

© 2026 г. Л.Ю. ЖИЛЯКОВА, д-р физ.-мат. наук (zhilyakova@ipu.ru)
(Институт проблем управления им. В.А. Трапезникова РАН, Москва)

БИОЛОГИЯ И ФЕНОМЕНОЛОГИЯ КОДИРОВАНИЯ ВРЕМЕНИ – ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ И МОДЕЛЕЙ

Кодирование временной информации – ключевая функция биологических систем, лежащая в основе восприятия, обучения, принятия решений и синхронизации поведения. Несмотря на большое количество данных эмпирических исследований и множество теоретических моделей, единая концепция временного кодирования до сих пор не сформулирована. Статья представляет собой обзор работ, посвященных кодированию времени живыми организмами. В ней рассматриваются современные представления о нейронных коррелятах кодирования времени. Прослеживается эволюция подходов и моделей: от классических моделей скалярного тайминга до более сложных сетевых, популяционных и байесовских концепций. Выделены основные тенденции и обозначены смены парадигм в моделировании запоминания и предсказания времени. Указываются ключевые свойства кодирования времени, наблюдаемые у большинства видов позвоночных. Детально описаны первые основополагающие феноменологические модели: *модель внутренних часов* и *теория скалярного ожидания*. Обосновывается их значимость для теории управления, искусственного интеллекта и робототехники.

Ключевые слова: кодирование времени, запоминание временных интервалов, ритмическая активность, внутренние часы, модели тайминга.

DOI: 10.7868/S2413977726050055

1. Введение

Проблема временного кодирования – одна из фундаментальных проблем в нейронауках, психологии и математическом моделировании поведения. Для специалистов теории управления задача кодирования временных интервалов, прежде всего, связана с робототехникой в целом и биологически инспирированными технологиями в частности. Время представляет собой универсальный параметр, определяющий такие процессы, как двигательное планирование, обучение, синхронизация, восприятие ритма и речи, прогнозирование событий. Точные нейронные механизмы, с помощью которых биологические системы представляют, запоминают и воспроизводят временные интервалы, до сих пор остаются предметом интенсивных исследований. Отсутствие единой теории объясняется множественностью временных шкал, различиями между сенсорными и моторными задачами, а также ограничениями экспериментальных методов.

Большое количество исследований направлено на то, чтобы понять, каким образом мозг оперирует временной информацией, насколько локально или глобально распределены механизмы восприятия и запоминания времени, изучить свойства нейросетевой динамики, вовлеченной в эти механизмы. Главная цель обзора состоит в том, чтобы систематизировать подходы к моделированию запоминания и воспроизведения временных интервалов. В статье прослежена эволюция представлений о восприятии и запоминании времени живыми организмами и, соответственно, эволюция моделей кодирования временных интервалов. Произведена классификация существующих подходов и выделены ключевые концептуальные направления, а также выявлены современные тенденции в развитии теоретических моделей. Особое внимание уделено первым моделям внутренних часов, которые возникли в 60-х гг. прошлого века и надолго закрепились как основополагающие концепции тайминга, определив направление исследований на несколько десятилетий. С тех пор ученые-экспериментаторы получили огромное количество новых данных, на их основе был выдвинут ряд гипотез и построен ряд более сложных моделей. Модель внутренних часов и теория скалярного ожидания не раз подвергались критике, однако, как будет показано, несмотря на разнообразие новых подходов и методов, они и сейчас являются наиболее влиятельными теориями запоминания и воспроизведения временных интервалов и заслуживают пристального внимания.

Практическая значимость моделей внутренних часов обусловлена возможностями их применения в нейроинтерфейсах, робототехнике, адаптивных системах управления и нейропсихологических диагностических инструментах. В частности, в робототехнике временное кодирование необходимо для организации последовательных действий, синхронизации с внешними событиями, обработки ритмических сигналов и предсказания длительности операций. Биологически инспирированные модели времени могут обеспечить более гибкое и адаптивное поведение искусственных агентов в динамически изменяющихся средах.

Обзор некоторых исследований кодирования времени вплоть до 2020 г. можно найти в [1]. В этой статье описываются основные модели внутренних часов, с помощью которых авторы осуществляют поиск коррелятов в паттернах мозговой активности. Исследуется локальное (на уровне отдельных клеток) и глобальное (на уровне взаимодействия областей мозга) кодирование длительности. Авторы анализируют, в какой степени экспериментальные данные соответствуют описанным моделям, и приходят к выводу, что пока эти соответствия недостаточны. Эта работа еще не раз будет упомянута в следующих разделах. Обзор когнитивных теорий восприятия времени с точки зрения психологии представлен в [2]. К сожалению, это одна из очень немногих русскоязычных статей, посвященных временному кодированию. Отметим также, что сам обзор не содержит ни одной ссылки на релевантные исследования российских авторов. Более тщательный поиск выявил еще одну русскоязычную работу по сходной тематике, посвященную психофизиологической

оценке чувства времени у футбольных арбитров [3]. Эта лакуна в исследованиях придает еще большую актуальность настоящему обзору, поскольку он должен помочь отечественным исследователям составить представление об этом достаточно обширном поле знаний и моделей.

Статья построена по следующему плану. Второй раздел посвящен краткому описанию нейробиологических исследований в области кодирования времени. В нем представлена небольшая часть экспериментальных работ, связанных с поиском коррелятов временного кодирования в мозге и нервных системах в целом [4–24]; показано, насколько сложна и распределенна система, отвечающая за кодирование времени. В третьем разделе подробно разобраны две ранние феноменологические модели: *модель внутренних часов* Мишеля Трейсмана [25–28] и *теория скалярного ожидания* Джона Гиббона и Рассела Черча [29–37], изложены методологические принципы построения моделей временного кодирования и обоснована актуальность скалярных моделей в настоящее время. В четвертом разделе продолжен исторический обзор, произведена дальнейшая периодизация исследований, связанная с появлением новых технологий и новыми открытиями в нейробиологии времени. Прослежен переход от локальных механистических моделей к динамическим сетевым моделям и распределенным системам [38–46]. Для современных тенденций выявлены основные направления развития (подробный обзор этих работ – тема отдельного исследования): кратко описано открытие «клеток времени» (time cells) в гиппокампе [7–9], очерчен переход к популяционным моделям [47–49]; описаны байесовские подходы к восприятию времени [50–53], а также модели, связывающие тайминг с процессами принятия решений [54, 55]; описаны исследования влияния нейрохимии на кодирование и запоминание временных интервалов [56–61]. В этом разделе исследования описаны в реферативном стиле, поскольку основная задача обзора – дать максимально широкое, пусть неизбежно менее детализированное, представление о современных исследованиях и моделях тайминга, а также показать, что новейшие данные подтверждают ключевые свойства восприятия времени животными и людьми, сформулированные в первых феноменологических моделях. В Заключении подводятся итоги обзора и обсуждаются достоинства феноменологических моделей применительно к теории управления, а также предлагаются пути их совершенствования.

2. Поиски нейробиологических коррелятов времени

В нейробиологии, как и в других экспериментальных дисциплинах, валидность и точность моделей напрямую зависят от качества эмпирических данных и корректности их интерпретации. При этом, в отличие от точных наук, биологические системы характеризуются высокой степенью вариабельности и многофакторной причинностью наблюдаемых феноменов. Экспериментальные данные в нейронауках неизбежно содержат значительную шумовую компоненту, обусловленную как методологическими ограничениями,

так и сложностью и гетерогенностью самих биологических объектов. Кроме того, одни и те же эффекты могут быть получены при активации различных структур, а исследование распределенных механизмов неизбежно несет в себе опасность неполноты данных. Множественность возможных интерпретаций и вероятность ошибочных выводов создают принципиальные сложности для проверки гипотез, построения теорий и моделей.

В настоящем разделе будет дано представление о направлениях нейробиологических исследований не столько для того, чтобы глубоко погрузить читателя в эту область, сколько для схематичного «картирования» процессов обработки времени в мозге и иллюстрации сложностей, возникающих у исследователей при моделировании тайминга и смежных с ним процессов.

Нейробиологические корреляты кодирования времени находят в разных отделах мозга позвоночных и нервной системы в целом, если речь идет о более простых организмах. Кодирование времени изучается у разных видов живых организмов, от сверчков [4] до людей [5]. Локализация и обнаружение участков обработки времени в мозге позвоночных – сложная задача, частично решенная многими исследователями, однако полной картины пока не найдено. В [6] рассматриваются механизмы *сенсомоторного управления* у людей и нечеловекообразных приматов и их связь с обработкой времени. Подчеркивается, что нейронная динамика в сенсомоторных областях участвует в расчете времени на основе генерируемых ритмов. Работы [7–11] посвящены исследованию кодирования времени и временных последовательностей событий в *гиппокампе*. Исследования [12, 13] утверждают, что за точное восприятие времени отвечают нейроны *энторинальной коры*; в [14] выявлены нейроны, отвечающие за различные этапы таймингового поведения, в *префронтальной* и *передней поясной коре*. Работы [5, 15–20] посвящены исследованию и моделированию временного кодирования нейронами *мозжечка*. В [21] на основе экспериментальных данных функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ, fMRI) строится модель обработки времени в *зрительной коре* человека. Уже из этого перечисления видно, насколько сложно нервные системы обрабатывают длительности и последовательности временных промежутков. Именно поэтому исследования смещаются в сторону *распределенных систем* [22, 23]. В оппозиции к вышеприведенным исследованиям находится статья Д. Робби [24], который выносит функцию восприятия времени человеком за пределы мозга.

Однако не следует забывать, что способностью к оценке времени обладают не только позвоночные, но и более простые виды. В [1], ссылаясь на [42, 56], авторы высказывают предположение о том, что за тайминг отвечают древние эволюционные механизмы. Большинство видов, от насекомых до приматов, обрабатывают временную информацию так, как будто они используют секундомер, что свидетельствует о существовании сохраняющейся функции внутренних часов на протяжении всей эволюции.

Тем не менее, несмотря на межвидовую схожесть обработки времени и эволюционную преемственность, в настоящее время у исследователей не остается сомнений, что кодирование времени в мозге млекопитающих чрезвычайно сложно. Оно распределено между различными областями, генерирующими согласованные паттерны активности. За разные длительности могут отвечать разные участки, при этом области, отвечающие за восприятие, планирование, принятие решений тесно связаны между собой.

3. Доклинический период исследований восприятия времени. Феноменологические модели

Исследования нейронных коррелятов тайминга – молодое направление, связанное с появлением технических возможностей точной регистрации нейронной активности. Однако изучение и моделирование кодирования времени продолжаются более 60 лет. Хронологию моделей и методов можно условно разбить на несколько периодов, объединенных общей темой. Границы этих периодов, разумеется, размыты, они имеют множество пересечений, однако можно выделить некоторые рубежи и вехи, которые знаменовали новые направления исследований. Основной интерес для нашего обзора представляет самый ранний, так называемый *доклинический период*, в котором были определены основные свойства субъективной оценки времени людьми и животными, находящие все новые и новые подтверждения.

