometraje automático, mientras que la sede del cronómetro interno para tareas de cronometraje controlado sería el DLPFC.

En conclusión, parece haber un amplio consenso entre los diferentes modelos en considerar que estructuras subcorticales como los ganglios de la base y en especial el cerebelo cumplen una función de cronometraje automático de valores de tiempo en torno al segundo. Las conexiones de estas estructuras con áreas corticales podrían integrar circuitos especializados en los que el cronometraje automático es esencial para el procesamiento motor o auditivo. Además, las conexiones con áreas parietales y prefrontales podrían servir a procesos de cronometraje de carácter más controlado, necesarios para tareas de discriminación perceptual de intervalos de diversa duración.

Tal y como apuntaban los modelos cognitivos y como sugiere la implicación de estructuras cerebrales de memoria y atención en tareas de cronometraje con-

trolado, los procesos de memoria y atención cumplen un papel esencial en la percepción del tiempo. En este sentido, la comprensión del fenómeno de la percepción del tiempo requiere su estudio en relación con dichos procesos cognitivos. A continuación describimos brevemente un interesante campo de investigación que se encarga de esclarecer las relaciones entre procesos atencionales y de percepción del tiempo.

INTERACCIONES CON OTROS PROCESOS COGNITIVOS: EL CASO DE LA PERCEPCIÓN DEL TIEMPO Y LA ATENCIÓN

Los procesos de atención y percepción del tiempo pueden interactuar de múltiples formas. Esta revisión se centra en las tres aproximaciones siguientes: atención y percepción del tiempo, estructura temporal y dinámica atencional, y orientación de la atención en el tiempo.

Algunas investigaciones se han centrado en la idea de que la atención “deforma el tiempo”. La idea fundamental es que el grado de atención que prestemos al fluir del tiempo altera nuestra percepción de la duración. Se analizan fenómenos como la ilusión de duración, donde la aparición de un estímulo breve en una posición espacial o en una modalidad atendida se percibe como más duradera en comparación con la posición o modalidad no atendida (Enns, Brehaut y Shore, 1999; Mattes y Ulrich, 1998). Por otro lado, otros trabajos muestran que la ocurrencia de estímulos inesperados o muy improbables produce que estos sean percibidos como más duraderos en comparación con estímulos cuya ocurrencia es mucho más frecuente (Tse, Rivest, Intriligator y Cavanagh, 2004).

En cambio, otras investigaciones manipulan el grado de atención que se presta a la duración de un intervalo, incluyendo tareas concurrentes que demandan más o menos recursos atencionales (*v.g.*, Coull *et al.*, 2004; véase Zackay y Block, 1996, para una revisión). El resultado más típico consiste en una subestimación del intervalo temporal como consecuencia de la retirada o sobrecarga de la atención (Brown, 1985; véase Brown, 1997, para una revisión).

Por otro lado, se ha investigado la forma en cómo la estructura temporal afecta a la dinámica atencional, es decir, cómo el tiempo “deforma la atención”. De esta forma, las relaciones entre atención y tiempo no son unidireccionales, de modo que la atención no sólo influye sobre la percepción del tiempo, sino que el propio cronometraje de la estructura temporal o rítmica de los acontecimientos del ambiente puede determinar asimismo la dinámica o curso temporal del proceso atencional. Jones y colaboradores han propuesto un modelo dinámico de la atención para explicar cómo las personas captan las regularidades temporales del contexto y cómo utilizan esta estructura temporal para atender a eventos que cambian en el tiempo (Barnes y Jones, 2000; M. R. Jones, Moynihan, MacKenzie y Puente, 2002; Large y Jones, 1999). Este modelo considera que los ritmos externos del ambiente dominan o capturan los ritmos internos atencionales. Es decir, ante la presentación rítmica de una serie de tonos auditivos, hay un componente atencional oscilatorio que responde adaptativamente de manera que cambia su estado habitual previo para entrar en sincronía con el ritmo externo. Así, la expectativa temporal surge de la modulación flexible que ejerce la imposición de un ritmo externo sobre los parámetros temporales que definen el ritmo atencional interno (*v.g.*, la frecuencia o la fase). Como resultado de esta adaptación, el foco atencional queda perfectamente alineado con el momento relevante de la ocurrencia de los eventos, optimizando así el procesamiento de los mismos³.

Orientación endógena temporal de la atención

Por último, una tradición de investigación relativamente reciente se ha dedicado a explorar el modo en que la atención se orienta en el tiempo de forma voluntaria. Esta aproximación investiga el mecanismo que permite a las personas anticipar y prepararse para el momento clave de ocurrencia de un evento importante. Su característica central consiste en que la atención es orientada o focalizada hacia el instante específico en el que se espera que ocurra tal evento⁴. Naturalmente, la percepción temporal aquí cumple un papel básico, en tanto que percibir la duración del intervalo es un requisito previo a la focalización de la atención hacia dicho intervalo.

