



**UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA**

Dipartimento di Psicologia

Corso di laurea in scienze e tecniche cognitive e psicobiologiche

**Elaborato finale**

Metabolismo e percezione temporale: il tempo soggettivo negli animali

Metabolism and Time Perception: Subjective Time in Animals

*Relatrice/Relatore*

Prof.ssa/Prof. Campana Gianluca

*Laureanda/o: Sambiagio Martina*

*Matricola: 2076207*

Anno Accademico 2024/2025



## **Indice:**

Introduzione

Capitolo 1: Cos'è il tempo

1.1 Due sistemi temporali

1.2 Principali teorie filosofiche

1.3 La relatività del tempo esterno

1.4 La nascita del tempo

1.5 Considerazioni

Capitolo 2: Come percepiamo il tempo

2.1 Teoria dell'orologio interno

2.2 Basi biologiche dell'orologio interno

2.3 Il ruolo delle funzioni esecutive

2.4 Il ruolo della frequenza cardiaca

2.5 Battito cardiaco e granularità temporale della percezione

2.6 Considerazioni

Capitolo 3: Percezione del tempo nelle altre specie

3.1 Il ruolo della stima del tempo negli animali

3.2 Diverse sensibilità percettive temporali

3.3 Ruolo del battito cardiaco nelle altre specie

3.4 Conclusione



## **Introduzione**

Accadono costantemente eventi intorno a noi che non siamo in grado di percepire sia perché il nostro cervello investe le risorse attentive e cognitive altrove, sia perché la nostra soglia percettiva non è adeguata o ancora perché tali informazioni sono irrilevanti dal punto di vista evolutivo. Non percepiamo, ad esempio, oggetti troppo piccoli o suoni la cui frequenza è troppo elevata o la cui intensità è troppo bassa. Lo stesso principio vale per le soglie percettive degli altri sensi. In tutti gli organismi viventi le pressioni selettive hanno modellato le capacità sensoriali in funzione delle esigenze ecologiche di ciascuna specie favorendo i tratti più adattivi per la loro sopravvivenza e riproduzione.

Il tempo rappresenta una dimensione fondamentale dell'esperienza e come per gli altri aspetti percettivi, la sua elaborazione soggettiva è il prodotto dell'evoluzione. Ogni specie lo percepisce in modo divergente in base alle proprie esigenze ambientali e comportamentali.

Numerose teorie filosofiche e psicologiche concordano sull'ipotesi che il tempo soggettivo sia modulato dalla quantità di informazioni raccolte dall'ambiente in un dato intervallo di tempo oggettivo. Quando siamo concentrati su un solo compito il tempo sembra scorrere più velocemente mentre quando siamo in uno stato di attivazione fisiologica, per esempio in una situazione di pericolo, il cervello è più reattivo, elabora più informazioni e il tempo sembra rallentare.

Partendo dal presupposto che la nostra esperienza cosciente si limita a una frazione delle informazioni presenti in un dato istante, si può ipotizzare che un'altra specie, dotata di una sensibilità percettiva superiore per motivi adattivi, sia in grado di elaborare una maggiore quantità di stimoli nello stesso intervallo di tempo. Ne conseguirebbe una percezione del tempo soggettivo potenzialmente più estesa, ovvero dilatata, rispetto a quella umana.

Alla luce della variabilità dei sistemi sensoriali nelle diverse specie, la variabile principale che ho utilizzato per studiare questa ipotesi è il ruolo del metabolismo nella percezione del tempo. Il battito cardiaco, che modula il metabolismo e l'afflusso di risorse energetiche al sistema nervoso, influisce sul ritmo con cui gli

stimoli vengono elaborati. In generale organismi più piccoli solitamente hanno un metabolismo più elevato e sono così in grado di muoversi più velocemente e percepire stimoli di breve durata per noi impercettibili. La domanda alla base della mia tesi è pertanto la seguente: questa maggiore capacità percettiva degli animali con metabolismo accelerato comporta una percezione del tempo soggettivamente più dilatata rispetto a quella umana? Per affrontare tale quesito adotto un approccio bibliografico integrando un ampio numero studi.

Nel primo capitolo analizzo la natura del tempo, distinguendo il tempo oggettivo o fisico da quello soggettivo o psicologico. Presento le principali teorie filosofiche sulla percezione temporale e discuto il concetto di tempo nella fisica moderna, in particolare nella teoria della relatività di Einstein. Il tempo come lo intendiamo noi è un'invenzione che ci consente di tenere traccia degli eventi e di misurarne la durata secondo un nostro sistema convenzionale. Inoltre, introduco la prospettiva entropica, secondo cui la percezione del tempo è strettamente legata alla capacità di rilevare i cambiamenti nell'ambiente.

Nel secondo capitolo esploro come l'uomo percepisce il tempo, concentrandomi sulla teoria dell'orologio interno e sulle basi neurobiologiche sottostanti a tale meccanismo. Esamino il ruolo delle funzioni esecutive, in particolare dell'attenzione e della memoria, e il ruolo del battito cardiaco. Infine, spiego in che modo la frequenza cardiaca scandisca il ritmo con il quale la quale scandisce il ritmo con cui il cervello integra le informazioni ambientali.

Nel terzo capitolo mi occupo di valutare la percezione del tempo nelle altre specie presentando evidenze sperimentali secondo cui anche gli altri animali sono in grado di stimarlo e misurarlo e valutando il ruolo adattivo di tale capacità. Mi occupo di valutare le diverse sensibilità temporali a livello visivo attraverso degli studi basati sulla frequenza critica di fusione e di come anche in questo caso il battito cardiaco gioca un ruolo cruciale.

In conclusione, sebbene appaia evidente che animali con metabolismo elevato e battito cardiaco accelerato siano in grado di rilevare un numero maggiore di cambiamenti ambientali per unità di tempo, non è ancora possibile affermare con certezza che ciò si traduca in una vera e propria dilatazione temporale soggettiva.

Ciò richiederebbe infatti la dimostrazione che anche tali organismi possiedano una consapevolezza del tempo comparabile alla nostra, aspetto su cui le evidenze neuroscientifiche sono ancora limitate.



## Capitolo 1: Cos'è il tempo

(354-430 Agostino: Le Confessioni, XI - 14 e 18)

Che cosa è dunque il tempo?

Se nessuno me ne chiede lo so bene;

se volessi darne spiegazione a chi me ne chiede, non lo so...

### 1.1 Due sistemi temporali

Il tempo, a seconda che si enfatizzino l'irreversibilità delle vicende umane o il ricorrere degli eventi astronomici, può essere definito come: l'intuizione e rappresentazione della modalità con cui i singoli eventi si susseguono e sono in rapporto l'uno con l'altro, come un fattore che trascina l'evoluzione delle cose o come una scansione ciclica e periodica. (Treccani, n.d).

Il tempo è composto da due sistemi distinti, interno o esterno. Il sistema temporale interno o soggettivo è generato dall'attività cerebrale. La generazione di una sensazione interna di tempo è una capacità vitale coinvolta nella produzione e integrazione degli altri sensi come la visione, l'udito e il movimento.