Начало этого периода положила работа М. Трейсмана (M. Treisman) *Temporal discrimination and the indifference interval. Implications for a model of the "internal clock"* [25], вышедшая в 1963 г. Обобщением модели внутренних часов М. Трейсмана стала *теория скалярного ожидания* Д. Гиббона и Р. Черча. Эти две модели перевели изучение восприятия времени из описательной области в точную науку, обладающую предсказательной силой. Они показали, что даже такой субъективный феномен, как ощущение времени, подчиняется строгим математическим закономерностям и может быть смоделирован количественно. При всей своей простоте они воспроизводят основные свойства восприятия и запоминания временных интервалов, присущие как животным, так и людям.

3.1. Модель внутренних часов М. Трейсмана

Монография М. Трейсмана [25], в которой был введен термин «внутренние часы» и предложена сама модель, состоит из двух частей. В первой части описывается семь серий экспериментов над людьми по запоминанию интервалов различной длительности. Дизайн экспериментов разнится от серии к серии. Вторая часть посвящена описанию модели, которая была разработана в попытке объяснить и связать полученные психофизические данные.

В экспериментах выявлены фундаментальные и устойчивые закономерности ошибок человеческого запоминания времени. Во-первых, люди демонстрируют предсказуемый сдвиг в оценке длительности: короткие интервалы

систематически переоцениваются, а длинные недооцениваются (так называемый закон Фирордта, о котором будет сказано ниже). Во-вторых, происходит увеличение дисперсии оценок с увеличением длительности (закон Вебера). В-третьих, по мере продолжения серии испытаний все оценки и воспроизведения времен смещаются в сторону увеличения (эффект удлинения), причем этот сдвиг тем заметнее, чем короче исходный интервал. Эти ошибки проявляются вне зависимости от методики (воспроизведение, производство, сравнение, вербальная оценка), что говорит о глубоко заложенных механизмах внутреннего отсчета времени. Дополнительные условия экспериментов (изменение интенсивности стимула, формат двигательной реакции) могут усилить или видоизменить эти паттерны, но не устраняют их.

Целью автора стало построение «минимальной модели», т.е. поиск такого минимального набора компонентов и связей между ними, который необходим для восприятия, запоминания и оценки временных интервалов. Построенный механизм должен обладать способностью частично корректировать ошибки: отклонение или ограничение в одной точке системы должно компенсироваться адаптацией в других, обеспечивая общую устойчивость. При этом он должен воспроизводить системные ошибки, свойственные человеческому восприятию. Учет фундаментальных ограничений и особенностей, лежащих в основе типичных человеческих ошибок при запоминании и оценке времени, позволит строить практические модели как для объяснения экспериментов, так и для инженерных приложений.

Модель внутренних часов включает следующие основные компоненты и принципы работы:

- *пейсмейкер* (pacemaker) – генератор, который вырабатывает серию одинаковых по длительности импульсов, распространяющихся по определенному пути;
- *счетчик* (counter) – аккумулятор, который суммирует количество импульсов в заданном временном интервале и передает эту величину в хранилище (store);
- *хранилище* (store) – блок памяти, в который записываются или из которого извлекаются результаты подсчета для дальнейшего сравнения;
- *механизм сравнения* (comparator) – механизм принятия решений, который извлекает данные из хранилища и сравнивает их с текущими результатами счетчика, чтобы определить момент остановки счета или выбрать соответствующую реакцию;
- *вербальный селективный механизм* – блок, облегчающий процесс извлечения информации из хранилища путем обращения к символическим меткам (например, «1 секунда», «2 минуты»);
- *специфический центр возбуждения* (specific arousal center) – регулятор, воздействующий на пейсмейкер и способный изменять его частоту, регулируя генерацию импульсов.

В последующих обзорах эту модель часто редуцируют до четырехкомпонентной: *пейсмейкер–счетчик–хранилище–компаратор*, а иногда и до трех-

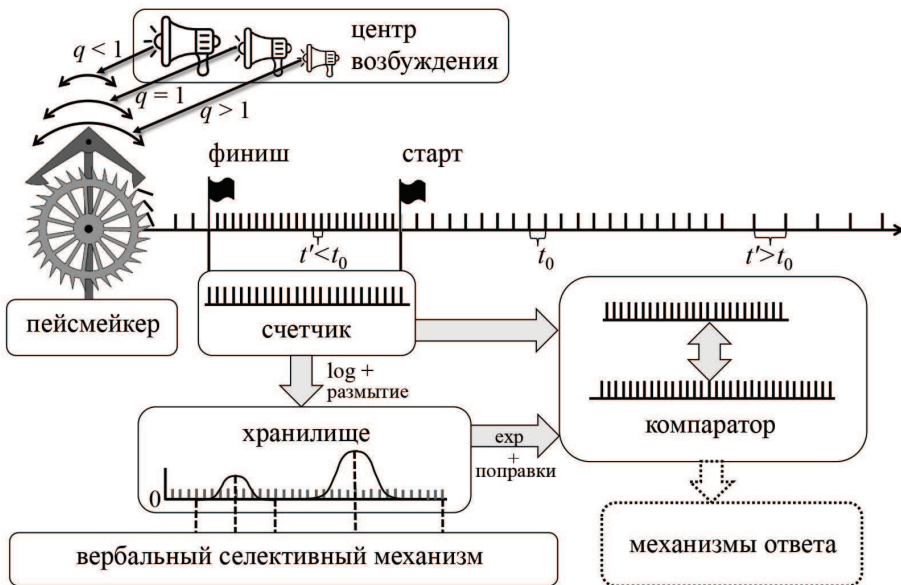


Рис. 1. Модель «внутренних часов» М. Трейсмана. Рисунок отражает схему модели и ее текстовое описание в монографии [25].

компонентной: *пейсмейкер–счетчик–хранилище* (см., например, [1]). Два последних блока, как правило, элиминируются, а в трехкомпонентной модели механизм сравнения переходит из структурной части в функциональную. Удаление вербального механизма из дальнейших схем естественно, поскольку модель внутренних часов оказалась применимой не только к людям, но и ко многим видам животных. Модулятор частоты, по-видимому, считается вторичным по отношению к базовым блокам модели. Однако в настоящем разделе модель будет описана в оригинальном виде. Структура модели представлена на рис. 1.

Работа модели описывается восемью постулатами.

1. *Пейсмейкер* генерирует последовательные импульсы, которые движутся вдоль некоторого пути (см. рис. 1) с постоянной скоростью. Базовый интервал между последовательными импульсами равен t_0 с дисперсией σ_t^2 . Трейсман пишет, что его предшественники проводили параллель такого механизма с действием нейрона-пейсмейкера, который распространяет потенциал действия вдоль аксона. В данной модели используется этот же принцип, хотя прямых аналогий с нейронными механизмами не проводится.

2. Активность пейсмейкера регулируется *специфическим центром возбуждения*, который влияет на скорость генерации импульсов. Определенный уровень специфического возбуждения задает средний интервал между импульсами t' , который вычисляется как $t' = qt_0$, где $q > 1$ при низком уровне возбуждения и $q < 1$ при высоком уровне. Уровень специфического возбуждения может зависеть от особенностей экспериментальной процедуры, значи-

мых аспектов ситуации или других факторов; при стабильных условиях (например, во время предъявления временного интервала) он обычно остается постоянным или изменяется очень медленно. Поэтому в течение отдельного испытания вариации t' минимальны, однако его значение может меняться от одного испытания к другому.

3. Счетчик может работать в двух режимах: для записи в хранилище или для сравнения хранилища с текущим отсчетом. Расчет длительности интервалов в этих режимах происходит по разным формулам. Такой двойной подход необходим, чтобы минимизировать ошибки преобразований (см. ниже).

4. Измеренный интервал фиксируется в *хранилище* и извлекается из него компаратором. Память представляет собой одномерный массив ячеек или адресов с началом в *нулевой точке*. В модели использована логарифмическая шкала, и поэтому лучшая аналогия для блока памяти – логарифмическая линейка. Каждая ячейка соответствует определенному количеству импульсов. Если счетчик зарегистрировал n импульсов, эта мера будет считана в ячейку, расстояние от которой до нулевой точки равно $\log n$. При этом активация распространяется на соседние ячейки, формируя распределение с пиком в точке $\log n$.

5. *Вербальный селективный механизм* – аналог долговременной памяти. Он предназначен для хранения символьных временных меток, которые ассоциируются с определенными точками в хранилище («две секунды», «одна минута»). Если связь между меткой и реальным опытом рассогласована, происходит корректировка ассоциации.

6. Компаратор, извлекая значение из хранилища, преобразует его обратно в линейную шкалу, при этом нивелируя возможные ошибки. Если компаратор систематически сдвигает нулевую точку, значение $\log n$ преобразуется в $\log n + \log m$, где $\log m$ – величина сдвига. После экспоненциальной трансформации добавляется возможная константа ошибок r . Полностью преобразование выглядит следующим образом:

$$RM = \exp(\log n + \log m) + r = nm + r,$$

где RM – извлеченное значение (retrieved measure).

Это значение компаратор сравнивает с текущим значением счетчика для принятия решения (например, когда нужно остановиться или какой ответ выбрать). Для различных экспериментов приводятся разные модификации формулы для RM .

7. Модель предусматривает обратную связь, позволяющую динамически корректировать параметры памяти (сдвиг логарифма), основываясь на частоте того или иного ответа или на суммарной степени активации хранилища, что обеспечивает автоматическую компенсацию ошибок и адаптацию к экспериментальным условиям.

8. Активация какой-либо области в хранилище смещает $\log m$ к оптимальному значению для соответствующего интервала; таким образом, значение

$\log t$ в любой момент времени будет частично зависеть от среднего эффекта всех областей, активных в этот момент.

Ценность предложенной Трейсманом модели заключается не в конкретных формулах, а в основополагающих блоках, их структуре и взаимосвязи, во введении принципов и параметров, корректирующих ошибки и, напротив, добавляющих системные сдвиги. К этим принципам относятся логарифмическая форма хранения интервала с корректирующим членом $\log t$, добавление эффекта возбуждения и торможения пейсмейкера q , аддитивная поправка r . Сами корректирующие величины можно значительно варьировать, не оказывая существенного влияния на многие прогнозы, вытекающие из основных предположений модели.