Para estudiar la orientación temporal endógena (véanse Correa, 2005; Nobre, 2001, para revisiones en castellano y en inglés, respectivamente) se ha utilizado una adaptación al dominio temporal del paradigma de costes y beneficios, originalmente desarrollado por el grupo de Posner para el estudio de la orientación espacial de la atención (Posner, Nissen y Ogden, 1978). Concretamente, los participantes reciben información temporal explícita por medio de señales simbólicas que indican con alta probabilidad el momento de aparición del estímulo objetivo, de manera que éste puede aparecer 'pronto' (*v.g.*, tras un intervalo corto de tiempo de 400 ms) o 'tarde' (tras un intervalo largo de 1400 ms). Habitualmente se observa que el tiempo para detectar el estímulo es menor cuando éste aparece en el momento esperado o atendido frente a cuando aparece en el momento no atendido.

Nuestras investigaciones sugieren que el mecanismo de orientación temporal es endógeno, flexible y universal. Se trata de un mecanismo endógeno, en el sentido de que los individuos controlan el proceso de preparación de forma estratégica e intencional, de acuerdo a expectativas temporales inducidas por la presentación de señales predictivas (Correa, Lupiáñez y Tudela, 2006a). Es flexible en tanto que permite la generación de expectativas que no están limitadas a un intervalo rígido de tiempo, ya que hemos observado efectos atencionales en intervalos de duración diversa (Correa, Lupiáñez, Milliken y Tudela, 2004; Correa, Lupiáñez y Tudela, 2004; véase también Griffin, Miniussi y Nobre, 2001). Por último, el carácter universal de este mecanismo se deduce de la observación de beneficios en la ejecución a través de una diversidad de tareas, tales como la detección, discriminación o identificación de estímulos visuales, en tareas de juicios de orden temporal (Correa, Lupiáñez y Tudela, 2006b) o incluso en contextos con estímulos en movimiento (Correa y Nobre, 2006; Doherty, Rao, Mesulam y Nobre, 2005).

En relación con las consecuencias que la orientación temporal tiene sobre el procesamiento de los estímulos, la aportación más significativa de nuestros estudios ha consistido en cuestionar y ampliar la concepción dominante que mantenía que la orientación temporal exclusivamente influye sobre procesos motores tardíos, pero no sobre procesos perceptuales tempranos (Coull *et al.*, 2000; Coull y Nobre, 1998; Griffin, Miniussi y Nobre, 2002; Miniussi, Wilding, Coull y Nobre, 1999). En concreto, nuestros estudios representan la primera evidencia empírica de que la atención temporal mejora la sensibilidad perceptual para identificar estímulos enmascarados (Correa, Lupiáñez y Tudela, 2005), incrementa la resolución temporal para discriminar el orden de ocurrencia de dos estímulos visuales casi simultáneos (Correa, Sanabria, Spence, Tudela y Lupiáñez, 2006), e intensifica la respuesta electrofisiológica típicamente asociada con procesamiento visual de los estímulos sobre áreas occipitales (Correa, Lupiáñez, Madrid y Tudela, 2006). Esta evidencia, obtenida a partir de diversas metodologías, converge en la idea de que atender a un instante en el tiempo potencia el

procesamiento perceptual de aquellos estímulos visuales que aparecen en el instante atendido.

CONCLUSIONES

Disciplinas como la Filosofía o la Psicología se han interesado a lo largo de la historia por desentrañar los mecanismos que nos posibilitan aprehender el fenómeno del tiempo. A pesar de que es un problema aún por resolver, su abordaje desde las neurociencias ha supuesto un gran impulso al estudio de la percepción del tiempo, aportando nuevos enfoques y herramientas de análisis. Como resultado, estas investigaciones han revelado información relevante acerca de los procesos cognitivos, estructuras y mecanismos cerebrales que entran en juego en aquellas tareas que requieren un procesamiento temporal, aunque nuestra revisión se ha focalizado primordialmente en las tareas de estimación o percepción temporal de intervalos del orden de centenas o millares de milisegundos.

Tras el análisis de las principales contribuciones de las diversas disciplinas, podemos concluir que el concepto de tiempo va unido a la idea de cambio, y que éste puede ser percibido por el individuo en tanto que disponga de una serie de mecanismos básicos que posibiliten un registro de tales cambios. Así, desde la Psicología Cognitiva se han formulado una serie de modelos que contemplan mecanismos como la memoria o la atención, basándose en las tareas de la Psicofísica clásica. Dado que la percepción temporal no sólo implica la atención y la memorización (en definitiva el registro) de los cambios, sino que también requiere un cómputo de la duración o de la extensión de dichos cambios a través del tiempo, los modelos cognitivos han propuesto la existencia de un mecanismo dotado de características temporales como la periodicidad, que posibilite la función de cronometraje. Una de las valiosas contribuciones de estos modelos consiste en que han servido de armazón conceptual para guiar las investigaciones que posteriormente se han realizado desde las neurociencias.

Las aportaciones más significativas de las neurociencias las podemos resumir en tres puntos: 1) La importante distinción empírica y teórica entre procesos automáticos y controlados de cronometraje, 2) el descubrimiento de estructuras cerebrales clave y su posible función en la percepción del tiempo (cerebelo, ganglios basales, SMA, corteza prefrontal y posiblemente parietal), y 3) el planteamiento de modelos neurales para explicar el funcionamiento integrado de tales estructuras en el mecanismo de percepción temporal (circuitos subcortico-corticales especializados en tareas de cronometraje específicas).