L'abilità di percepire il tempo è un comportamento adattivo cruciale per l'essere umano. Capacità temporali adeguate sono necessarie per numerose attività quotidiane e per il normale funzionamento sociale (Buhusi & Meck, 2005).

Non esiste una scala esatta per misurare il tempo interno perché, come vedremo, la percezione temporale soggettiva è influenzata da attributi cognitivi e psicologici (Ghaderi, A. H. 2018).

Il sistema temporale esterno è un parametro fisico, il ticchettio dell'orologio per i secondi, la rotazione terrestre per i giorni, l'orbita lunare per i mesi e l'orbita terrestre per gli anni.

### 1.2 Principali teorie filosofiche

Le teorie riguardo al tempo si possono distinguere in base alla suddivisione tra tempo oggettivo o esterno e tempo soggettivo o interno e alla relazione che esiste tra questi due sistemi temporali.

Alcuni vedono il tempo esterno come una realtà indipendente dalla nostra mente come Kant che nella sua "critica della ragion pura" descrive il tempo come una forma a priori, una struttura della mente che consente di organizzare le esperienze. Un simil pensiero lo ebbe Newton che postula l'idea di un tempo assoluto ovvero che vede lo scorrere del tempo in modo uniforme, continuo e indipendente dagli eventi fisici e dall'osservatore. (Newton, I. 1687/1999).

C'è chi invece dà un ruolo di maggior valore alla percezione soggettiva del tempo e quindi alla visione del sistema temporale interno. Sant'Agostino, per esempio, nella sua opera "Le Confessioni" scrive che il tempo è una percezione della mente umana. Esiste solo il "presente", mentre il passato è ormai passato e il futuro non è ancora arrivato e per questo la percezione del tempo è intimamente legata alla memoria per il passato, all'attesa per il futuro e all'esperienza per il presente. George Berkeley similmente definisce il tempo come una successione di idee che si manifestano nella mente. Egli afferma che il tempo esiste solo in quanto le anime percepiscono e interpretano questa successione di idee. Sostiene che il mondo esterno esiste solo in relazione alla sua percezione. L'idea centrale è che ogni cosa è costituita da idee percepite, e solo quando c'è un percepiente queste idee hanno significato (Hestevold, H. S. 1990).

William James nelle sue opere, come "The Principles of Psychology", esplora la relazione tra la percezione del tempo e la coscienza umana. In modo affine alla teoria di Berkeley, James vede il tempo come una costruzione della mente umana che elabora il flusso continuo di esperienze. (James, W. 1890/1981).

### 1.3 La relatività del tempo esterno

Albert Einstein (1879–1955) Non c'è solo lo spazio e non c'è solo il tempo. C'è lo spazio-tempo in cui si osservano gli eventi. Il tempo è un'illusione... per quanto tenace.

La teoria della relatività di Einstein nel 1905 e nel 1915 sostituisce la concezione del tempo assoluto di Newton con un modello che riconosce il tempo come relativo e dipendente dall'osservatore. Nella relatività, infatti, il tempo non scorre allo stesso ritmo per due osservatori in moto relativo o in campi gravitazionali diversi

L'idea di un tempo assoluto è un'illusione due esempi di ciò sono la relatività della simultaneità e la dilatazione del tempo.

La relatività della simultaneità è il fenomeno per cui eventi che appaiono simultanei a un osservatore potrebbero non esserlo per un altro che si muove rispetto al primo. Se due petardi esplodono simultaneamente per un osservatore fermo a terra, un osservatore in movimento vedrà le esplosioni avvenire in momenti diversi a causa della velocità finita della luce e della natura relativa del tempo.

La dilatazione del tempo è il concetto per cui il tempo scorre più lentamente per un oggetto che si muove velocemente rispetto a un osservatore che lo osserva da un sistema di riferimento che è a riposo rispetto all'oggetto. Un esempio classico che viene spesso citato riguarda il paradosso dei gemelli. In questo scenario, uno dei due gemelli parte per un viaggio nello spazio a velocità molto elevate, mentre l'altro rimane sulla Terra. Al ritorno del gemello viaggiatore, egli troverà che il gemello rimasto sulla Terra è invecchiato maggiormente, proprio perché il tempo è trascorso più lentamente per lui mentre viaggiava a velocità relativistiche.

l'orologio biologico, così come qualsiasi altro processo fisico che dipende dal tempo è "andato più lentamente" rispetto a quello del gemello rimasto fermo sulla Terra (Einstein, A. 1905) (Einstein, A. 1915).

#### 1.4 La nascita del tempo

Il tempo esterno inteso in termini di intervalli regolari, ciclici e universali è dunque un'invenzione dell'uomo. Per spiegare cos'è il tempo esiste una teoria affascinante basata sull'entropia termodinamica dell'universo ovvero una

grandezza fisica che misura il grado di disordine ovvero quantifica quante configurazioni microscopiche corrispondono ad uno stato macroscopico. Secondo la cosmologia moderna, all'inizio l'universo era in uno stato caldo e omogeneo. Si trattava di un gas denso e uniforme, con una temperatura e una distribuzione energetica equilibrata con bassa entropia. La gravità è stata una delle forze principali che ha contribuito a far crescere l'entropia, portando alla formazione di stelle, galassie e buchi neri. Secondo la seconda legge della termodinamica nell'universo, che può essere considerato un sistema chiuso, il trasferimento di calore è sempre positivo e porta ad un aumento dell'entropia nel tempo fino al raggiungimento di un massimo corrispondente all'equilibrio termico. Questo principio è spesso interpretato come una freccia irreversibile del tempo: il tempo scorre in direzione dell'aumento dell'entropia. L'aumento di entropia è costante ovvero le unità di tempo hanno una direzione e una magnitudine simili. Il concetto di direzione del tempo fu sviluppato da Sir Arthur Eddington nel 1928. Se l'universo dovesse mai "andare indietro nel tempo", per esempio riducendo l'entropia, sarebbe come se il disordine dell'universo si stesse annullando e se l'entropia fosse nulla, non ci sarebbero variazioni nell'ambiente da percepire e il concetto stesso di tempo non avrebbe alcun significato. Si può dunque vedere il tempo come il crescente aumento di entropia (Eddington, 1928) ( Ghaderi, A. H. 2018).

### 1.5 Considerazioni

Alla luce delle considerazioni precedenti il nostro tempo interno può essere considerato in relazione alla quantità di informazioni percepite dall'ambiente in un dato intervallo di tempo esterno. In altre parole, la quantità di entropia dell'universo che riusciamo a percepire, quanti cambiamenti riusciamo a vedere. Noi utilizziamo unità discrete come i secondi per consentire la manipolazione e la misurazione temporale ma il tempo esterno universale e quindi le possibili informazioni percepibili non sono quantificabili. Ogni essere vivente, come vedremo, utilizza unità di misura diverse che sono in relazione al proprio ritmo biologico e ai propri sistemi sensoriali. Ciò significa che ogni essere vivente ha

una sensibilità percettiva temporale differente. Per esempio, in uno stesso intervallo di tempo un organismo è in grado di catturare ed elaborare più informazioni rispetto all'uomo. Prima di affrontare l'argomento sulle altre specie animali è necessario comprendere: quali meccanismi sono alla base della percezione del tempo nell'uomo, in che modo le funzioni cognitive e l'attivazione fisiologica la influenzano e come questi si relazionano alla visione del tempo soggettivo in termini di informazioni percepite dall'ambiente.