Модель Трейсмана объясняет и обобщает ряд известных психофизиологических феноменов, таких как закон Вебера для временных интервалов, интервал «безразличия», закон Фирордта, эффект ползущего удлинения интервалов (тенденцию к постепенному увеличению воспроизводимых интервалов в ходе экспериментальной сессии) и другие экспериментальные эффекты, наблюдаемые при изучении субъективного восприятия времени.

Остановимся на тех феноменах, которые оказались универсальными для многих видов животных, не только для человека.

Подчинение тайминга закону Вебера. Закон Вебера [62] – это эмпирический психофизиологический закон, в соответствии с которым минимальное увеличение стимула, которое вызовет регистрируемое увеличение ощущения, пропорционально уже существующему стимулу.

В исследовании Трейсман использует *функцию Вебера* – линейное обобщение закона Вебера, отличающееся от его оригинальной формы, описанной в [62], поскольку оно лучше приближает *порог различения временных интервалов*:

$$\Delta T = k(T + a),$$

где k , a – мультипликативный и аддитивный параметры соответственно. Для разных экспериментов они имеют разные значения. Как видно из формулы, чем длиннее временной интервал, тем больше дисперсия в его оценке. При этом коэффициент вариации остается приблизительно постоянным.

Подчинение тайминга закону Фирордта. Закон Фирордта [63] – это психологический феномен в области восприятия времени, согласно которому люди систематически переоценивают короткие временные интервалы и недооценивают длинные. Закон установлен немецким физиологом Карлом Фирордтом в середине XIX в. в результате экспериментов с разной длительностью стимулов. Он объясняет одну из устойчивых ошибок, наблюдаемых при субъективной оценке времени, и часто наблюдается в самых разных экспериментах по психологии времени.

Если короткие интервалы переоцениваются, а длинные недооцениваются, то должно быть такое пограничное значение, которое оценивается человеком точно. Это значение было названо *интервалом индифферентности* или

интервалом безразличия. В экспериментах М. Трейсман пытался найти эту базовую длительность. Для различных серий интервал безразличия был разным; кроме того, из-за эффекта удлинения воспроизводимых интервалов по мере накопления усталости при длительных экспериментах его длина увеличивалась.

Тем не менее можно выделить три режима восприятия и воспроизведения:

- Субсекундный, характеризующийся повышенной чувствительностью, низкой дисперсией и при этом завышением оценки;
- Интервал безразличия (0,5–2 с) – интервал, на котором значение $\frac{\Delta T}{T}$ минимально: $\frac{\Delta T}{T} \approx 0,07$;
- Сверхсекундный, характеризующийся ростом ошибок и занижением оценки длительности при его воспроизведении.

Функция Вебера обычно рассматривается на интервалах, превосходящих интервал безразличия.

Несмотря на свою простоту, модель оказалась очень популярной, а пионерскую статью М. Трейсмана [25] активно читают и в настоящее время.

Следует отметить, что М. Трейсман – специалист в области когнитивной психологии, и его модель имеет для него и его последователей не только теоретическое, но и большое практическое значение. Последующие его исследования, такие как [26, 27] и др., касаются свидетельств, подтверждающих его теорию, и основанных на новых экспериментальных данных. В [27] модель пейсмейкера была усложнена. Этот блок получил название «временной пейсмейкер», его особенность заключается в том, что он состоит из двух компонент: осциллятор и калибровочный блок. Осциллятор, в свою очередь, состоит из трех элементов, соединенных возбуждающими и тормозными связями, которые генерируют ритм заданной частоты F_0 . Выход осциллятора ведет к калибровочному блоку. Активность калибровочного блока зависит от сенсорного входа. При получении сигнала с сенсоров он формирует калибровочный множитель c_f и выдает на своем выходе новую частоту, равную $F_p = c_f F_0$ (рис. 2).

В этой модификации модели сделан шаг к биологическому правдоподобию. Элементы осцилляторного блока авторы называют «концептуальными нейронами». И в самом деле, предложенная схема соответствует простому нейронному ансамблю, генерирующему активность с заданной частотой, которая модулируется внешними входами.

Подводя итоги, отметим, что схема Трейсмана впервые связала ряд эмпирических феноменов одним простым механизмом, объединила принципы Вебера и Фирордта, обосновала скалярность ошибок и заложила основу для последующих количественных теорий, таких как теория скалярного ожидания (scalar expectancy theory, SET). Модель оказалась удивительно устойчивой к экспериментальным проверкам и, несмотря на простоту, остается одной из самых влиятельных в психологии времени.

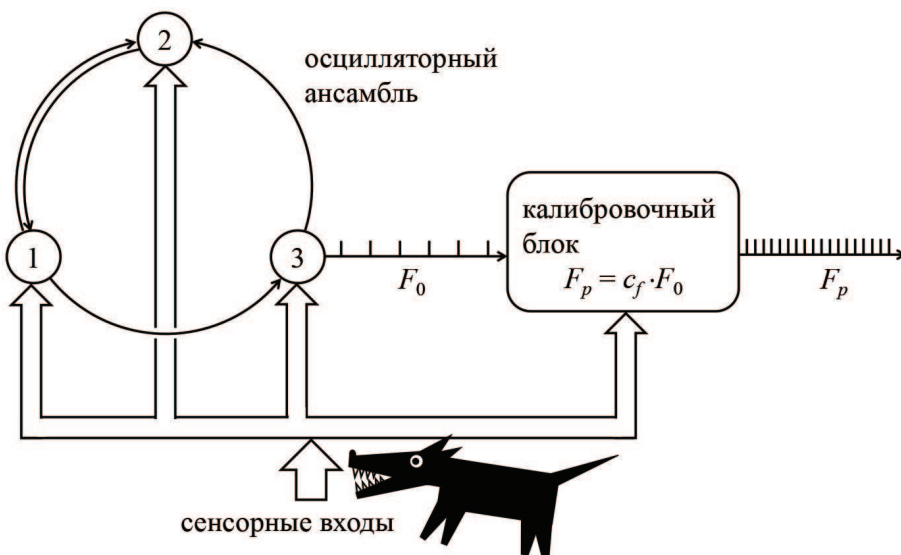


Рис. 2. Модель временного пейсмейкера, состоящего из двух компонент: осциллятора и калибровочного блока. Схема соответствует модели из [27]; «сенсорный вход», обозначающий «опасность» и влекущий за собой ускорение ритма, добавлен автором.

3.2. Теория скалярного ожидания

Обобщением модели внутренних часов М. Трейсмана стала *теория скалярного ожидания* Д. Гиббона и Р. Черча. Теория скалярного ожидания – минимальная информационная модель внутреннего таймера у животных и человека, объясняющая скалярное свойство ошибок во временных задачах. Она была предложена спустя почти полтора десятка лет после появления модели внутренних часов в статье Д. Гиббона [34].

Скалярное свойство, которое легло в название теории, – это закономерность, согласно которой ошибка (разброс) оценки временного интервала пропорциональна длительности самого интервала, так что относительная точность (коэффициент вариации) восприятия длительности сохраняется для разных диапазонов времени. На основе этих оценок у животных формируются интервалы ожидания вознаграждения; различие между реальным временем и ожидаемым оценивается как отношение этих двух величин. Эти результаты подтвердили закон Вебера в восприятии времени животными.

В [34] было проанализировано большое количество экспериментальных данных по восприятию и запоминанию времени животными. Описаны эксперименты с крысами и голубями, в которых изучалась реакция животных на временные интервалы при различных процедурах обучения с подкреплением. Было показано, что животные оценивают время подкрепления с использованием так называемого «скалярного процесса синхронизации», который масштабирует оценки для различных длительностей временных интервалов.

Гиббон анализирует эксперименты с поведением при фиксированных интервалах подкрепления, в задачах на оценку и воспроизведение длительности. В экспериментах с фиксированными интервалами животные обучаются ожидать подкрепления через строго определенный промежуток времени, при этом их реакция меняется специфическим образом по мере приближения к моменту подкрепления. Было проанализировано большое количество опубликованных экспериментальных данных с поведением крыс и голубей. Анализ показал, что разброс ошибок оценки времени пропорционален самому временному интервалу. Это делает коэффициент вариации постоянным для разных интервалов – аналогично закону Вебера в сенсорных системах.

Модель, предложенная Д. Гиббоном, сходна с моделью внутренних часов М. Трейсмана. Однако есть ряд существенных отличий, на которые нужно обратить внимание. Во-первых, теория скалярного ожидания предложена для оценки временных интервалов животными, а не людьми. Это накладывает отпечаток на модель – в ней нет вербального механизма. Во-вторых, скалярный закон выполняется с помощью гораздо более простой процедуры. В SET нет логарифмической шкалы, в ней при оценке длительности анализируется *отношение* запомненного интервала и текущего. Активация происходит, если указанное отношение превышает заданный порог. Изменения коснулись также блока памяти – он распался на *рабочую* и *эталонную* память. Еще одна отличительная черта SET заключается в том, что Гиббон в отличие от Трейсмана не стремился к биологическому правдоподобию в структуре – только в воспроизводимых феноменах. Так, пейсмейкер в его модели – это всего лишь генератор «тиков» или импульсов. Он генерирует их с некоторой средней скоростью, причем они не привязаны к реальному времени, это некоторые внутренние единицы модели. Таким образом, скалярная теория ожидания моделирует кодирование времени в более общем виде, причем дальнейшие исследования показали, что она верна как для животных, так и для людей.

Ключевые компоненты первой модели SET:

- *пейсмейкер* (pacemaker) – генерирует последовательность импульсов (единиц времени) с некоторой средней скоростью;
- *счетчик* (accumulator) – накапливает импульсы от пейсмейкера, пока животное отсчитывает заданный интервал;
- *память* (memory) – сохраняет накопленные импульсы как эталонный интервал (reference memory) и хранит текущий «счет» (working memory);
- *компаратор/механизм принятия решения* (comparator/decision) – сравнивает текущий счетчик (происходящий сейчас) с выборкой из эталонной памяти и определяет момент реакции или принятия решения.

Схематично работу модели можно описать следующим образом. На старте интервала пейсмейкер запускается, и импульсы начинают считываться счетчиком. В момент подкрепления результат попадает в память и становится эталоном. В последующих испытаниях животное отсчитывает время, сравнивает текущее количество импульсов со значением из референсной памяти.