En último lugar, hemos analizado la percepción del tiempo en el contexto más general de interacción con otros procesos cognitivos como la atención. La investigación revela que la percepción del tiempo y la atención son procesos con una profunda influencia recíproca. En particular, diversas manipulaciones de la atención (*v.g.*, atención dirigida a una localización espacial o a una modalidad, atención dividida, etcétera) producen sesgos considerables en las estimaciones temporales basadas en cronometraje controlado, lo cual manifiesta el papel de la atención en el control de la acumulación de valores de tiempo. En sentido inverso, también es posible sesgar la dinámica del proceso atencional mediante la inducción de expectativas temporales. Es decir, las personas podemos atender a un punto u otro en el tiempo en función de la información temporal acerca de cuándo ocurrirá un evento importante. Dicha información temporal normalmente está disponible en el medio, bien de forma implícita e inherente a los patrones rítmicos de habla, movimiento, etcétera, bien de forma más explícita a partir de símbolos o claves predictivas (por ejemplo, como las que se usan en seguridad vial para regular el tráfico). El valor adaptativo de la orientación de la

atención en el tiempo es indudable, teniendo en cuenta que facilita tanto el procesamiento perceptual de los estímulos como las respuestas que emitimos ante los mismos.

No obstante, a pesar del gran avance impulsado por la aproximación neurocientífica al estudio del tiempo, aún queda una buena parte del problema por resolver. De este modo, en los años venideros esperamos contar con descripciones más concisas de los mecanismos neurobiológicos que subyacen a la representación del tiempo. Es decir, ¿esta representación se construye a partir de procesos fisiológicos de carácter oscilatorio o a partir de otros procesos fisiológicos como los potenciales post-sinápticos inhibitorios lentos, que causan demoras temporales específicas para determinadas poblaciones de neuronas?

Además, futuras investigaciones ayudarán a determinar si realmente existe un circuito cerebral distribuido entre estructuras corticales y subcorticales que es básico para la medición del tiempo y al que eventualmente se añaden otros circuitos locales especializados en procesamiento temporal en función de la tarea de cronometraje en juego. En tal caso, sería preciso especificar en mayor grado las estructuras que forman de dicho circuito (¿es posible encontrar núcleos especializados dentro de los ganglios de la base, o pequeñas subregiones en el cerebelo, DLPFC o SMA-preSMA?), así como perfilar sus propiedades funcionales: ¿cuál es la función exacta del cerebelo y ganglios de la base en el cronometraje, es decir, en qué situaciones o tareas interviene uno, cuándo el otro y cuándo interactúan entre sí? ¿Las cortezas parietal y prefrontal respectivamente sirven a funciones generales de atención y memoria de trabajo o es posible encontrar una especialización en procesos de percepción temporal? Tampoco parece estar completamente resuelto el debate sobre la existencia de mecanismos independientes de cronometraje de rangos inferiores y superiores al segundo.

En conclusión, el tiempo es un fenómeno complejo que resulta difícil de estudiar, posiblemente debido a la complejidad que implica la percepción del mismo. De este modo, el aparato perceptual necesario para *apreciar* el cambio asociado al paso del tiempo requiere de un mecanismo que también es complejo. Según los modelos cognitivos, se requiere un mecanismo cuyos cambios sean relativamente constantes, con propiedades periódicas, en conjunción con mecanismos atencionales y de memoria que permitan el registro de dichos cambios. Este sistema de registro es la base tanto para las estimaciones de duración, como para las comparaciones con otros valores de duración almacenados. Por otra parte, la distinción entre cronometraje automático y controlado ha clarificado el campo de investigación, en muchos casos explicando la discrepancia de resultados en cuanto a procesos cognitivos y circuitos cerebrales importantes para la estimación temporal. Esta distinción resulta bastante coherente con la idea de circuitos cerebrales integrados por diversas estructuras que pueden acoplarse entre sí de forma flexible para especializarse en la realización de una tarea de cronometraje concreta. En el caso particular de las tareas de estimación temporal objeto de la presente revisión, dicho circuito está formado por las estructuras subcorticales cerebelo y ganglios de la base que cumplen una función de cronometraje automático, y que en conexión con áreas frontales (SMA y DLPFC) y parietal derecha, sirven a procesos de cronometraje controlado implicados en este tipo de tareas. Dada la implicación de procesos atencionales y de memoria fundamentalmente en el cronometraje controlado, es posible explicar por qué la focalización de la atención a los estímulos alarga la duración percibida de los mismos. En último lugar, uno de los valores funcionales de la percepción del tiempo consiste en posibilitar la anticipación temporal de estímulos y la orientación de la atención hacia instantes que son potencialmente relevantes para el individuo.