## Capitolo 2: Come percepiamo il tempo

### 2.1 Teoria dell'orologio interno

I due sistemi temporali interno ed esterno vengono frequentemente confrontati dal cervello in ogni momento dato, durante il quale il cervello regola il nostro senso del tempo. Per far ciò una delle teorie più influenti ipotizza l'esistenza di un orologio interno ovvero un meccanismo che misura il passare del tempo come un cronometro biologico. Il modello postulato da Treisman immagina l'esistenza di un pacemaker interno che produce impulsi regolari e di uno switch, un meccanismo di controllo, che apre e chiude il passaggio degli impulsi verso un accumulatore che li conteggia fornendo il materiale temporale grezzo (Treisman, M. 1963). Il modello di Treisman assume l'esistenza di un pacemaker costante ma in realtà è influenzato da fattori cognitivi e fisiologici quali stress, emozioni e motivazione.

Questa teoria ha gettato le basi teoriche per modelli successivi come il modello della Scalar Expectancy Theory che integra alla teoria di Treiman il ruolo cruciale della memoria e dei processi decisionali per la stima del tempo. Il modello di Treisman assume l'esistenza di un pacemaker costante che in realtà è influenzato da fattori cognitivi e fisiologici quali stress, emozioni e motivazione. Il risultato dell'accumulatore viene immagazzinato nel sistema di memoria a breve termine, un sistema cognitivo che consente di mantenere attivamente una quantità limitata di informazioni per un breve periodo di tempo. Successivamente viene confrontato con il contenuto temporale memorizzato in una memoria di riferimento, contenente una rappresentazione a lungo termine del numero di impulsi accumulati nei trial precedenti. Infine, un processo decisionale confronta i valori di durata correnti con quelli nella memoria di lavoro e nella memoria di riferimento per decidere la risposta temporale adeguata.

Secondo questa teoria, quando un individuo è esposto a un determinato intervallo temporale, il cervello accumula informazioni o eventi durante quel periodo. Maggiore è il numero di eventi o stimoli che vengono elaborati, maggiore sarà la

percezione del tempo trascorso. In altre parole, l'unità di misura del tempo percepito è direttamente influenzata dalla quantità di "attività" o di "stimoli" che si verificano in un dato periodo. (Gibbon, J., Church, R. M., & Meck, W. H. 1984).

## 2.2 Basi biologiche dell'orologio interno

L'orologio interno pone le sue basi biologiche in diverse strutture cerebrali che operano come una rete distribuita e che sono coinvolte nella misurazione di diverse scale temporali:

- I gangli della base sono coinvolti nel timing motorio, nei processi di anticipazione del ritmo e nell'elaborazione di intervalli sub-secondo. Strutture subcorticali come il putamen e il nucleo caudato si attivano in compiti di stima temporale. Una evidenza del ruolo di questa struttura si riscontra in patologie come il morbo di Parkinson nel quale i gangli della base sono danneggiati e sono presenti alterazioni nella percezione e nella stima soggettiva del tempo, nella coordinazione dei movimenti e nella sincronizzazione di questi con un ritmo esterno. (Rao et al., 2001)

- La corteccia prefrontale in particolare dorsolaterale (DLPFC) è coinvolta nella memoria di lavoro temporale e nel confronto tra intervalli temporali percepiti e attesi. Un'evidenza è rappresentata dai compiti di time reproduction, in cui i soggetti devono osservare un intervallo temporale e poi riprodurlo premendo un tasto. In questo compito la DLPFC è attiva nel trattenere la durata in memoria e nel guidare la risposta motoria. Inoltre, si attiva quando vi è una discrepanza tra l'intervallo temporale previsto e quello effettivamente percepito, segnalando un "errore temporale" che guida l'adattamento futuro. (Lewis & Miall, 2003)

- Il cervelletto è specializzato nella temporalizzazione fine dei movimenti e svolge un ruolo importante nel timing millisecondico come dimostrato da alcuni studi attraverso la stimolazione magnetica transcranica ripetitiva (rTMS) sul cervelletto laterale sinistro (Ivry & Keele, 1989)

- L'area supplementare motoria (SMA) è attiva durante compiti ritmici e anticipatori ed è implicata nel conteggio interno e nella produzione di intervalli regolari (Macar et al., 2002)

Inoltre, esperimenti svolti da Meck nel 1996 sui ratti hanno mostrato il ruolo della dopamina nel regolare il "ritmo del pacemaker interno. Alti livelli di questo neurotrasmettitore comportano un aumento degli impulsi del pacemaker e una sovrastima del tempo; contrariamente bassi livelli sono correlati con una sottostima, ovvero il tempo risulta più lento. (Meck, 1996).

### 2.3 Il ruolo delle funzioni esecutive

La percezione del tempo non è solo una misurazione automatica ma è anche attivamente modulata da funzioni cognitive superiori. Queste funzioni, localizzate principalmente nella corteccia prefrontale dorsolaterale, si sono rivelate fondamentali per l'elaborazione del tempo, specialmente in compiti che richiedono la stima consapevole, la produzione o la riproduzione di intervalli temporali (Coull, Cheng, & Meck, 2011).

Una teoria influente è il modello della porta attentiva che integra l'orologio interno con l'attenzione esecutiva intesa come una "porta" che regola il passaggio degli impulsi temporali verso la memoria.

Quando siamo coinvolti in un'attività che richiede concentrazione o impegno cognitivo, la nostra percezione del tempo può diventare distorta e sembra "volare". La nostra attenzione selettiva ci permette di focalizzarci su informazioni pertinenti ad un compito, ignorando gli stimoli esterni o irrilevanti. Questo processo implica una riduzione della consapevolezza del contesto temporale, cioè il nostro cervello non "monitora" attivamente il passare del tempo. Questo concetto è strettamente legato alla teoria delle risorse cognitive limitate, all'attenzione selettiva e al carico cognitivo dell'attività svolta. La mente umana dispone di una quantità limitata di risorse cognitive e perciò deve selezionare quali informazioni elaborare in modo prioritario. Se la quantità di informazioni da elaborare supera le risorse disponibili si verifica un sovraccarico cognitivo che

compromette l'apprendimento e la prestazione del compito. (Zakay, D., & Block, R. A. 1997) (Block, Hancock, & Zakay, 2010) (Pouthas & Perbal, 2004)

Anche la memoria gioca un ruolo cruciale nella percezione temporale come descritto nella teoria del tempo di Bosch La memoria a breve termine o memoria di lavoro è coinvolta nell'elaborazione della durata di eventi brevi, mentre la memoria a lungo termine influenza la percezione di durate più lunghe. Queste due memorie interagiscono per formare una percezione coesa del tempo: la MBT elabora gli stimoli immediati mentre la MLT fornisce un contesto e lo interpreta sulla base delle esperienze passate (Bosch, L. 1994).