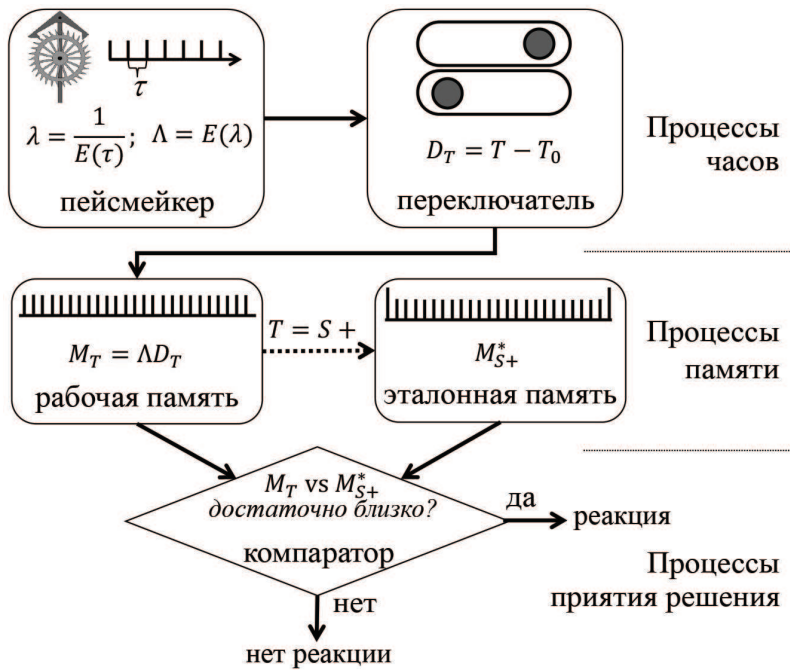


Рис. 3. Модель обработки временной информации.

Когда текущий отсчет близок к эталонному (их отношение превышает пороговое значение), животное начинает или прекращает реагировать.

Сравнение отношений величин объясняет скалярность: ошибка и вариация оцениваемого времени растут пропорционально длине интервала, а формы психометрических функций для разных интервалов накладываются при переводе во временную относительную шкалу.

Свой окончательный вид теория скалярного ожидания получила в [36]. Модель обработки временной информации из этой статьи представлена на рис. 3. Она состоит из трех строк. Первая строка представляет собой процесс работы часов, включающий пейсмейкер и переключатель, который пропускает импульсы в аккумулятор, находящийся в рабочей памяти. Пейсмейкер генерирует импульсы со средней частотой Λ , которая предполагается достаточно высокой по сравнению с временными значениями, используемыми в экспериментах (от секунд до минут). Переключатель, после соответствующего обучения, открывается и пропускает импульсы в течение среднего времени D_T в аккумулятор рабочей памяти (вторая строка) во время действия сигнала синхронизации. Аккумулятор регистрирует и сохраняет число импульсов (среднее значение M_T). Когда в конце некоторой попытки испытуемый демонстрирует желаемую реакцию и получает подкрепление ($T = S+$), значение времени, зафиксированное в рабочей памяти при этой попытке, сохраняется в более долговременной эталонной памяти для подкрепляемых значений (среднее значение M_{S+}^*). В третьей строке показан процесс принятия

решения. Реакция возникает, когда компаратор выносит суждение о том, что текущее значение в рабочей памяти на данном испытании «достаточно близко» к значению в эталонной памяти для подкрепляемой длительности, чтобы оправдать ответ.

В статье [36], как и во многих последующих статьях этих авторов (см., например, еще одну программную работу [37]), экспериментальная проверка скалярного свойства при оценивании временных интервалов животными связана с «пиковой процедурой».

Пиковая процедура – это техника, используемая для изучения запоминания и воспроизведения временных интервалов у животных, в которой пища (или другое подкрепление) становится доступной после выполнения некоторого действия, обычно нажатия на педаль или рычаг (оперантные задачи), или предоставляется по истечении фиксированного периода времени в тренировочных испытаниях (павловские задачи). После обучения в тестовых испытаниях подкрепление пропускается и отслеживается реакция животных. В оперантных задачах обычно частота нажатий возрастает к ожидаемому времени подкрепления, достигает максимума (пика), а затем снижается. Такая процедура позволяет оценить, как животное субъективно воспринимает временной интервал, а также насколько точно оно может предсказывать время получения награды. Оба типа экспериментов подтверждают основные положения теории скалярного ожидания и выполнение закона Вебера.

Пиковая процедура часто используется и в современных бихевиористских исследованиях, связанных с таймингом. В [64] описывается ее применение для исследования оценок интервального времени у большого количества видов птиц, рыб и млекопитающих, включая домашних кур, голубей, вяхирей, черношопочную гаичку, золотых рыбок, мышей, крыс, лисовидных поссумов, а также людей. Полученные данные исследуются двумя способами. Первый из них – анализ данных, усредненных по множественным испытаниям [65]. Общей характеристикой интервального измерения времени является то, что животные, включая людей, измеряют короткие интервалы точнее, чем длинные. Примечательно, что при построении графиков отношения времени реагирования к пиковому времени кривые ответов накладываются друг на друга и являются почти идентичными независимо от измеряемого интервала. Эта особенность, подтверждающая скалярное свойство обработки времени различными видами, была задокументирована у птиц, рыб и млекопитающих.

Второй способ – анализ данных индивидуальных испытаний, в котором из паттернов реакции в отдельных испытаниях обычно извлекаются три показателя: время начала (переход от низкого к высокому уровню, т.е. переход к более интенсивным нажатиям на педаль или рычаг), время остановки (переход от высокого к низкому уровню) и время выполнения (продолжительность интенсивной фазы). В [66] эти данные были использованы для сравнения скалярных и коннекционистских моделей оценки времени. Полученные результаты однозначно свидетельствовали в пользу скалярных моделей.

3.3. Методологические принципы построения моделей временного кодирования

При разработке моделей запоминания и воспроизведения временных интервалов для робототехнических систем и инженерных приложений ключевым требованием становится нахождение компромисса между биологическим правдоподобием и технической простотой. С одной стороны, важно, чтобы модель воспроизводила фундаментальные принципы кодирования времени, свойственные живым системам: зависимость точности оценки от длительности, смещение оценок к среднему значению, адаптацию к изменяющимся условиям. Это необходимо для того, чтобы роботизированные или искусственные интеллектуальные системы могли действовать в реальном времени столь же гибко и эффективно, как и биологические организмы, например вовремя реагировать на сигналы или обучаться сложным последовательностям действий. Однако прямая калька со сложнейших нейрофизиологических механизмов оказывается не лучшим решением: аппаратное и программное обеспечение требуют ресурсоемких вычислений, а избыточное усложнение архитектуры не всегда повышает качество результата.

В этом контексте наиболее рациональным путем становится построение феноменологически обоснованных моделей, которые не являются полной копией биологических процессов, но точно воплощают их основные свойства. Модель внутренних часов М. Трейсмана и теория скалярного ожидания Д. Гиббона и Р. Черча представляют собой примеры такого компромисса: хотя их механизмы предельно просты и прямолинейны по сравнению с реальными сетями мозга, именно эти модели стабильно подтверждаются эмпирическими исследованиями – как в экспериментах с животными, так и с людьми. Прогнозируемые ими эффекты – скалярное отношение ошибок, вариабельность, сдвиги в оценках интервалов – обнаруживаются при любых типах задач на оценку времени. Это делает их удобной теоретической основой для построения эффективных алгоритмов тайминга, пригодных для широкого спектра практических задач в инженерии, робототехнике и когнитивных науках.

В качестве дополнительного аргумента приведем небольшую полемику между двумя группами авторов. В статье [67], опубликованной в 2020 г., ее авторы выступили с критикой классической концепции внутренних часов как чрезмерно механистической и ограниченной в понимании причинности в биологических системах, предлагая взглянуть на тайминг более интегративно и отказаться от жестких механистических моделей. В этом же году на эту работу вышел ответ [68], где автор защищает модели внутренних часов, аргументируя это тем, что они сохраняют важное объяснительное значение и служат эффективным фундаментом для понимания временных процессов, указывая на неправильное или неполное толкование критиками этих моделей. Такого же мнения придерживаются авторы обзора [1], с упоминания которого началась данная статья. Исходя из этих аргументов, модели внутренних

часов и выросшей из нее теории скалярного ожидания уделено пристальное внимание. Следующие периоды исследований восприятия и запоминания временных интервалов будут описаны не столь подробно. Однако описание свойств и принципов работы сетевых моделей, перечисленных в разделе 4.3, вместе с более подробным изложением современных результатов заслуживают отдельной большой статьи.

4. Дальнейшая хронология исследований кодирования времени

Модели и теоретические результаты, полученные в «доклинический период», оказались настолько универсальными, что получают все новые и новые подтверждения. Бихевиористские исследования механизмов тайминга пронизывают все этапы вплоть до современного. Тем не менее с появлением нового оборудования и новых данных исследования кодирования времени потребовали новых методов.

4.1. Нейрофизиологический поворот (1980–1990 гг.)

Переход от поведенческих к нейрофизиологическим исследованиям тайминга в 1980-е гг. связан с появлением новых экспериментальных методов и парадигм для изучения нейронных механизмов временной обработки. Если ранее акцент был на моделях поведения людей и животных и на поиске формальных психофизических закономерностей (таких как закон Вебера), то начиная с 1980-х гг. центр внимания сдвигается к исследованию работы нейронных цепей, структур мозга и нейротрансмиттерных систем, участвующих во временной обработке. Выделим здесь прежде всего работы Р. Айври, У. Мека и их коллег.

В [69] проведены исследования, призванные установить, используются ли при восприятии времени и моторном воспроизведении временных интервалов общие нейронные механизмы. Эксперименты показали значимые индивидуальные различия в точности моторного тайминга (ритмичное постукивание пальцем и стопой) и перцептивной оценки длительности коротких интервалов, что поддерживает идею существования общего «часового механизма», участвующего как в восприятии, так и в моторном производстве времени, с дополнительным вкладом специфических моторных процессов. Эти результаты заложили основу для последующих теорий распределенного тайминга.

Серия экспериментов с участием пациентов с поражениями мозжечка описана в [16–19]. Отметим, что эти эксперименты проводились в течение многих лет и указанные работы принадлежат разным периодам, однако для более целостной картины будут описаны вместе. В [16] изучалось влияние различных типов неврологических нарушений на функции измерения времени. Исследование показало, что мозжечок играет ключевую роль в точном восприятии и воспроизведении временных интервалов как в моторных, так и в перцептивных задачах. Пациенты с повреждением мозжечка имеют значительные нарушения в этих функциях, тогда как другие неврологические группы таких

проблем не демонстрируют. Это указывает на специфическую роль мозжечка как центрального временного механизма, работающего независимо от типа задачи. Таким образом, мозжечок рассматривается как важный компонент распределенной системы хронометража в мозге.