El presente trabajo de revisión ha pretendido enfatizar la idea de que el tiempo, al igual que el espacio, es una dimensión central para el estudio de la cognición. El tiempo, ya sea como variable dependiente, como variable independiente, o como un elemento clave en el proceso de anticipación de eventos, está presente en la inmensa mayoría de la investigación psicológica experimental, lo cual acentúa la importancia de su estudio. La aproximación multidisciplinar desde las neurociencias al estudio del tiempo en el cerebro (véanse Buhusi y Meck, 2005; Eagleman *et al.*, 2005; Ivry y Spencer, 2004; Mauk y Buonomano, 2004, para revisiones recientes), ha supuesto rápidos e interesantes avances que auguran un futuro prometedor a este campo de investigación.

Notas

¹ La cita de Kant se basa en la traducción inglesa de la *Crítica de la Razón Pura*, realizada por F. Max Müller (1966). De acuerdo con esta edición, la cita correspondería a la página 33 de la 1ª edición (1781) y página 50 de la 2ª edición (1787).

² Los términos generales “procesamiento temporal” y “computación del tiempo” se han empleado indistintamente para hacer referencia al conjunto de operaciones de bajo nivel o procesos neurofisiológicos que realiza el sistema nervioso para procesar el patrón temporal de información entrante, por ejemplo en forma de potenciales de acción (Mauk y Buonomano, 2004). Los términos “estimación temporal” y “cronometraje” se han reservado para designar un proceso cognitivo de más alto nivel, que implica la medición de la duración de un evento, independientemente de que dicha medición sea utilizada para realizar una tarea motora (simular o reproducir un ritmo) o perceptual (comparar y realizar juicios sobre las duraciones de dos elementos).

³ Obsérvese el parecido entre este modelo y el modelo oscilatorio de Treisman (1963) para la percepción temporal. De hecho, este modelo también puede aplicarse para explicar la percepción del tiempo, aunque su característica más importante aquí quizás sea la concepción dinámica de la atención.

⁴ La diferencia respecto a los estudios comentados previamente sobre atención dinámica está en la fuente de información que da lugar a la generación de la expectativa. Ahora se enfatiza el control que las metas del individuo ejercen sobre la dinámica de su proceso atencional (generación endógena de expectativas temporales), en lugar del control que la estructura temporal del ambiente ejerce sobre los procesos atencionales del individuo (generación exógena de expectativas temporales).

Referencias

- ALEXANDER, I., COWEY, A. & WALSH, V. (2005). The right parietal cortex and time perception: back to Critchley and the Zeitfer phenomenon. *Cognitive Neuropsychology*, 22, 306-315.
- ALLAN, L. G. (1998). The influence of the scalar timing model on human timing research. *Behavioural Processes*, 44, 101-117.
- ARTIEDA, J., PASTOR, M. A., LACRUZ, F. & OBESO, J. A. (1992). Temporal discrimination is abnormal in Parkinson's disease. *Brain*, 115, 199-210.
- BADDELEY, A. (1986). *Working Memory*. Oxford: Clarendon/Oxford University Press.
- BARKELY, R. A., MURPHY, K. R. & BUSH, T. (2001). Time perception and reproduction in young adults with attention deficit hyperactivity disorder. *Neuropsychology*, 15, 351-360.
- BARNES, R. & JONES, M. R. (2000). Expectancy, attention, and time. *Cognitive Psychology*, 41, 254-311.
- BLAKE, R. & LEE, S. (2005). The role of temporal structure in human vision. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 4 (1), 21-42.
- BLOCK, R. A. (1990). *Cognitive models of psychological time*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates.
- BORING, E. G. (1942). *Sensation and perception in the history of experimental psychology*. Nueva York: Appleton-Century-Crofts.
- BRAITENBERG, V. (1967). Is the cerebellar cortex a biological clock in the millisecond range? *Progress in Brain Research*, 25, 334-346.
- BROWN, S. W. (1985). Time perception and attention: the effects of prospective versus retrospective paradigms and task demands on perceived duration. *Perception and Psychophysics*, 38, 115-124.
- BROWN, S. W. (1997). Attentional resources in timing: interference effects in concurrent temporal and nontemporal working memory tasks. *Perception and Psychophysics*, 59 (7), 1118-1140.
- BUHUSI, C. V. & MECK, W. H. (2005). What makes us tick? Functional and neural mechanisms of interval timing. *Nature Reviews Neuroscience*, 6, 755-765.
- BUONOMANO, D. V. (2003). Timing of neural responses in cortical organotypic slices. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 4897-4902.
- BUONOMANO, D. V. & KARMARKAR, U. R. (2002). How do we tell time? *Neuroscientist*, 8, 42-51.
- CORREA, Á. (2005). *Preparación atencional basada en expectativas temporales: Estudios comportamentales y electrofisiológicos (Attentional preparation based on temporal expectancy: Behavioural and electrophysiological studies)*. Tesis doctoral, Universidad de Granada, Granada.
- CORREA, Á., LUPIÁÑEZ, J., MADRID, E. & TUDELA, P. (2006). Temporal attention enhances early visual processing: A review and new evidence from event-related potentials. *Brain Research*, 1076 (1), 116-128.
- CORREA, Á., LUPIÁÑEZ, J., MILLIKEN, B. & TUDELA, P. (2004). Endogenous temporal orienting of attention in detection and discrimination tasks. *Perception and Psychophysics*, 66 (2), 264-278.
- CORREA, Á., LUPIÁÑEZ, J. & TUDELA, P. (2004). La orientación de la atención en el tiempo. En J. J. Ortells, C. Noguera, E. Carmoña & M. T. Daza (Eds.), *La Atención: un enfoque pluridisciplinar* (Vol. III, pp. 41-55). Valencia: Promolibro.
- CORREA, Á., LUPIÁÑEZ, J. & TUDELA, P. (2005). Attentional preparation based on temporal expectancy modulates processing at the perceptual-level. *Psychonomic Bulletin and Review*, 12 (2), 328-334.