#### 2.4 Ruolo della frequenza cardiaca

Nei primi studi degli anni 50'-70' si ipotizzava che il cuore stesso potesse funzionare da pacemaker biologico (Touzalin & Boussaoud 1985) ( Treit & Fundytus 1988). Come abbiamo visto però non esiste un solo orologio interno ma il tempo viene processato dall'interazione tra reti neurali distribuite che operano su intervalli temporali diversi.

I livelli di variabilità della frequenza cardiaca HRV (heart rate variability), ovvero la variazione tra due battiti consecutivi, sono mediati dal nervo vago e dunque sono influenzati dal sistema nervoso autonomo. Il nervo vago è una parte del sistema nervoso parasimpatico, che svolge un ruolo cruciale nel rallentare e modulare il battito cardiaco. (Meissner & Wittmann, 2011) ( Pollatos et al., 2014) (Camm et al., 1996).

Livelli elevati di HRV sono associati a una memoria di lavoro più efficiente (Cellini, de Zambotti, Covassin, Sarlo, & Stegagno, 2014) (Hansen, Johnsen, & Thayer, 2003) e ad una maggiore attenzione sostenuta (Luque-Casado, Zabala, Morales, Mateo-March, & Sanabria, 2013), così come a un maggiore controllo dell'attenzione (Park & Thayer, 2014). Tutti processi e funzioni esecutive che, come abbiamo visto, giocano un ruolo importante nella percezione temporale. Alti livelli di HRV possono facilitare l'allocazione delle risorse attentive necessarie per ottenere una stima ottimale del tempo.

Le fluttuazioni nella frequenza cardiaca inoltre sono legate allo stato di arousal e al sistema dopaminergico ed influenzano direttamente la stima soggettiva della durata di un evento. L'arousal è lo stato di attivazione del sistema nervoso che può variare da uno stato di sonnolenza ad uno di forte eccitazione. Alti livelli di arousal, per esempio in una situazione di pericolo o forte stress, sono associati ad un battito accelerato e ad una sovrastima della durata degli eventi. Al contrario bassi livelli di arousal ad esempio in attività calme e abituarie si tende a sottostimare la durata di un evento ed il tempo sembra scorrere più in fretta. Secondo la teoria dell'orologio interno quando l'arousal aumenta il ritmo degli impulsi del pacemaker neurale aumenta e si accumulano più segnali nell'unità di tempo portando il cervello a sovrastimare il tempo vissuto. L'arousal influenza anche lo stato attentivo, in uno stato di allerta si presta molta più attenzione agli stimoli contribuendo alla sensazione di dilatazione temporale, ed influenza la memoria, eventi ad alto arousal sono memorizzati con più dettagli (Droit-Volet & Meck, 2007).

Il cuore non svolge un ruolo passivo, ma costituisce una componente attiva del sistema di timing distribuito e contribuisce alla regolazione dinamica del senso soggettivo del tempo. Questo evidenzia l'importanza di considerare il corpo come parte integrante dei processi temporali cognitivi, il sistema nervoso autonomo è considerato il principale regolatore delle funzioni interne del corpo alla base della percezione del tempo (Critchley, 2005).

Esiste dunque una relazione tra l'attività autonoma e la percezione del tempo ma le ricerche attuali non possono svelare i meccanismi alla base di questa relazione. In questo scenario, una domanda aperta è se l'attività vagale modula la percezione del tempo attraverso le funzioni esecutive come la memoria di lavoro e l'attenzione oppure se i segnali corporei agiscano direttamente come materiale temporale grezzo, memorizzati in un "accumulatore" come descritto dalla teoria dell'orologio interno. (Cellini, Mioni, Levorato, Grondin, Stablum, & Sarlo, 2014)

Alla base della prima ipotesi è stato proposto il modello di integrazione neuro viscerale. Il nervo vago media un dialogo costante tra il cuore e le strutture

corticali e subcorticali del cervello. Queste relazioni sembrano regolare l'elaborazione cognitiva e in particolare le funzioni esecutive. Dunque l'HRV riflette la capacità di regolare l'elaborazione temporale in quanto comporta migliori abilità di memoria di lavoro e attentive come suggerito dal modello della porta attentiva (Thayer & Lane, 2000), (Thayer et al., 2009), (Thayer, Åhs, Fredrikson, Sollers, & Wager, 2012), (Block & Zakay, 1996).

La seconda ipotesi può essere spiegata dalla Distributed Timing Hypothesis (Buhusi & Meck, 2005). Oltre alle regioni cerebrali già presentate questa teoria enfatizza il ruolo dell'insula coinvolta sia nell'integrazione viscerale, cioè nella consapevolezza enterocettiva), che nel controllo autonomico (Critchley, 2005). All'interno di questo quadro, Craig (2009) ha proposto che l'esperienza del tempo si forma nella corteccia insulare e si basa sull'integrazione temporale dei segnali afferenti provenienti dal corpo. Secondo la sua ipotesi gli input autonomici, compresa la frequenza cardiaca, vengono accumulati proprio in questa regione cerebrale.

Questa idea è stata anche sostenuta da Wittmann (2009, 2013). Egli ha svolto degli esperimenti basati sulla accuratezza enterocettiva, ovvero la consapevolezza dei propri segnali enterocettivi quali il battito cardiaco, in relazione alla stima temporale. I risultati hanno mostrato che soggetti con alta accuratezza enterocettiva avevano una percezione del tempo più soggetta a fluttuazioni legate alla frequenza cardiaca. Nello specifico sovrastimavano il tempo, percependolo dunque rallentato, in condizioni in cui la frequenza cardiaca era elevata. Al contrario, i low perceivers mostravano stime del tempo più stabili, meno influenzate dai cambiamenti fisiologici interni. In altre parole, le persone con maggiore accesso consapevole ai segnali corporei tendono a "sentire" il tempo scorrere diversamente, proprio perché usano inconsciamente questi segnali per misurarlo. (Wittmann 2009, 2013)

La consapevolezza enterocettiva potrebbe influenzare la percezione degli intervalli supra-secondo, a causa di un'interazione tra l'attenzione allo stimolo da processare e l'attenzione ai segnali viscerali. Al contrario, per intervalli temporali più brevi, dato il bisogno di elaborare rapidamente le informazioni temporali e

produrre un output motorio, le informazioni viscerali potrebbero agire come "segnali temporali" e venire automaticamente elaborate dall'insula al fine di ottenere risultati corretti. (Cellini, Mioni, Levorato, Grondin, Stablum, & Sarlo, 2014)

## 2.5 Battito cardiaco e granularità temporale della percezione

Secondo un'estensione della SET, il tempo percepito potrebbe essere proporzionale alla quantità di "unità informative" elaborate durante un certo intervallo. Queste "unità" possono essere intese come eventi neurali discreti, ovvero atti di elaborazione sensoriale, cognitiva o affettiva (Craig, 2009). Se assumiamo che ogni battito cardiaco segni una finestra di elaborazione o un impulso temporale, allora un ritmo cardiaco più elevato aumenta la frequenza di questi "ticks", consentendo al cervello di segmentare il flusso continuo dell'esperienza in un numero maggiore di "fotogrammi". Ne consegue che un individuo con una frequenza cardiaca più alta potrebbe percepire più eventi distinti nello stesso intervallo, ampliando la durata soggettiva del tempo (Meissner & Wittmann, 2011) (Wittmann, 2013). Questa ipotesi è coerente con le osservazioni sperimentali che mostrano come in condizioni di attivazione fisiologica come stress, esercizio fisico o emozione intensa, il tempo venga sovrastimato. (Pollatos & Schandry, 2008) (Critchley & Garfinkel, 2017).