В [17] показано, что пациенты с поражениями мозжечка испытывают трудности в оценке длительности короткого слухового стимула и скорости движущегося зрительного стимула. Мозжечок описывается не как единый «осциллятор», а как сеть множества «таймеров», активируемых под разные задачи – от моторики до сенсорного обучения. Работа также обсуждает, что активация мозжечка в когнитивных экспериментах может отражать подготовку временных паттернов реакции, а не анализ абстрактных данных. В [18] продолжают исследования пациентов с поражениями мозжечка в задачах на временную согласованность событий и действий. Статья [19] представляет собой обобщение результатов предыдущих исследований временного кодирования. Рассматриваются двигательные и перцептивные задачи, в которых критические события происходят на разных временных интервалах (сотни миллисекунд и несколько секунд). Один из ключевых вопросов заключается в том, зависит ли представление временной информации от специализированной системы, является ли оно распределенным или вычисляется локально в зависимости от задачи. Авторы вновь указывают на решающую роль мозжечка, поскольку именно он связан с задачами, требующими точного измерения времени. Кроме того, в работе уделяется внимание базальным ганглиям как специализированной системе измерения времени, особенно для более длительных интервалов. Авторы выдвигают гипотезу, согласно которой эта структура связана с процессами принятия решений. В более поздней статье [70] авторы уже менее категоричны. Они формулируют две альтернативные модели для восприятия течения времени, специализированную и универсальную (внутреннюю). Первая подчеркивает, что оценка длительности стимула осуществляется специализированными нейронными механизмами, предназначенными для представления временных отношений между событиями. Вторая модель основана на предположении, что представление длительности может быть универсальным, возникающим из внутренней динамики неспециализированных нейронных механизмов. Авторы анализируют обе модели, но не приходят к окончательным выводам, намечая лишь направления дальнейших исследований, связанных с интеграцией этих двух парадигм.

Еще одно направление исследований связано нейротрансмиттерными системами и нейромодуляцией при кодировании времени. Фармакологические исследования У. Мека и коллег [57–59] продемонстрировали различное влияние дофаминергических и холинергических препаратов на измерение времени. Результаты проведенных экспериментов трактуются в рамках скалярной теории времени. В [58] выявлено, что воздействие на дофаминергическую систему в основном затрагивает фазу восприятия длительности: при дефиците дофамина временные интервалы субъективно растягиваются. Статья [59] посвящена исследованию влияния холинергических препаратов на память о

времени. Основным экспериментом заключался в оценке того, как повышение или блокада уровня ацетилхолина в мозге с помощью препаратов влияет на воспоминания о временных интервалах при выполнении задачи на различные времена. Предполагается, что уровень ацетилхолина в мозге определяет «скорость передачи» между внутренними часами и памятью. Агонист холинергической системы увеличивает скорость запоминания длительности, вызывая недооценку времени, антагонист – замедляет, приводя к переоценке.

Кроме транзиттерной модуляции восприятия времени, У. Мек с коллегами исследовали и нейронные корреляты временного кодирования. Их статья [71] – одна из наиболее влиятельных работ по исследованию временного кодирования в гиппокампе. В ней было показано, что гиппокамп играет решающую роль в удержании и интеграции временных следов в рабочей и долговременной памяти, а не просто в чувствительности к длине сигналов. Эта работа стала одной из первых, напрямую связавших временную и пространственную память с функцией гиппокампа у животных.

В [72] У. Мек и Р. М. Черч предложили модель, в которой внутренняя система мозга может переключаться между режимами счета событий и измерения времени интервалов. Эта универсальная система использует одни и те же механизмы для обеих задач, меняя настройки в зависимости от требований ситуации. Эксперименты на животных показывают, что и счет, и тайминг подчиняются сходным законам и проявляют скалярное свойство ошибок. Таким образом, модель объясняет, как мозг гибко управляет временем и количеством при помощи одной адаптивной системы. В продолжении этого исследования [73] авторы экспериментально доказали возможность одновременного измерения нескольких интервалов («мультизадачности часов»), что усилило позиции моделей с несколькими независимыми или контекстно-настраиваемыми внутренними таймерами и расширило универсальную модель тайминга, предложенную в [72].

Изучая нейронные механизмы рабочей памяти и управления действиями, Х. Ники и М. Ватанабе провели исследование по выявлению нейрофизиологических коррелятов временной обработки в различных областях коры головного мозга обезьян – прежде всего в префронтальной и передней поясной коре [14]. Были выявлены нейроны, отвечающие за различные этапы таймингового поведения – ожидание, подготовку к действию и реагирование. Работа стала одной из первых, где нейронная активность в префронтальной коре ассоциировалась с отсчетом интервала времени и механизмами временного ожидания. Эти результаты стали основой для последующих исследований рабочей памяти, временного кодирования и когнитивного контроля.

Таким образом, в рассматриваемый период впервые стало возможным не только строить поведенческие модели, но и напрямую связывать тайминг с определенными структурами мозга (мозжечок, базальные ганглии, префронтальная кора, гиппокамп). Было начато применение фармакологических вмешательств для «разделения» разных компонент модели скалярного

тайминга. Появилось понятие распределенной системы кодирования времени (distributed timing system) – временная обработка стала представляться как функция распределенных нейронных сетей, а не одного «биологического хронометра». Именно эти достижения подготовили переход к следующему периоду.

4.2. Распределенные нейронные сети и сетевое моделирование тайминга (1990–2000 гг.)

Десятилетие 90-х гг. XX в. в нейронауках было названо «декадой мозга» благодаря масштабным инициативам по изучению структуры и функций мозга [74]. В исследованиях нейронного кодирования времени этот период ознаменовал переход от поиска единого центра времени к концепции распределенных нейронных систем тайминга, в которых участвуют мозжечок, базальные ганглии, дополнительная моторная область (supplementary motor area, SMA), лобная и теменная кора. В исследованиях начали внедряться методы нейровизуализации (фМРТ, ПЭТ), позволившие картировать сети мозга, участвующие во временной обработке.

В эти годы произошло становление идей о временной обработке как функции распределенных, динамически связанных мозговых систем. Стали появляться первые распределенные нейросетевые модели кодирования времени [32, 38, 40–42]. Как правило, основным методом исследований было наблюдение за пациентами с различными поражениями мозга и выявление дисфункций, связанных с этими поражениями. В предыдущем разделе такие эксперименты были представлены в [16–19]. Они позволили локализовать области мозга, отвечающие за некоторые аспекты восприятия времени. Новой важной задачей стало отделение компонент собственно «внутренних часов» от других источников временной изменчивости.

Одним из ключевых обзоров по нейробиологии времени в этот период стала статья [43]. В ней рассматриваются основные модели и нейронные механизмы, лежащие в основе восприятия и воспроизведения временных интервалов у человека и животных. Статья обобщает экспериментальные данные, указывающие на то, что тайминг реализуется распределенными нейронными системами. Различные области мозга (мозжечок, базальные ганглии, премоторная кора, SMA) по-разному участвуют в различных задачах, например моторных и перцептивных. Таким образом, не существует единого «центра времени»; напротив, функции временной обработки распределены и зависят от контекста задачи. Демонстрируется, что существуют общие механизмы для моторного и перцептивного тайминга: вариации ошибок во времени схожи при выполнении как двигательных, так и сенсорных задач, что указывает на работу единой или тесно связанных тайминг-систем. Вместе с тем различие в обработке кратких и длинных интервалов может объясняться вовлечением разных нейрональных путей и взаимодействием памяти и внимания. Авторы рассматривают гипотезу о наличии нескольких специализированных «таймеров» (например, независимые процессы для разных конечностей или

для разных контекстов), которые могут интегрироваться на более высоком уровне при выполнении сложных последовательных или параллельных действий. Статья сыграла важную роль в переходе от поисков «нейронного центра времени» к пониманию тайминга как результата работы распределенных, специализированных и взаимодействующих сетей мозга.

С новой инструментальной базой были продолжены исследования по воздействию нейротрансмиттеров на восприятие времени. Показана роль нейрoхимии (дофамин, ацетилхолин) и подтверждено, что нарушения в этих системах вызывают специфические тайминговые дефициты. Фундаментальный обзор, посвященный роли нейрoхимических систем мозга в механизмах восприятия, оценки и хранения времени [60], интегрирует данные из лабораторных экспериментов, фармакологии и клинических исследований, раскрывая, как разные нейромедиаторы влияют на «внутренние часы» и процессы памяти. На новых данных подтверждено, что дофамин регулирует скорость внутреннего часового механизма, а ацетилхолин отвечает за хранение временной информации в памяти. Исследования с фармакологическими манипуляциями и клиническими наблюдениями демонстрируют, что нарушения в этих нейрoхимических системах приводят к характерным ошибкам в оценке времени – либо ускоряя или замедляя субъективное время, либо ухудшая память о временных интервалах.

На основе экспериментальных данных были проверены на людях и животных теоретические «доклинические» модели времени. Теория скалярного ожидания была подтверждена результатами ряда новых экспериментов и обрела второе дыхание [32, 33]. Целью новой работы Р.М. Черча, У. Мека и Д. Гиббона [33] стало определение характеристик внутренних часов, темпоральной памяти и процессов принятия решений, вовлеченных во временную интеграцию, на основе анализа индивидуальных испытаний, проводимых на крысах. Три группы, по 10 крыс в каждой, проходили обучение с подкреплением через 15, 30 или 60 секунд. Наряду с подкрепляемыми интервалами включались «длинные» тестовые испытания без подкрепления. На каждом тестовом интервале измерялись моменты начала, окончания и пика периода активного реагирования (например, нажатий рычага) – это позволило анализировать структуру поведения не по средним, а по отдельным сессиям и реакциям. Предложена и подтверждена модель, в которой на каждом отдельном испытании животное ориентируется на случайную выборку времени подкрепления, извлеченную из памяти, а решения о начале и прекращении реагирования определяются независимыми порогами. Анализ ковариаций между разными характеристиками поведения (время старта, остановки, пик и ширина периода активности) показал, что скалярные свойства (пропорциональность разброса интервала самому интервалу) проявляются и на уровне отдельных проб, а не только в усредненных данных.

Одна из первых коннекционистских моделей кодирования времени была предложена Р.М. Черчем и Х. Бродбент [32]. В их работе указывается, что скалярная теория времени, с одной стороны, хорошо объясняет способность

животных оценивать временные интервалы, но с другой – опирается на некоторые когнитивные феномены, которые трудно воспроизвести с помощью известных биологических механизмов. Именно это стало причиной разработки новой коннекционистской модели скалярной теории ожидания, которая призвана объяснить, как организмы могут точно измерять временные интервалы на уровне нейронных сетей. Модель основана на работе группы нейронных осцилляторов. Каждый осциллятор обладает собственной частотой; комбинации их состояний в момент подкрепления (например, получение вознаграждения) фиксируются в памяти. Когда требуется вновь воспроизвести данный интервал, текущая фаза каждого осциллятора сравнивается с сохраненным шаблоном из памяти. Решение о начале/окончании действия принимается, когда текущая совокупность фаз совпадает с той, что была зафиксирована при обучении. Вместо абстрактного генератора импульсов и аккумулятора акцент сделан на реальных или смоделированных нейросетевых механизмах. Модель позволила описать, как временная обработка может быть реализована в биологических нейросетях без необходимости наличия единого центра времени. Модель успешно объясняет экспериментальные данные по оперантным задачам хронометража, а также может служить подтверждением распределенного характера временной обработки в мозге.