- CORREA, Á., LUPIÁÑEZ, J. & TUDELA, P. (2006a). The attentional mechanism of temporal orienting: Determinants and attributes. *Experimental Brain Research*, 169 (1), 58-68.
- CORREA, Á., LUPIÁÑEZ, J. & TUDELA, P. (2006b). Influencias de la atención temporal sobre el procesamiento perceptual: Convergencia entre niveles de análisis comportamentales y electrofisiológicos. En M. J. Contreras, J. Botella, R. Cabestrero & B. Gil (Eds.), *Lecturas de Psicología Experimental* (pp. 127-136). Madrid: Universidad Nacional de Educación a Distancia (UNED).
- CORREA, Á. & NOBRE, A. C. (2006). Attentional tracking of moving stimuli guided by temporal expectation. Póster presentado en el 6th. *Congress of the Federation of European Psychophysiology Societies*, 31 Mayo - 3 Junio, Budapest (Hungary).
- CORREA, Á., SANABRIA, D., SPENCE, C., TUDELA, P. & LUPIÁÑEZ, J. (2006). Selective temporal attention enhances the temporal resolution of visual perception: Evidence from a temporal order judgment task. *Brain Research*, 1070 (1), 202-205.
- COULL, J. T., FRITH, C. D., BUCHEL, C. & NOBRE, A. C. (2000). Orienting attention in time: Behavioural and neuroanatomical distinction between exogenous and endogenous shifts. *Neuropsychologia*, 38 (6), 808-819.
- COULL, J. T. & NOBRE, A. C. (1998). Where and when to pay attention: The neural systems for directing attention to spatial locations and to time intervals as revealed by both PET and fMRI. *Journal of Neuroscience*, 18 (18), 7426-7435.
- COULL, J. T., VIDAL, F., NAZARIAN, B. & MACAR, F. (2004). Functional anatomy of the attentional modulation of time estimation. *Science*, 303, 1506-1508.
- CREELMAN, C. D. (1962). Human discrimination of auditory duration. *Journal of the Acoustical Society of America*, 34, 582-593.
- DAVALOS, D. B., KISLEY, M. A. & ROSS, R. G. (2003). Effects of interval duration on temporal processing in schizophrenia. *Brain and Cognition*, 52, 295-301.
- DOHERTY, J. R., RAO, A., MESULAM, M. M. & NOBRE, A. C. (2005). Synergistic effect of combined temporal and spatial expectations on visual attention. *Journal of Neuroscience*, 25, 8259-8266.
- EAGLEMAN, D. M., TSE, P. U., BUONOMANO, D. V., JANSSEN, P., NOBRE, A. C. & HOLCOMBE, A. O. (2005). Time and the brain: How subjective time relates to neural time. *The Journal of Neuroscience*, 25 (45), 10369-10371.
- ENNS, J. T., BREHAUT, J. C. & SHORE, D. I. (1999). The duration of a brief event in the mind's eye. *Journal of General Psychology*, 126, 355-372.
- GALLISTEL, C. R. & GIBBON, J. (2000). Time, rate, and conditioning. *Psychological Review*, 107 (2), 289-344.
- GERWIG, M., DIMITROVA, A., KOLB, F. P., MASCHKE, M., BROL, B., KUNNEL, A., ET AL. (2003). Comparison of eyeblink conditioning in patients with superior and posterior inferior cerebellar lesions. *Brain*, 126, 71-94.
- GIBBON, J., CHURCH, R. M. & MECK, W. H. (1984). Scalar timing in memory. En J. Gibbon & L. Allan (Eds.), *Timing and time perception* (pp. 52-77). Nueva York: Annals of the New York Academy of Sciences.
- GIBBON, J., MALAPANI, C., DALE, C. L. & GALLISTEL, C. (1997). Toward a neurobiology of temporal cognition: advances and challenges. *Current Opinion in Neurobiology*, 7 (2), 170-184.
- GIRONELL, A., RAMI, L., KULISEVSKY, J. & GARCIA-SANCHEZ, C. (2005). Lack of prefrontal repetitive transcranial magnetic stimulation effects in time production processing. *European Journal of Neurology*, 12, 891-896.
- GRIFFIN, I. C., MINIUSI, C. & NOBRE, A. C. (2001). Orienting attention in time. *Frontiers in Bioscience*, 6, 660-671.