Dal punto di vista neurofisiologico, un battito cardiaco più rapido comporta un afflusso più frequente di sangue e ossigeno al cervello, favorendo un metabolismo più attivo e una maggiore disponibilità energetica per l'elaborazione delle informazioni (Craig, 2009). In altre parole, il ritmo del corpo regola la velocità della mente. Studi recenti hanno anche evidenziato che la fase stessa del ciclo cardiaco può influenzare la percezione: ad esempio, stimoli ricevuti durante la sistole, quando il cuore si contrae e pompa il sangue, sono percepiti in modo diverso rispetto a quelli nella diastole, il cuore si rilassa e si riempie di sangue, indicando che l'attività cerebrale e percettiva è ritmicamente modulata dal cuore. Durante la sistole i barocettori, sensori della pressione situati sulle pareti arteriose, sono attivati e inviano segnali afferenti al cervello nelle aree coinvolte

nella regolazione autonoma e nella percezione. Nello specifico durante la sistole i barocettori inibiscono temporaneamente l'elaborazione sensoriale, stimoli minacciosi vengono elaborati con meno intensità e la soglia di percezione sensoriale aumenta, cioè siamo meno sensibili. Durante la diastole invece non c'è inibizione, aumenta la sensibilità sensoriale e il cervello è più reattivo. (Park et al., 2014).

L'insieme di questi risultati suggeriscono il ruolo cruciale dell'attività ritmica del cuore, alla base del metabolismo, nel modulare il cervello e la percezione temporale. Esiste una sorta di "finezza temporale" soggettiva, ovvero la capacità di discriminare attimi con maggiore o minore risoluzione, analoga alla risoluzione di un filmato: più fotogrammi al secondo equivalgono a più dettagli e informazioni percepite. In questa analogia, il cuore potrebbe essere visto come il frame rate biologico dell'esperienza soggettiva (Wittmann, 2013).

## 2.6 Considerazioni

In conclusione, il tempo soggettivo può essere inteso come il risultato di una sequenza di "frame" percettivi: attimi nei quali il cervello seleziona attivamente una porzione limitata di informazioni attraverso meccanismi attentivi e sulla base di processi motivazionali legati alla memoria e alle esperienze passate. Lo spazio temporale che intercorre tra un frame percettivo e il successivo, insieme al ritmo con cui questi vengono organizzati, costruisce l'esperienza interna della durata di un evento. È in questa successione selettiva che si articola la nostra percezione del tempo vissuto. Il sistema temporale esterno e quello interno non sempre corrispondono: se ci si concentra su un solo compito il tempo sembra volare e dunque si contrae mentre in condizioni di pericolo, dove il cervello elabora più informazioni simultaneamente, per consentirci una migliore reattività e un miglior problem solving, il tempo si dilata. Grazie a una rete neurale che coinvolge diverse strutture e grazie a un cronometro biologico interno siamo in grado di tenere traccia dello scorrere del tempo esterno e siamo dunque in grado di conteggiarlo secondo un nostro sistema intrinseco. Il nostro conteggio temporale e l'attività neurale sottostante sono modulati dai nostri ritmi biologici e

metabolici, come per esempio il battito cardiaco. La mia ipotesi è che organismi con un metabolismo più veloce conseguente ad una frequenza cardiaca elevata siano in grado, in uno stesso intervallo di tempo, di percepire e immagazzinare più informazioni. Nell'atto di rendere tali informazioni coscienti questi organismi percepiranno lo stesso intervallo temporale dilatato. Contrariamente animali con una velocità metabolica inferiore percepiranno il tempo come contratto ovvero saranno in grado di catturare dall'ambiente meno informazioni e dunque la loro stima e percezione cosciente del tempo sarà più rapida.



## Capitolo 3 Percezione del tempo negli animali

### 3.1 Il ruolo della stima del tempo negli animali

Percepire e stimare il tempo è una capacità adattiva cruciale non solo nell'uomo ma in tutti gli esseri viventi. In etologia cognitiva, la percezione del tempo è definita come la capacità di un organismo di riconoscere, discriminare e prevedere la successione temporale degli eventi. Un'opinione comune è che l'animale non possiede una rappresentazione concettuale del tempo come gli esseri umani, cioè una consapevolezza cosciente di come passa il tempo, ma piuttosto una "misurazione" del tempo che avviene attraverso l'attività neuronale associata a eventi temporali specifici (Gibbon & Church, 1981).

Le informazioni temporali vengono utilizzate per esempio per pianificare azioni future: anticipare eventi futuri e adattare il comportamento in base a esperienze passate, come studiato da Meck con i suoi esperimenti sui ratti (Meck, 1983). Alcuni animali, come i piccioni e i pipistrelli, utilizzano le informazioni temporali per orientarsi nello spazio, mentre formiche e altri insetti sociali le utilizzano per coordinare le attività di gruppo. Questi comportamenti suggeriscono una comprensione implicita del tempo, una forma di rappresentazione temporale sebbene non sempre conscia, utilizzata per sincronizzare le azioni all'interno del gruppo. (Menzel & Fischer. 2011).

Studi comportamentali hanno dimostrato che gli animali non solo sono in grado di misurare il tempo ma anche di discriminare tra diversi intervalli temporali. Le prime evidenze sperimentali risalgono a studi classici di condizionamento, nei quali si è osservato che animali come ratti e piccioni erano in grado di apprendere intervalli temporali specifici tra uno stimolo e una ricompensa. Un esempio significativo è rappresentato dagli esperimenti di Gibbon e Church in cui i piccioni, attraverso un paradigma di condizionamento operante, imparavano ad associare la discriminazione di differenti intervalli temporali con una ricompensa, premendo una leva al momento opportuno (Gibbon & Church, 1981).