Статья [40] представляет собой обзор и анализ теоретических моделей, объясняющих, как нейронные сети и отдельные нейроны могут кодировать, хранить и воспроизводить временные интервалы. Автор пишет, что несмотря на очевидность того, что центральная нервная система способна точно кодировать время, совершенно неясно, как реализуются механизмы хранения и обработки временной информации. Сложно понять, как нейроны могут точно работать в таких разных масштабах времени от секунд до минут, однако именно это происходит в управлении повседневным поведением. В работе описаны основные трудности нейронного кодирования времени, а также перечислены некоторые способы использования нейронов для кодирования временной информации. Дается обзор моделей, основанных на разных принципах: аккумуляции импульсов или сигналов; использовании групп нейронных осцилляторов (осцилляторные модели); динамике больших нейронных сетей для кодирования длительных интервалов. Детально описываются две оригинальные модели, в которых не отдельные клетки, а популяция нейронов совместно кодируют интервал времени. Такие подходы делают возможным более устойчивое и пластичное воспроизведение времени даже с учетом вариативности и шума в нейронных системах. Описывается, как искусственные нейросетевые модели обучаются распознаванию и выделению временных паттернов и какие из этих свойств потенциально могут быть реализованы в мозге. Компьютерные симуляции различных подходов (осцилляторных, популяционных и сетевых) показывают, что такие механизмы могут объяснить экспериментально наблюдаемые свойства тайминга у животных и человека. Статья ставит вопрос о том, какие из модельных решений действительно

реализованы в реальной нейронной ткани, и подчеркивает необходимость дальнейших эмпирических исследований для ответа на этот вопрос.

В [38] предлагается трехслойная нейронная сеть, воспроизводящая результаты классических экспериментов по различению длительности сигналов у животных. Первый слой: кластеры нейронов с вероятностной внутренней обратной связью, поддерживающие кратковременную (рабочую) активность в течение случайного периода. Второй слой: спайковый нейрон, который продолжает активироваться до тех пор, пока достаточное число кластеров из первого слоя остаются активными. Третий слой реагирует на момент завершения активности во втором слое, выдавая короткую пачку спайков. Модель генерирует интервалы времени с распределением, зависящим от параметров: числа кластеров в первом слое, времени их активности, а также порога нейрона во втором слое. Интервалы могут быть выучены на разных слоях сети за счет изменения соответствующих параметров, что позволяет получить разные характеристики соотношения Вебера для ошибок – от S-образных до линейных и насыщаемых кривых. Модель показывает, как популяции взаимодействующих кластеров нейронов могут осуществлять измерение интервалов времени с характеристиками, соответствующими скалярным закономерностям, наблюдаемым у животных и человека.

В [41] была заложена концепция *state-dependent timing*, которая впоследствии получила широкое развитие. Работа исследует, каким образом биологически правдоподобные нейронные сети могут преобразовывать временную информацию (структуру во времени, например последовательность сигналов или интервалов) в пространственный код, т.е. в устойчивый паттерн активности популяций нейронов. Была создана нейронная сеть, в которой нейроны соединены в соответствии с некоторыми реальными свойствами мозга (учитывались временные задержки и пластичность связей). Сеть способна запомнить определенную временную последовательность входных стимулов, так что на конкретную последовательность во времени отвечает уникальный пространственный паттерн активации нейронов. Модель использует параметры, аналогичные реальным кортикальным сетям, что подтверждает возможность существования подобного преобразования «временного в пространственное» в живых нейронных цепях. Такой механизм может объяснить, как мозг узнает и различает сложные временные паттерны (слова, ритмы, последовательности стимулов), не требуя наличия специализированных «часов» или универсального хронометража. Работа стала одной из первых демонстраций того, что нейронные сети могут представлять временную информацию пространственно, что чрезвычайно важно для понимания сенсорной обработки, обучения и памяти. Расцвет сетевых моделей, зависящих от состояния (*state-dependent networks*), пришелся на следующее десятилетие. В разделе 4.3 они будут рассмотрены более подробно.

Авторы [42] формулируют одну из наиболее интересных проблем в области интервального измерения времени: как мозг измеряет события, длящиеся минуты, с помощью нейронных процессов, основанных на миллисекундах. Ос-

новное внимание уделено моделям, опирающимся на совпадение активности в различных нейронных схемах, – так называемым механизмам обнаружения совпадений (coincidence-detection). Предполагается, что временные интервалы могут кодироваться по принципу совпадения в работе множества осциллирующих и взаимодействующих нейронных единиц. Авторы делают акцент на эволюционном аспекте. Рассматривается роль подобных механизмов у разных видов животных, подчеркивается универсальность и фундаментальность такого способа кодирования времени для мозга. Механизмы кодирования интервалов связываются с нейробиологическими основами обучения, памяти и интеграции сенсорной информации. Как и в большинстве работ этого периода, делается вывод, что тайминг реализуется в мозге за счет распределенных сетей, а не единого хронометра. При этом механизм совпадения может быть универсальным принципом представления времени у позвоночных. Как и в других работах У. Мека, внимание уделяется также ключевым нейротрансмиттерам, участвующим в обработке временной информации.

Таким образом, основной тенденцией описанного периода является сдвиг исследований к распределенным механизмам кодирования времени, поиску нейронных коррелятов обработки временных интервалов в нескольких областях мозга. Были предприняты попытки построения биологически правдоподобных моделей, которые, с одной стороны, удовлетворяли бы закону Вебера, а с другой – имели некоторые свойства биологических нейронных ансамблей.

4.3. Системная нейронаука (2000–2010 гг.)

Период 2000–2010 гг. можно охарактеризовать как эпоху нейровизуализационной революции и интеграции когнитивной нейронауки в изучении тайминга. Если 1990-е гг. были посвящены функциональному картированию и развитию концепции распределенных систем, то 2000-е гг. ознаменовались массовым внедрением современных методов нейровизуализации и исследованием с их помощью нейробиологических коррелятов кодирования времени. В этот период функциональная МРТ (фМРТ, fMRI) стала стандартным инструментом для изучения временной обработки у человека, позволив с высокой пространственной точностью картировать активность мозга во время выполнения задач на тайминг. Развитие позитронно-эмиссионной томографии и электроэнцефалографии высокого разрешения стало ключевым для изучения временной динамики нейронных процессов.

Произошел переход от анализа отдельных (пусть и множественных) структур к исследованию их сетевых взаимодействий и функциональной связности между областями мозга. В 2000-х гг. окончательно сформировалась идея о том, что мозг использует несколько специализированных систем для обработки времени в зависимости от временного масштаба и типа задачи. Среди них можно выделить «автоматические системы», использующиеся для коротких интервалов (миллисекунды-секунды), связанные с моторным контролем, и «когнитивно-контролируемые системы» для длинных интервалов (секунды-минуты), требующие внимания и рабочей памяти.

Появилось углубление понимания нейрохимии тайминга. Появились исследования по детализации роли различных нейротрансмиттерных систем во временной обработке, особенно дофаминергической и холинергической систем, с акцентом на клинические исследования ряда болезней (болезнь Паркинсона, шизофрения и др.).

Активное развитие вычислительной нейронауки (computational neuroscience) привело к созданию биологически правдоподобных моделей тайминга, интегрирующих данные нейровизуализации с теоретическими построениями.

Главный сдвиг 2000–2010-х гг. – переход от простого структурного картирования и экспериментальных моделей к всестороннему анализу распределенных сетей мозга в когнитивном, вычислительном и клиническом контексте.

Одна из классических статей этого периода, также связанная с именем У. Мека, имеет говорящий заголовок *What makes us tick?* [56]. Это фундаментальный обзор, посвященный функциональным и нейронным механизмам интервального тайминга – способности мозга оценивать и контролировать временные интервалы от секунд до минут. Авторы представляют мозг как сложную «машину времени», где понимание механизмов отслеживания времени является ключевым для понимания всех функций мозга. Статья рассматривает интервальный тайминг как центральный механизм, занимающий промежуточное положение между двумя другими временными системами: циркадными ритмами (24-часовой цикл) и миллисекундными таймерами (моторный контроль, речь). Статья описывает, как организмы развили множественные временные системы, активные в диапазоне более 10 порядков величины длительности с различной степенью точности. У млекопитающих можно выделить основные интервалы: (1) циркадные часы в супрахиазматическом ядре; (2) автоматический таймер для миллисекундного моторного контроля (мозжечок); (3) общий гибкий таймер для секунд-часов (таламокортико-стриатальные цепи).

Центральный вывод состоит в следующем. Мозг представляет время распределенным образом, а определение времени происходит через детекцию совпадающей активации различных нейронных популяций. Каждая структура мозга вносит свой резонанс, и все эти осцилляции отслеживаются и интегрируются цепями базальных ганглиев, выступающими «как дирижер, который слушает оркестр». Статья подчеркивает, что отличительной чертой интервального тайминга является пропорциональность ошибки оценки длительности самого интервала – свойство, известное как скалярный тайминг, соответствующее закону Вебера для большинства сенсорных модальностей. Таким образом, с использованием передовых методов исследований была в очередной раз подтверждена теория скалярного ожидания, предложенная тридцатью годами ранее.

В этой же статье продолжены нейрохимические исследования. Показано, что дофамин регулирует «темп» субъективного времени, а ацетилхолин отвечает за хранение временной информации. Нарушения в этих системах приводят к специфическим ошибкам в восприятии и воспроизведении времени, что доказано в лабораторных и клинических исследованиях авторов и их коллег. Статья обсуждает изучение изменений во временных механизмах у пациентов с болезнью Паркинсона в зависимости от уровня дофамина в мозге. Исследования показали, что когда пациенты принимают лекарства, они определяют время вполне нормально, но по мере ослабления действия медикаментов их часы замедляются.