- GRIFFIN, I. C., MINIUSI, C. & NOBRE, A. C. (2002). Multiple mechanisms of selective attention: differential modulation of stimulus processing by attention to space or time. *Neuropsychologia*, 40, 2325-2340.
- GRONDIN, S. (2001). From physical time to the first and second moments of psychological time. *Psychological Bulletin*, 127 (1), 22-44.
- HARRINGTON, D. L. & HAALAND, K. Y. (1999). Neural underpinnings of temporal processing: a review of focal lesion, pharmacological, and functional imaging research. *Reviews in the Neurosciences*, 10 (2), 91-116.
- HARRINGTON, D. L., HAALAND, K. Y. & HERMANOWICZ, N. (1998). Temporal processing in the basal ganglia. *Neuropsychology*, 12, 3-12.
- HARRINGTON, D. L., HAALAND, K. Y. & KNIGHT, R. T. (1998). Cortical networks underlying mechanisms of time perception. *The Journal of Neuroscience*, 18, 1085-1095.
- HAWKING, S. W. (1988). *Historia del tiempo. Del big bang a los agujeros negros*. Madrid: Crítica.
- HAZELTINE, E., HELMUTH, L. L. & IVRY, R. (1997). Neural mechanisms of timing. *Trends in Cognitive Sciences*, 1, 163-169.
- IVRY, R. B. (1996). The representation of temporal information in perception and motor control. *Current Opinion in Neurobiology*, 6, 851-857.
- IVRY, R. B. & KEELE, S. W. (1989). Timing functions of the cerebellum. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1, 136-152.
- IVRY, R. B. & SPENCER, R. M. C. (2004). The neural representation of time. *Current Opinion in Neurobiology*, 14, 225-232.
- JANSSEN, P. & SHADLEN, M. N. (2005). A neural representation of the hazard rate of elapsed time in macaque area LIP. *Nature Neuroscience*, 8, 234-241.
- JONES, C. R. G., ROSENKRANZ, K., ROTHWELL, J. C. & JAHANSAHI, M. (2004). The right dorsolateral prefrontal cortex is essential in time reproduction: an investigation with repetitive transcranial magnetic stimulation. *Experimental Brain Research*, 158, 366-372.
- JONES, M. R. (1976). Time, our lost dimension: Toward a new theory of perception, attention, and memory. *Psychological Review*, 83, 323-335.
- JONES, M. R., MOYNIHAN, H., MACKENZIE, N. & PUENTE, J. (2002). Temporal aspects of stimulus-driven attending in dynamic arrays. *Psychological Science*, 13 (4), 313-319.
- JUEPTNER, M., RIJNTJES, M., WELTER, C., FAISS, J. H., TIMMANN, D., MUELLER, S. P., ET AL. (1995). Localization of a cerebellar timing process using PET. *Neurology*, 45, 1540-1545.
- KANT, I. (1966). *Critique of pure reason*. Nueva York: Doubleday y Company, Inc.
- KERNS, K. A., MCINERNEY, R. J. & WILDE, N. J. (2001). Time reproduction, working memory, and behavioral inhibition in children with ADHD. *Child Neuropsychology*, 7, 21-31.
- KOCH, G., OLIVERI, M., CARLESIMO, G. A. & CALTAGIRONE, C. (2002). Selective deficit of time perception in a patient with right prefrontal cortex lesion. *Neurology*, 59, 1658-1659.
- KOCH, G., OLIVERI, M., TORRERO, S. & CALTAGIRONE, C. (2003). Underestimation of time perception after repetitive transcranial magnetic stimulation. *Neurology*, 60, 1844-1846.
- KOEKOEK, S. K. E., HULSCHER, H. C., DORTLAND, B. R., HENSBRÖEK, R. A., ELGERSMA, Y., RUIGROK, T. J. H., ET AL. (2003). Cerebellar LTD and learning-dependent timing of conditioned eyelid responses. *Science*, 301, 1736-1739.
- KUBOVY, M. (1981). Concurrent-pitch segregation and the theory of indispensable attributes. En M. Kubovy & J. R. Pomerantz (Eds.), *Perceptual organization* (pp. 55-98). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- LADANYI, M. & DUBROVSKY, B. (1985). CNV and time estimation. *International Journal of Neuroscience*, 26, 253-257.