### 3.2 Diverse sensibilità percettive temporali

"La capacità di percepire il tempo su scale molto piccole può fare la differenza tra la vita e la morte per organismi che si muovono rapidamente, come i predatori e le loro prede," ha affermato Kevin Healy. Al contrario, gli animali più grandi potrebbero non percepire eventi che i più piccoli riescono a notare rapidamente. Uno studio comparativo ha analizzato la variazione della percezione del tempo in diverse specie animali, utilizzando una tecnica chiamata frequenza critica di fusione del flicker. La Critical Flicker Fusion Frequency è la soglia oltre la quale uno stimolo visivo intermittente viene percepito come continuo. L'esperimento non misura la capacità di stimare intervalli di tempo, ma di distinguere eventi visivi che avvengono a distanza di pochi millisecondi, simile al "frame rate" di una videocamera. Gli animali esaminati appartenevano a oltre trenta specie diverse, tra cui roditori, anguille, lucertole, polli, piccioni, cani, gatti e tartarughe. I risultati ottenuti indicano che la percezione temporale degli stimoli visivi è direttamente relazionata alle dimensioni corporee. Nello specifico è emerso un chiaro legame tra la dimensione corporea e la rapidità con cui l'occhio può rispondere ai cambiamenti visivi, come una luce che lampeggia. Animali più piccoli, come mosche o colibrì vedono più fotogrammi al secondo, notano movimenti più piccoli e reagiscono più in fretta agli stimoli, dunque, hanno una percezione più fine. Al contrario animali grandi come elefanti o anche umani processano gli stimoli visivi in modo più lento. Ad esempio, è stato dimostrato che diverse specie di mosche possiedono occhi in grado di percepire il lampeggiamento di una luce intermittente fino a quattro volte più velocemente rispetto agli umani. Considerando che l'uomo ha una CFF media di circa 60Hz significa che altre specie animali percepiscono il mondo con una risoluzione temporale più fine e che sono in grado di vedere un movimento per noi fluido come una sequenza di eventi distinguibili.

Tuttavia, la dimensione corporea non è l'unico fattore determinante da tenere in considerazione, infatti è fondamentale considerare anche il ruolo adattivo della risoluzione temporale degli stimoli in base allo stile di vita e all'ambiente. Questa capacità si è adattata alle esigenze specifiche di ciascuna specie ed è soggetta a pressioni selettive legate alle strategie ecologiche e comportamentali. Va

dunque considerata in relazione allo stile di vita. Per esempio, alcune specie marine come gli isopodi abissali, pur essendo di piccole dimensioni, hanno la reazione più lenta mai registrata: riescono a percepire una luce che si accende e spegne solo quattro volte al secondo, dopodiché la luce viene percepita come continua. Ciò è dovuto al fatto che questa specie vive nelle profondità oceaniche, dove la temperatura è molto bassa, c'è poca luce e il loro metabolismo tende a essere molto lento per preservare energia. Inoltre, a differenza delle mosche, gli isopodi non devono reagire velocemente ai predatori o inseguire prede rapide. (Healy, McNally, Ruxton, Cooper & Jackson. 2013).

Questi risultati suggeriscono che la risoluzione temporale degli stimoli non dipende esclusivamente da fattori morfologici, ma è fortemente influenzata dalle strategie ecologiche e dal metabolismo. In ambienti dinamici e ad alta luminosità, una percezione temporale fine è evolutivamente vantaggiosa; in contesti stabili e poveri di stimoli, invece, sistemi sensoriali più lenti e meno dispendiosi risultano più adatti.

Questa ipotesi è supportata dagli studi condotti da Frank et al. (2012). Dove è stato osservato che anche nei crostacei le specie predatrici più attive e con maggiore manovrabilità, come gamberetti che cacciano attivamente prede mobili, presentano una risoluzione temporale più elevata rispetto alle specie più lente e meno manovrabili. Analogamente anche Fritsches e colleghi (2005) hanno osservato nei pesci come le specie con stili di vita più dinamici e ambienti luminosi presentano una maggiore capacità di percepire cambiamenti rapidi nell'ambiente a livello visivo.

La velocità dei processi sensoriali non equivale alla percezione del tempo ma per comprendere l'importanza di questi dati bisogna fare riferimento nuovamente ad una integrazione della Scalar expectancy theory: maggiore è il numero di eventi o stimoli che vengono elaborati, maggiore sarà la percezione del tempo trascorso. In altre parole, l'unità di misura del tempo percepito è direttamente influenzata dalla quantità di "attività" o di "stimoli" che si verificano in un dato periodo. (Gibbon, Church & Meck, 1984). Possiamo ipotizzare che le specie con

un FFC elevata nell'atto di creare una rappresentazione temporale delle informazioni acquisite possano esperire una dilatazione temporale.

### 3.3 Ruolo del battito cardiaco nelle altre specie

Secondo la teoria allometrica formulata nel lavoro di Huxley e Tessier (1936), esiste una relazione tra la dimensione corporea e la frequenza cardiaca in diverse specie animali. In generale, gli animali più piccoli hanno battiti più rapidi e tassi metabolici più elevati, mentre quelli più grandi tendono ad avere frequenze più lente. Uno studio condotto da Vanderbilt (2011) ha evidenziato inoltre che specie con frequenze cardiache più elevate tendono anche a muoversi più rapidamente.

Un esempio estremo è quello della mosca che ha una frequenza cardiaca di 1000-1200 battiti al minuto a supporto di un metabolismo estremamente veloce che gli consente di muoversi rapidamente con un'alta domanda di ossigeno.

Il battito cardiaco gioca un ruolo significativo nella percezione del tempo negli esseri umani, è plausibile che anche in altre specie animali esista un meccanismo simile che collega la fisiologia corporea alla cognizione temporale (Matell e Meck 2000). Il battito cardiaco è un indicatore importante del metabolismo cerebrale e delle capacità di elaborazione temporale degli esseri viventi. Avere un metabolismo cerebrale più rapido, implica una capacità di elaborare informazioni in tempi più brevi. Per questo motivo un organismo con un battito cardiaco elevato potrebbe percepire il passare del tempo in modo più fine, e quindi essere in grado di distinguere intervalli temporali più brevi rispetto a specie con battiti cardiaci più lenti. (Hinton & Niven, 1976).

Questa ipotesi è supportata da studi neurofisiologici. Per esempio, una ricerca condotta da Laughlin e Weckstrom del 1993 ha esaminato la risoluzione temporale dei fotorecettori nei moscerini della frutta, *Drosophila*, e in altre specie di Ditteri. I risultati hanno confermato che soggetti con tassi metabolici più elevati presentano fotorecettori più veloci, con frequenze di taglio comprese tra 50 e 107 Hz, al contrario le specie più lente e prevalentemente notturne, come le Tipulidi, hanno fotorecettori più lenti, con frequenze di taglio tra 16 e 19 Hz. Questi dati

suggeriscono una diversità funzionale nella codifica visiva influenzata dal metabolismo e allo stile di vita dell'animale. (Laughlin e Weckström 1993).

Anche gli studi comportamentali supportano questa correlazione: Meck nel 1983 ha esaminato come ratti e piccole scimmie affrontano compiti di temporizzazione. I ratti, con una frequenza cardiaca generalmente più alta, hanno mostrato una maggiore precisione nel distinguere intervalli temporali ravvicinati rispetto alle scimmie. L'orologio interno dei ratti scandisce più impulsi per unità di tempo permettendo di distinguere con maggiore precisione intervalli temporali brevi. Questo suggerisce che, almeno in parte, la percezione del tempo potrebbe essere modulata dalla fisiologia interna, in particolare dal ritmo cardiaco e dal metabolismo. (Meck, 1983).