Нейронные механизмы когнитивного измерения времени у человека исследуются в [75]. Уделяется особое внимание функциям правого полушария префронтальной коры. Работа представляет анализ двух ранее опубликованных экспериментов с использованием различных когнитивных задач на оценку времени (субсекундные и супрасекундные интервалы). Такое сопоставление позволило выявить общее и различия в активации мозга при измерении времени. Авторы предполагают, что существует специализированная когнитивная система в правом полушарии префронтальной коры, обеспечивающая универсальный механизм для оценки времени в разных задачах (от простого сравнения длительностей до сложных временных последовательностей). Правополушарная специфика согласуется с клиническими наблюдениями: повреждение правой префронтальной области приводит к дефицитам временной оценки. Работа поддерживает идею о существовании отдельных автоматических (двигательные, короткие интервалы) и когнитивных (длительные и сложные) «часовых» систем в мозге человека, отмечая уникальную роль правой дорсолатеральной префронтальной коры в когнитивном тайминге.

Большое количество работ по исследованию нейронных механизмов восприятия времени у человека принадлежит Д. Харрингтон с коллегами. Остановимся на двух самых цитируемых исследованиях рассматриваемой декады. Статья [76] посвящена исследованию того, как активируются разные области головного мозга человека во время решения задач на восприятие и сравнение временных интервалов. С помощью событийно-связанной функциональной магнитно-резонансной томографии авторам удалось проследить эволюцию активации различных мозговых регионов на разных стадиях обработки временной информации. Авторы приходят к выводу, что обработка времени – это результат динамического взаимодействия корковых и подкорковых структур и разные этапы задачи вовлекают разные области мозга. В [54] с использованием фМРТ авторы стремились разделить и изучить два ключевых процесса временной обработки: кодирование временных интервалов и принятие решений о их длительности. Главная задача этой работы – отделить нейронные системы, участвующие в формировании репрезентаций времени, от систем и процессов, связанных с принятием решений о длительности интервалов. Это важное разграничение позволяет лучше понять, как мозг обрабатывает временную информацию на разных этапах. Результаты

исследования показывают независимость систем, которые обеспечивают кодирование интервалов и процессы принятия решений. Это важное открытие показывает, что временная обработка включает несколько отдельных, хотя и взаимодействующих нейронных компонентов.

Работы нейробиолога Д. Буономано с коллегами заложили основы исследований по сетевым моделям, зависящим от состояния (state-dependent network models, SDN). Эти модели предполагают, что временная информация кодируется в эволюции состояния нейронной сети, т.е. в том, как со временем меняются параметры активности (потoki возбуждения, спайковая активность и т. д.) внутри самой сети, а не в отдельном «таймере» или осцилляторе. Статья [77] представляет собой обширный обзор механизмов обработки времени в головном мозге на разных временных масштабах. Авторы анализируют, как нейронные сети кодируют временные интервалы – от миллисекунд до секунд и минут, и обсуждают, какие биологические системы, структуры и процессы могут обеспечивать такую способность у животных и человека. Детально обсуждаются две главные группы моделей. Первая – осцилляторные, или clock-based модели, где время определяется по накоплению импульсов или совпадению фаз осцилляторов, чаще всего для субсекундных и секундных интервалов. Вторая – SDN, где длительность интервала представляется эволюцией состояния динамической нейронной сети, в которой последовательность возбуждения отдельных нейронов отражает обработку времени. Анализируются экспериментальные данные о роли мозжечка, базальных ганглиев, префронтальной коры, а также локальных нейронных сетей. Особое внимание уделяется тому, как синаптическая пластичность, динамика нейросетей и свойства отдельных нейронов позволяют реализовать временную селективность. В работе подчеркивается важность обучения и перестройки синаптических связей для точной настройки временной обработки в разных задачах. Результаты статьи согласуются с выводами других исследователей: временная обработка является результатом кооперации множества структур и механизмов, специфичных для разных масштабов задачи. Пластичность и способность к обучению делают систему тайминга адаптивной к внешним и внутренним изменениям – можно как запоминать новые интервалы, так и адаптировать старые к изменившимся условиям.

Эту же тему развивает статья [39]. В ней показано, что время кодируется эволюцией состояния многомерных нейронных сетей: каждый паттерн активности сети несет в себе информацию о времени, прошедшем с момента последнего события. Модель SDN объясняет, почему оценка времени зависит от контекста и предыдущей стимуляции, а не только от текущего стимула. Работа заложила основы современных представлений о внутренних сетевых механизмах хронометража мозга. Дальнейшее развитие модель SDN получила в [44, 45, 78, 79]. Статья [78] обосновывает, что способность мозга воспринимать и различать временные интервалы (сотни миллисекунд) может возникать сама по себе из динамики локальных нейронных сетей, без специальных часовых механизмов. Временная информация кодируется ме-

няющимися с течением времени паттернами активности в популяциях нейронов – это свойство подтверждается данными из экспериментов как *in vivo*, так и *in vitro*. Работа [79] содержит описание экспериментов на срезах коры. Показано, что если на нейронную культуру долго подавать одинаковый временной интервал, сеть «обучается» этому интервалу, т.е. изменяет свою динамическую активность так, что начинает предсказывать ожидаемый момент сигнала. Причем даже изолированные нейронные сети могут хранить и воспроизводить интервалы времени только за счет внутренних изменений в собственных динамических свойствах, без внешних «организаторов времени».

В [80] представлена компьютерная модель внутренних часов на основе простой рекуррентной ингибиторной нейронной сети, где временная информация кодируется как эволюция уникальных паттернов активности нейронов после внешнего сигнала. Модель показывает, что последовательность активационных паттернов может служить внутренним хронометром – время от момента запуска сигнала представляется через изменение состояний сети, при этом система устойчива к шуму, воспроизводима и может быть перезапущена сильным транзитным сигналом.

Статья [81] рассматривает роль нейронных осцилляций в работе внутреннего хронометра мозга. Авторы показывают, что для оценки времени важны не только отдельные частоты (например, альфа- или бета-ритмы), а взаимодействие различных мозговых ритмов, которые меняются в зависимости от задачи и времени. Такой комплексный подход помогает лучше понять, как мозг кодирует временную информацию через динамику осцилляторных процессов.

Сравнению моделей внутренних часов (*dedicated models*) и SDN (*intrinsic models*) посвящены работы и других исследователей. Р. Айври, Р. Спенсер и У. Кармаркар в [82] исследуют, как мозг кодирует короткие временные интервалы (в сотни миллисекунд), анализируя две указанные модели. Испытуемым предъявляли звуковые сигналы с разной структурой (простые и с нерелевантными тонами) и просили сравнивать длительности. Вариации контекста помогли протестировать чувствительность временной обработки к помехам. Оказалось, что при наличии нерелевантных звуков с переменной длительностью участники хуже различали время – это аргумент в пользу внутренних (*intrinsic*) моделей, чувствительных к контексту. При более длительных интервалах (300+ мс) этот эффект исчезал, указывая на ограниченность SDN-моделей по времени действия. Однако авторы предлагают и другое объяснение: факторы, касающиеся внимания, также могут влиять на выполнение задач различения длительности. Так, нерелевантный тон может временно захватывать внимание, увеличивая шум при регистрации первого тона тестового интервала, при этом более длинный нерелевантный интервал (300 мс) может давать достаточно времени для переориентации на релевантный стимул. Таким образом, обработка коротких интервалов сильно зависит от контекста, это, с одной стороны, может быть аргументом в пользу моделей

SDN, а с другой – свидетельством влияния на восприятие времени внимания и структуры задачи.

Статья [83] посвящена разработке и анализу биологически правдоподобной модели измерения времени, основанной на нейронном интегрировании (накоплении сигнала до порога). Представлен нейробиологический механизм измерения интервалов времени, где нейронная интеграция сигнала до порога на фоне шума позволяет объяснить основные поведенческие закономерности интервального тайминга (скалярное свойство и вариации ошибок) на физиологическом уровне.

Написанный чуть позже обзор вычислительных моделей интервального тайминга [84] разделяет существующие в то время подходы на четыре основных типа: модели пейсмейкер–аккумулятор (модели М. Трейсмана и Гиббона–Черча); модели множественных осцилляторов; модели следов памяти, основанные на SDN; модели дрейфа–диффузии (drift–diffusion). Модели дрейфа–диффузии – это класс стохастических моделей, которые объясняют, как мозг принимает решения о длительности интервала путем постепенного накопления зашумленного сигнала до достижения определенного порога. Они объясняют распределение ошибок времени и реакций. Чем дольше интервал, тем больше влияние шума, и отсюда скалярный рост вариабельности решений. Эти модели объясняют, почему под влиянием внимания, усталости или лекарств меняется либо «скорость дрейфа» (интенсивность накопления сигнала), либо ширина полосы ошибок. Для всех четырех типов авторы предлагают критерии оценки моделей: скалярное свойство, способность воспроизводить ретроспективные/проспективные эффекты тайминга, чувствительность к вниманию и нейрохимическим воздействиям.

Подводя промежуточные итоги, можно сказать, что период 2000–2010 гг. завершил переход от локалистских моделей к пониманию тайминга как функции сложных, взаимодействующих нейронных сетей. Массовое внедрение методов нейровизуализации позволило перенести фокус исследований с животных на человека, что привело к формированию современных представлений о множественности и гибкости систем временной обработки в мозге.

Этот период заложил методологические и теоретические основы для всех последующих исследований в области нейронауки времени, установив стандарты экспериментального дизайна и создав концептуальный каркас, которым исследователи пользуются по сей день.

4.4. Эпоха распределенных и интегративных подходов (2010–2020 гг.)

Этот период характеризуется несколькими ключевыми сдвигами и трендами. Происходит резкий рост количества мультидисциплинарных публикаций, появляются специализированные журналы и создаются международные форумы и конференции. Расширяется экспериментальный арсенал: массово внедряются высокоплотные мультиэлектродные матрицы, двухфотонная микроскопия, генетические и оптогенетические инструменты, что позволило

напрямую исследовать динамику нейронных сетей и проводить каузальные вмешательства. Происходит синтез и интеграция моделей. Строятся гибридные модели, включающие в себя части моделей внутренних часов, SDN, осцилляторных и гибридных схем. Такие модели способны объяснить как ретроспективные, так и проспективные эффекты времени, ритмику, скалярное свойство, влияние внимания и мотивации. Активно изучаются не только интервальное время и ритм, но и временные предсказания, порядок событий, синхронизация между агентами. Происходит рост интереса к клиническим аспектам: разрабатываются модели, основанные на новых клинических данных, объясняющие изменения тайминга при заболеваниях (болезнь Паркинсона, депрессия, шизофрения, СДВГ и др.), на их основе создаются протоколы нейрореабилитации.

Одним из важнейших событий этого периода стало открытие «клеток времени» (time cells) в гиппокампе. Понятие клеток времени было введено в начале 2010-х гг. группой исследователей под руководством Х. Айхенбаума. Эти нейроны были описаны как клетки, которые кодируют последовательные моменты времени в рамках эпизодической памяти, аналогично тому, как «клетки пространства» (place cells) кодируют положение в пространстве.