- LARGE, E. W. & JONES, M. R. (1999). The dynamics of attending: How we track time varying events. *Psychological Review*, *106*, 119-159.
- LASHLEY, K. (1951). The problem of serial order in behavior. En F. A. Beach, D. O. Hebb, C. T. Morgan & H. W. Nissen (Eds.), *The Neuropsychology of Lashley* (pp. 112-146). Nueva York: McGraw-Hill.
- LEON, M. I. & SHADLEN, M. N. (2003). Representation of time by neurons in the posterior parietal cortex of the macaque. *Neuron*, *38*, 317-327.
- LEWIS, P. A. & MIALL, R. C. (2003). Distinct systems for automatic and cognitively controlled time measurement: evidence from neuroimaging. *Current Opinion in Neurobiology*, *13*, 250-255.
- LEWIS, P. A. & MIALL, R. C. (2006). A right hemispheric prefrontal system for cognitive time measurement. *Behavioural Processes*, *71*, 226-234.
- MACAR, F., COULL, J. & VIDAL, F. (2006). The supplementary motor area in motor and perceptual time processing: fMRI studies. *Cognitive Processing*, *7*, 89-94.
- MACAR, F., LEJEUNE, H., BONNET, M., FERRARA, A., POUTHAS, V., VIDAL, F., ET AL. (2002). Activation of the supplementary motor area and of attentional networks during temporal processing. *Experimental Brain Research*, *142*, 475-485.
- MACAR, F. & VIDAL, F. (2003). The CNV peak: An index of decision making and temporal memory. *Psychophysiology*, *40*, 950-954.
- MACAR, F. & VIDAL, F. (2004). Event-related potentials as indices of time processing: a review. *Journal of Psychophysiology*, *18*, 89-104.
- MACAR, F., VIDAL, F. & CASINI, L. (1999). The supplementary motor area in motor and sensory timing: evidence from slow brain potential changes. *Experimental Brain Research*, *125*, 271-280.
- MALAPANI, C., RATKIN, B., LEVY, R., MECK, W. H., DEWEER, B., DUBOIS, B., ET AL. (1998). Coupled temporal memories in Parkinson's disease: a dopamine-related dysfunction. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *10*, 316-331.
- MARR, D. (1982). *Vision: A computational investigation into the human representation and processing of visual information*. San Francisco: W.H. Freeman.
- MATELL, M. S., MECK, W. H. & NICOLELIS, M. A. L. (2003). Interval timing and the encoding of signal duration by ensembles of cortical and striatal neurons. *Behavioural Neuroscience*, *117*, 760-773.
- MATTES, S. & ULRICH, R. (1998). Directed attention prolongs the perceived duration of a brief stimulus. *Perception and Psychophysics*, *60* (8), 1305-1317.
- MAUK, M. D. & BUONOMANO, D. V. (2004). The neural basis of temporal processing. *Annual Review in Neurosciences*, *27*, 307-340.
- MECK, W. H. (1996). Neuropharmacology of timing and time perception. *Cognitive Brain Research*, *3*, 227-242.
- MECK, W. H. (2005). Neuropsychology of timing and time perception. *Brain and Cognition*, *58*, 1-8.
- MERZENICH, M. M., JENKINS, W. M., JOHNSTON, P., SCHREINER, C., MILLER, S. L. & TALLAL, P. (1996). Temporal processing deficits of language-learning impaired children ameliorated by training. *Science*, *271*, 77-81.
- MICHON, J. A. (1985). The complete time experimenter. En J. A. Michon & J. L. Jackson (Eds.), *Time, mind, and behavior* (pp. 21-52). Berlín: Springer.
- MINIUSI, C., WILDING, E. L., COULL, J. T. & NOBRE, A. C. (1999). Orienting attention in time: Modulation of brain potentials. *Brain*, *122*, 1507-1518.
- MONFORT, V., POUTHAS, V. & RAGOT, R. (2000). Role of frontal cortex in memory for duration: an event-related potential study in humans. *Neuroscience Letters*, *286*, 91-94.
- NOBRE, A. C. (2001). Orienting attention to instants in time. *Neuropsychologia*, *39*, 1317-1328.
- O'BOYLE, D., FREEMAN, J. & CODY, E. (1996). The accuracy and precision of timing of self-paced repetitive movements in subjects with Parkinson's disease. *Brain*, *119*, 51-70.
- ORNSTEIN, R. (1969). *On the experience of time*. Nueva York: Penguin Books.
- PASCUAL-LEONE, A., VALLS-SOLÉ, J., WASSERMANN, E. M. & HALLETT, M. (1994). Responses to rapid-rate transcranial stimulation of the human motor cortex. *Brain*, *117*, 847-858.
- PASTOR, M. A. & ARTIEDA, J. (1996). *Time, internal clocks and movement*. Amsterdam: Elsevier.
- PASTOR, M. A., JAHANSHAHI, M., ARTIEDA, J. & OBESO, J. A. (1992). Performance of repetitive wrist movements in Parkinson's disease. *Brain*, *115*, 875-891.
- PENNEY, T. B. (2004). Electrophysiological correlates of interval timing in the Stop-Reaction-Time task. *Cognitive Brain Research*, *21*, 234-249.
- PFEUTY, M., RAGOT, R. & POUTHAS, V. (2005). Relationship between CNV and timing of an upcoming event. *Neuroscience Letters*, *382*, 106-111.
- POPPEL, E. (1997). A hierarchical model of temporal perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *1* (2), 56-61.
- POSNER, M. I., NISSEN, M. J. & OGDEN, W. C. (1978). Attended and unattended processing modes: The role of set for spatial location. En H. L. Pick & I. J. Saltzman (Eds.), *Models of perceiving and information processing* (pp. 137-157). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- POUTHAS, V., GEORGE, N., POLINE, J. B., PFEUTY, M., VANDEMOORTELE, P. F., HUGUEVILLE, L., ET AL. (2005). Neural network involved in time perception: an fMRI study comparing long and short interval estimation. *Human Brain Mapping*, *25*, 433-441.
- RAMMSAYER, T. H. (1990). Temporal discrimination in schizophrenic and affective disorders: Evidence for a dopamine-dependent internal clock. *International Journal of Neuroscience*, *53*, 111-120.
- RAMMSAYER, T. H. (1999). Neuropharmacological evidence for different timing mechanisms in humans. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *52B*, 273-286.
- RAMMSAYER, T. H. & ULRICH, R. (2001). Counting models of temporal discrimination. *Psychonomic Bulletin and Review*, *8* (2), 270-277.
- RAMMSAYER, T. H. & ULRICH, R. (2005). No evidence for qualitative differences in the processing of short and long temporal intervals. *Acta Psychologica*, *120*, 141-171.
- RAO, S. M., MAYER, A. R. & HARRINGTON, D. L. (2001). The evolution of brain activation during temporal processing. *Nature Neuroscience*, *4*, 317-323.
- RIBA, C. (2002). Tiempo secuencial y explicación inductiva del comportamiento. *Estudios de Psicología*, *23* (1), 61-86.
- RIESEN, J. M. & SCHNIDER, A. (2001). Time estimation in Parkinson's disease: normal long duration estimation despite impaired short duration discrimination. *Journal of Neurology*, *248*, 27-35.
- ROSA, A. & TRAVIESO, D. (2002). El tiempo del reloj y el tiempo de la acción. Introducción al número monográfico sobre Tiempo y Explicación Psicológica. *Estudios de Psicología*, *23* (1), 7-15.