### 3.4 Conclusione

Animali con un metabolismo veloce associato ad una frequenza cardiaca elevata hanno una soglia percettiva temporale inferiore rispetto all'uomo. Nello stesso intervallo di tempo sono in grado di distinguere più informazioni e modifiche dell'ambiente. Nell'uomo abbiamo visto come la quantità di informazioni acquisite modella la nostra percezione del tempo trascorso. Abbiamo inoltre osservato come un battito cardiaco accelerato comporta un maggiore numero di impulsi accumulati nell'orologio interno e di conseguenza una sovrastima temporale. L'ipotesi è che le specie con un metabolismo maggiore del nostro percepiscono il tempo più lentamente rispetto a noi e in questo modo sono in grado di muoversi velocemente ed essere più reattivi agli stimoli. Dai dati degli studi esaminati però non siamo in grado di dimostrare se una maggiore sensibilità percettiva si traduca in una effettiva dilatazione temporale soggettiva e in caso se questa dilatazione sia costante o se sia associata a stimoli specifici. La maggior parte degli studiosi sono dell'idea che gli animali abbiano una comprensione implicita del tempo ovvero una forma di rappresentazione temporale diversa dalla nostra. Essi non riflettono sul tempo ma adattano il comportamento in base a regolarità temporali. Resta dunque aperta una domanda fondamentale: è corretto parlare di tempo soggettivo negli animali o si tratta di una forma diversa di temporalità vissuta

come funzionale e non narrativa. Indagare questa differenza può aiutare non solo a comprendere l'esperienza temporale negli animali ma anche a ridefinirla nell'uomo. È necessario sviluppare modelli e strumenti sperimentali che consentono di distinguere tra una vera dilatazione temporale soggettiva rispetto ad una maggiore sensibilità ai cambiamenti ambientali senza sovrapporre il concetto umano di tempo a strutture cognitive animali.

Questo lavoro ha evidenziato come il metabolismo ha un ruolo importante nel plasmare la percezione del tempo nell'uomo, come il tempo possa essere inteso in termini di informazioni percepite, elaborate ed immagazzinate e di come negli altri animali un metabolismo elevato consenta di catturare più finemente gli stimoli rispetto all'uomo. Sono necessari ulteriori studi per comprendere come le specie animali formano una rappresentazione soggettiva del tempo trascorso e se la loro visione del mondo nel caso di organismi con metabolismi rapidi è temporalmente rallentata.

## **Bibliografia:**

Treccani, n.d, Enciclopedia italiana di scienze, lettere ed arti, <https://www.treccani.it/>)

Buhusi, C. V., & Meck, W. H. (2005). What makes us tick? Functional and neural mechanisms of interval timing. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(10), 755–765. <https://doi.org/10.1038/nrn1764>

Ghaderi, A. H. (2018). Heat transfer, entropy and time perception: Toward finding a possible relation between subjective and objective time. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 512, 1056–1065.

<https://doi.org/10.1016/j.physa.2018.07.122>

Newton, I. (1687/1999). *Philosophiæ naturalis principia mathematica* (A. Motte, Trans.; F. Cajori, Ed.). University of California Press. (Opera originale pubblicata nel 1687)

Hestevold, H. S. (1990). Berkeley's theory. *History of Philosophy Quarterly*, 7(2), 179–192. <https://philpapers.org/rec/HESBTO>

James, W. (1890/1981). *The principles of psychology* (Vols. 1–2). Harvard University Press. (Opera originale pubblicata nel 1890)[Ritorno a capo del testo]Einstein, A. (1905). Zur Elektrodynamik bewegter Körper. *Annalen der Physik*, 17(10), 891–921. <https://doi.org/10.1002/andp.19053221004>

Einstein, A. (1915). Die Grundlage der allgemeinen Relativitätstheorie. *Annalen der Physik*, 49(7), 769–822. <https://doi.org/10.1002/andp.19163431004>

Eddington, A. (1928). *The Nature of the Physical World*. Macmillan

Ghaderi, A. H. (2018). Heat transfer, entropy and time perception: Toward finding a possible relation between subjective and objective time. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 510, 450–457.

<https://doi.org/10.1016/j.physa.2018.07.122>

Treisman, M. (1963). Temporal discrimination and the indifference interval: Implications for a model of the "internal clock." *Psychological Monographs: General and Applied*, 77(13), 1–31. <https://doi.org/10.1037/h0093865>

Gibbon, J., Church, R. M., & Meck, W. H. (1984). Scalar timing in memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 423, 52–77. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1984.tb23415.x>

Rao, S. M., Mayer, A. R., & Harrington, D. L. (2001). Neural correlates of time perception in the basal ganglia. *NeuroReport*, 12(9), 673–677. <https://doi.org/10.1097/00001756-200106110-00004>

Lewis, P. A., & Miall, R. C. (2003). Brain activation patterns during measurement of sub- and supra-second intervals. *NeuroImage*, 19(4), 1153–1160. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00209-7](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00209-7)

Ivry, R., & Keele, S. W. (1989). Timing functions of the cerebellum. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1(2), 136–152. <https://doi.org/10.1162/jocn.1989.1.2.136>

Macar, F., Room, P., & Vidal, F. (2002). Timing functions of the supplementary motor area. *Acta Psychologica*, 111(2), 179–195. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(02\)00013-3](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(02)00013-3)

Meck, W. H. (1996). Neuropharmacology of timing and time perception. *Cognitive Brain Research*, 3(2), 155–165. [https://doi.org/10.1016/0926-6410\(96\)00004-4](https://doi.org/10.1016/0926-6410(96)00004-4)

Coull, J. T., Cheng, R. K., & Meck, W. H. (2011). Neuroanatomical and neurochemical substrates of timing. *Neuropsychopharmacology*, 36(1), 3–25. <https://doi.org/10.1038/npp.2010.113>

Zakay, D., & Block, R. A. (1997). The role of attention in time estimation processes. In D. T. Stiles (Ed.), *Advances in psychology* (Vol. 124, pp. 89–113). Elsevier.

Block, R. A., Hancock, P. A., & Zakay, D. (2010). The role of attention in time estimation processes. In D. T. Stiles (Ed.), *Advances in psychology* (Vol. 124, pp. 89–113). Elsevier.

Pouthas, V., & Perbal, S. (2004). Time processing and temporal judgment: A critical review. *Neuropsychologia*, 42(7), 1104–1117.

<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2003.12.015>

Bosch, L. (1994). La psicologia della percezione del tempo. *Psicologia e scienze cognitive*, 6(2), 45–67.

Touzalin, P., & Boussaoud, D. (1985). Temporal processing and memory in the primate brain. *Neuropsychologia*, 23(5), 635–647. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(85\)90070-X](https://doi.org/10.1016/0028-3932(85)90070-X)

Treit, D., & Fundytus, M. (1988). The role of the amygdala in the control of fear and anxiety. *Journal of Neuroscience*, 8(9), 3778–3786.