- ROSENBAUM, D. A. & COLLYER, C. E. (1998). *Timing of behavior: Neural, psychological, and computational perspectives*. Cambridge, MA: MIT Press.
- RUCHKIN, D. S., MCCALLEY, M. G. & GLASER, E. M. (1977). Event-related potentials and time estimation. *Psychophysiology*, 14, 451-455.
- RUSSELL, B. (1992). *El conocimiento humano*. Barcelona: Planeta-Agostini.
- SMITH, A., TAYLOR, E., LIDZBA, K. & RUBIA, K. (2003). A right hemispheric frontocerebellar network for time discrimination or several hundreds of milliseconds. *Neuroimage*, 20, 344-350.
- TALLAL, P. (1980). Auditory temporal perception, phonics, and reading disabilities in children. *Brain and Language*, 9 (2), 182-198.
- THEORET, H., HAQUE, J. & PASCUAL-LEONE, A. (2001). Increased variability of paced finger tapping accuracy following repetitive magnetic stimulation of the cerebellum in humans. *Neuroscience Letters*, 306, 29-32.
- THOMPSON, R. (1990). Neural mechanisms of classical conditioning in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 329, 161-170.
- TIMMANN, D., WATTS, S. & HORE, J. (1999). Failure of cerebellar patients to time finger opening precisely causes ball high-low inaccuracy in overarm throws. *Journal of Neurophysiology*, 2, 103-114.
- TOPLAK, M. E. & TANNOCK, R. (2005). Time Perception: Modality and Duration Effects in Attention-Deficit/Hyperactivity Disorder (ADHD). *Journal of Abnormal Child Psychology*, 33 (5), 639-654.
- TREISMAN, M. (1963). Temporal discrimination and the indifference interval: Implications for a model of the "internal clock". *Psychological Monographs*, 77, (Whole No. 576).
- TREISMAN, M., FAULKNER, A., NAISH, P. L. N. & BROGAN, D. (1990). The internal clock: Evidence for a temporal oscillation underlying time perception with some estimates of its characteristic frequency. *Perception*, 19, 705-743.
- TSE, P. U., RIVEST, J., INTRILIGATOR, J. & CAVANAGH, P. (2004). Attention and the subjective expansion of time. *Perception and Psychophysics*, 66, 1171-1189.
- VALLESI, A., SHALLICE, T. & WALSH, V. (2006). Role of the prefrontal cortex in the foreperiod effect: TMS evidence for dual mechanisms in temporal preparation. *Cerebral Cortex*, doi:10.1093/cercor/bhj163.
- VOLZ, H. P., NENADIC, I., GASER, C. & RAMMSAYER, T. H. (2001). Time estimation in schizophrenia: An fMRI study at adjusted levels of difficulty. *Neuroreport*, 12, 313-316.
- WALSH, V. (2003). Time: The back-door of perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 335-338.
- WALSH, V. & COWEY, A. (2000). Transcranial magnetic stimulation and cognitive neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience*, 1, 73-79.
- WALTER, W. G., COOPER, R., ALDRIDGE, V. J., MCCALLUM, W. C. & WINTER, A. L. (1964). Contingent negative variation: an electrical sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain. *Nature*, 203, 380-384.
- ZACKAY, D. & BLOCK, R. A. (1996). The role of attention in time estimation processes. En M. A. Pastor & J. Artieda (Eds.), *Time, internal clocks and movement* (pp. 143-163). Amsterdam: Elsevier.