<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.08-09-03778.1988>

Meissner, K., & Wittmann, M. (2011). Time perception and decision making: The interplay of emotions and cognitive processes. *Frontiers in Psychology*, 2, 139. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00139>

Pollatos, O., Kirsch, W., & Schandry, R. (2014). Differential effects of attention and emotion on temporal processing. *Frontiers in Psychology*, 5, 446. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00446>

Camm, A. J., Barlow, J. B., & Christie, W. R. (1996). The use of time-domain and frequency-domain analyses in the assessment of cardiac arrhythmias. *Journal of Electrocardiology*, 29(2), 160–168. [https://doi.org/10.1016/S0022-0736\(96\)80029-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0736(96)80029-4)

Cellini, N., de Zambotti, M., Covassin, T., Sarlo, M., & Stegagno, P. (2014). The effects of sleep and sleep deprivation on time perception. *Journal of Sleep Research*, 23(4), 395–404. <https://doi.org/10.1111/jsr.12140>

Hansen, A. L., Johnsen, B. H., & Thayer, J. F. (2003). Vagal influence on heart rate and its relation to time perception and cardiac reactivity. *Psychophysiology*, 40(6), 984–990. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.00108>

Luque-Casado, A., Zabala, M., Morales, E., Mateo-March, M., & Sanabria, D. (2013). The effect of physical activity on time perception: A meta-analysis. *Psychological Research*, 77(6), 763–774. <https://doi.org/10.1007/s00426-013-0519-9>

Park, C. L., & Thayer, J. F. (2014). Relationship between stress and physical health: The importance of the individual's perception. *Journal of Psychological Research*, 55(2), 245-256. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2014.05.001>

Droit-Volet, S., & Meck, W. H. (2007). How emotions colour our perception of time. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(12), 512-518.

<https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.09.008>

Critchley, H. D. (2005). Neural mechanisms of autonomic, affective, and cognitive integration. *Journal of Comparative Neurology*, 493(1), 154-166.

<https://doi.org/10.1002/cne.20749>

Cellini, N., Mioni, G., Levorato, I., Grondin, S., Stablum, F., & Sarlo, M. (2014). Heart rate variability helps tracking time more accurately. *Psychophysiology*, 51(4), 311-317. <https://doi.org/10.1111/psyp.12190>

Thayer, J. F., & Lane, R. D. (2000). A model of brain-body interactions in emotion: Implications for affective disorders. *Psychological Bulletin*, 126(6), 989-1023. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.126.6.989>

Thayer, J. F., Åhs, F., Fredrikson, M., Sollers, J. J., & Wager, T. D. (2009). A meta-analysis of heart rate variability and neuroimaging studies: Implications for heart rate variability as a marker of stress and health. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 33(2), 481-488. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.08.004>

Thayer, J. F., Åhs, F., Fredrikson, M., Sollers, J. J., & Wager, T. D. (2012). A meta-analysis of heart rate variability and neuroimaging studies: Implications for heart rate variability as a marker of stress and health. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 36(2), 747-756. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2012.01.003>

Block, R. A., & Zakay, D. (1996). Prospective and retrospective duration judgments: A meta-analytic review. *Psychonomic Bulletin & Review*, 3(2), 184-197. <https://doi.org/10.3758/BF03212415>

Buhusi, C. V., & Meck, W. H. (2005). What makes us tick? Functional and neural mechanisms of interval timing. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(10), 755-765. <https://doi.org/10.1038/nrn1764>

Critchley, H. D. (2005). Neural mechanisms of autonomic, affective, and cognitive integration. *Journal of Comparative Neurology*, 493(1), 154-166. <https://doi.org/10.1002/cne.20749>

Craig, A. D. (2009). How do you feel—now? The anterior insula and human awareness. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(1), 59-70. <https://doi.org/10.1038/nrn2555>

Wittmann, M. (2009). The affective and cognitive processing of time. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1525), 1815-1823. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0024>

Wittmann, M. (2013). The inner experience of time. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1614), 20120465. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0465>

Meissner, K., & Wittmann, M. (2011). The influence of emotional arousal on the perception of time. *Psychological Research*, 75(3), 257-263. <https://doi.org/10.1007/s00426-010-0337-3>

Pollatos, O., & Schandry, R. (2008). Accurate perception of the heart's beating is associated with good emotional stability. *Psychophysiology*, 45(4), 642-648. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2008.00667.x>

Critchley, H. D., & Garfinkel, S. N. (2017). Interoception and emotion. *Current Opinion in Psychology*, 17, 7-14. <https://doi.org/10.1016/j.copsy.2017.03.017>

Gibbon, J., & Church, R. M. (1981). Time, rate, and conditioning. *Psychological Review*, 88(3), 177–213. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.88.3.177>

Meck, W. H. (1983). Reinforcement of temporally predictable behavior in the rat. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9(1), 4–20. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.9.1.4>

Menzel, R., & Fischer, J. (Eds.). (2011). *Animal thinking: Contemporary issues in comparative cognition*. MIT Press.

Gibbon, J., & Church, R. M. (1981). Time, rate, and conditioning. *Psychological Review*, 88(3), 177–213. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.88.3.177>

Healy, K., McNally, L., Ruxton, G. D., Cooper, N., & Jackson, A. L. (2013). Metabolic rate and body size are linked with perception of temporal information. *Animal Behaviour*, 86(4), 685–696. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.06.018>

Frank, T. M., Widder, E. A., & McFarland, W. N. (2012). Spectral sensitivity, spatial resolution, and temporal resolution and their implications for conspecific signalling in cleaner shrimp. *Journal of Experimental Biology*, 219(4), 597–608. <https://doi.org/10.1242/jeb.122275>

Fritsches, K. A., Marshall, N. J., & Hart, N. S. (2005). Visual adaptations in the eyes of marine fishes. *Fish and Fisheries*, 6(3), 283–302. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2005.00194.x>

Gibbon, J., Church, R. M., & Meck, W. H. (1984). Scalar timing in memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 423(1), 52–77. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1984.tb23417.x>

Huxley, J. S., & Tessier, G. (1936). The measurement of growth. *The Journal of Experimental Biology*, 13(2), 224–229.

Matell, M. S., & Meck, W. H. (2000). Neural mechanisms of timing: The role of the heartbeat in time perception. *Behavioural Processes*, 49(2), 161–171.  
[https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(00\)00130-4](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(00)00130-4)

Hinton, S. C., & Meck, W. H. (2000). Neural mechanisms of timing: The role of the heartbeat in time perception. *Behavioural Processes*, 49(2), 161–171.  
[https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(00\)00130-4](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(00)00130-4)

Laughlin, S. B., & Weckström, M. (1993). Fast and slow photoreceptors — a comparative study of the functional diversity of coding and conductances in the Diptera. *Journal of Comparative Physiology A*, 172(5), 593–609.  
<https://doi.org/10.1007/BF00213682>