Впервые нейроны, обладающие свойствами «клеток времени», были обнаружены и описаны в [7] в 2008 г. Однако сам термин “time cells” появился позже, в 2011 г. ([8]); считается, что концепция клеток времени была подробно обоснована в обзоре [9], после чего этот термин стал устойчивым.

Time cells – это специализированные нейроны, обнаруженные сначала в гиппокампе животных, а затем и у человека. Эти клетки активно разряжаются в определенные моменты, помечая последовательность событий во времени внутри эпизода или задачи. Благодаря им мозг формирует хронологию и порядок событий, что критически важно для эпизодической памяти. В исследованиях было впервые показано, что в мозге есть «временные метки», аналогично тому, как клетки места кодируют позицию животного в пространстве. Это решило старую головоломку: как мозг определяет последовательные события (например, порядок слов, события дня)? Time cells «сортируют» моменты внутри эпизода, позволяя вспомнить не только что и где, но и когда что было. После открытия у грызунов нейроны времени обнаружили у обезьян и людей, что подтвердило универсальность этого механизма для млекопитающих. Примечательным стало открытие, что эти клетки поддерживают свойства «скалярного тайминга»: разброс ошибок в определении времени пропорционален самому интервалу, что согласуется с ведущими теориями о хронометраже.

Было показано, что одни и те же нейроны гиппокампа могут выступать как “place cells” (кодируя место), так и как “time cells” в зависимости от контекста. Это привело к пониманию, что гиппокамп строит не только пространственные, но и временные карты опыта.

Открытие нейронов времени оказалось решающим для понимания того, как мозг восстанавливает хронологию и длительность событий, почему сильные эмоции уплотняют шкалу времени и почему люди переоценивают необычные моменты. Появился новый фокус на обучаемости и изменчивости (remapping) нейронов времени: эти клетки могут изменять свою активность в зависимости от задачи, требований, опыта, что показало пластичность представлений о времени. С развитием интракраниальных записей и нейровизуализации нейроны времени активно изучаются в когнитивных и клинических задачах на людях.

Нейроны времени легли в основу новой волны исследований эпизодической памяти, гибкости воспоминаний и осознания времени. Благодаря этому сдвинулся акцент от абстрактных теорий к прямому изучению нейросетевых механизмов времени и хронологии на уровне нервных клеток. Так, например, в [10] описываются эксперименты на крысах с различными заданиями на двигательную активность и выявляются «клетки времени» и «клетки расстояния» в гиппокампе.

Работы Х. Мерчанта, одного из ведущих исследователей нейробиологии времени [85–89], охватывают ключевые аспекты понимания того, как мозг обрабатывает временную информацию. Экспериментальные исследования на приматах [85] продемонстрировали существование множественных нейронных хронометров в разных областях мозга, которые по-разному активируются в задачах синхронизации и продолжения ритма. Работы [86, 87] – это введение в нейробиологию интервального тайминга, где систематизируются основные концепции, методы и открытия в области изучения механизмов отсчета времени от миллисекунд до секунд, а также фундаментальный обзор нейронных основ восприятия и оценки времени, обобщающий знания о том, как разные структуры мозга (мозжечок, базальные ганглии, кора) участвуют во временной обработке на разных масштабах. Статья [88] исследует, как в медиальных премоторных областях приматов реализуются несколько уровней нейронных часов для оценки и воспроизведения временных интервалов в сотни миллисекунд. Авторы обнаружили, что отдельные популяции нейронов кодируют прошедшее и оставшееся время, а также длительность и порядок интервалов, формируя иерархическую многослойную систему, в которой временная информация представлена динамической активностью популяций клеток. Эти результаты показывают, что временная обработка реализуется как распределенная сетевая функция, где каждый слой способствует точному контролю ритмических движений и их координации во времени. Статья [89] – сравнительное межвидовое исследование способности находить ритм у людей и приматов, показывающее эволюционные и нейронные основы ритмического поведения и синхронизации с внешними временными паттернами. Исследования показали, что мозг использует распределенные специализированные системы тайминга в зависимости от задачи и временного масштаба. Особый акцент делается на ритмическом поведении как фундаментальной способности, связывающей восприятие времени, моторный контроль и эволюционные

аспекты временной обработки у приматов и человека. Исследование [23] также показало, что время кодируется разными нейронными сетями в зависимости от задачи.

Биологический обзор [90] посвящен тому, как временная информация кодируется и используется во время развития нервной системы. Авторы рассматривают, как нейральные стволовые клетки считывают и декодируют временные сигналы, возникающие от сложных взаимодействий между молекулами, клетками и тканями, чтобы правильно определять судьбу клеток в процессе развития мозга.

Еще один обзорный труд [91] описывает исследования того, как кора головного мозга реализует временную обработку, необходимую для когнитивных функций. Авторы показывают, что кодирование времени – неотъемлемая функция корковых нейронных сетей, возникающая благодаря временным особенностям их активности и способности к пластичности. Статья выделяет роль динамики нейронных цепей в поддержании «когнитивного времени» – от сиюминутного отслеживания событий до формирования ожиданий и принятия решений. Исследование подчеркивает, что понимание того, как кора кодирует и использует время на коротких масштабах, критически важно для построения общих моделей когнитивной деятельности мозга, включая восприятие, планирование, прогнозирование и обучение.

Исследование [92], напротив, является узкоспециализированным. Оно показало, что профессиональные перкуссионисты воспроизводят временные интервалы с высокой точностью и минимальными ошибками по сравнению с другими людьми. Это связано с их высокой сенсорной точностью, благодаря которой они меньше зависят от усреднения интервалов и используют более «оптимальное» временное кодирование.

В [93] изучается роль нейронной адаптации в кодировании и зависимость эффективности обработки изменяющихся свойств среды от динамической настройки чувствительности нейронов на разных временных масштабах.

Байесовские модели запоминания временных интервалов [50–53] коренным образом изменили понимание восприятия времени, показав, что систематические «ошибки» в оценке длительности – это не недостатки, а оптимальная стратегия мозга для снижения неопределенности в условиях внутреннего шума. Они тесно связаны с концепцией предиктивной обработки мозга, основная идея которой заключается в том, что мозг постоянно формирует и обновляет иерархические предсказания о внешнем мире на основе внутренней модели, сравнивая их с реальными сенсорными данными и минимизируя ошибки предсказания. Эти модели трактуют запоминание и оценку временных интервалов как процесс вероятностного вывода, где предыдущий опыт интегрируется с текущими сенсорными сигналами для получения наиболее вероятной оценки. Мозг объединяет текущие сенсорные данные о времени с предшествующим опытом (приором), что приводит к смещениям типа регрессии к среднему – однако именно это делает систему более надежной в

долгосрочной перспективе. Нейрохимические нарушения, например дефицит дофамина при болезни Паркинсона, изменяют баланс между «точным отсчетом» и использованием приоров в пользу вторых, что объясняет специфические паттерны временных искажений у разных клинических групп. По сути, байесовские модели показывают, что мозг человека – это не точный хронометр, а умная система прогнозирования, которая жертвует абсолютной точностью ради общей эффективности в непредсказуемом мире.

4.5. Современный период

Обзор исследований последних лет должен быть гораздо более подробным. Было сделано большое количество прорывных работ и совершены новые открытия. Автор надеется посвятить результатам последних лет отдельную статью, в которой, помимо современных нейробиологических исследований, будет сделан акцент на сетевых моделях кодирования временных интервалов. В этом разделе указаны лишь основные вехи.

Современные исследования существенно расширили класс вычислительных и биологических моделей, включив в них рекуррентные нейронные сети, спайковые системы и гибридные архитектуры, тесно приближенные к реальным биологическим сетям. Существенным прорывом стало экспериментальное подтверждение роли нейронных осцилляторов и динамических ансамблей в генерации временных интервалов, а также доказательства существования гибкой и мультимодальной системы кодирования времени в мозге. В работах этого периода развивается интеграция пластичности, адаптации и механизмов предсказания ошибок – эти концепции связывают временную обработку с памятью и принятием решений. Ряд новейших исследований демонстрирует, что распределенное представление времени и его нейронные корреляты существенно вариативнее и сложнее, чем предполагалось раньше, что ставит под вопрос жесткие механистические модели и стимулирует переход к ансамблевым и иерархическим моделям временной обработки.

Формируется новое понимание вычислительных механизмов восприятия времени с использованием нейросетевых моделей, которые становятся инструментом объяснения временных вычислений в мозге [94]. В [95] представлена рекуррентная нейросетевая модель с пластичностью, способная учитывать вариативность временных оценок. Расширяется область применения моделей SDN, они начинают использоваться при описании нейромодуляции, в частности модуляции локомоции [96]. Разработана модель обучения временным последовательностям на базе спайковых нейронных сетей, которая нашла применение в изучении музыкальной памяти [97]. Показано, что временные интервалы в ансамблях нервных сетей могут кодироваться по логарифмическому принципу [98], и это отсылает к первой модели «внутренних часов» М. Трейсмана. Предложена интегративная модель, соединяющая нейронные осцилляторы с вычислительными механизмами памяти, что выходит за рамки традиционной скалярной теории времени [99]. Обзор современных данных о нейронных основах оценки длительностей [100] разделяет «про-

спективное» (текущее, часоподобное) и «ретроспективное» (воспоминательное, реконструктивное) восприятие времени. Показано, что оба типа процессов опираются на динамику состояний нейронных популяций, но реализуются разными вычислительными и нейробиологическими механизмами. В [101] утверждается, что память и восприятие времени используют частично общие нейронные механизмы и что без учета представления времени невозможно полноценно понять, как работает память. Каждое когнитивное действие рассматривается как развертывающееся во времени, а память – как механизм, организующий этот временной поток. Изучается влияние временных ограничений на когнитивные показатели, включая математическую продуктивность [102]. Анализируются контролирующие принципы нейронной динамики, выявленные в ходе изучения тайминга [103]. Исследуются нейронные механизмы, позволяющие одновременно отслеживать несколько независимых и асинхронных временных интервалов и быстро переключаться между ними в ответ на изменения окружающей среды [104]. Исследуется, как мозг синхронизирует движение с внешними (музыка) и внутренними (мысленное воспроизведение ритма) сигналами [105]. Было выявлено, что мозг способен компенсировать нарушения функций при разных способах задания ритма. В совокупности эти работы значительно углубляют понимание механизмов восприятия и обработки времени в мозге на разных уровнях и с разных точек зрения.

Отдельно хотелось бы обратить внимание на одну обзорную и две исторические публикации. Обзор основных нейрокомпьютерных моделей интервального тайминга представлен в [106]. Проведена классификация моделей по нескольким принципам: наличие или отсутствие «пороговых» и «адаптивных» часов, а также является ли тайминг функцией построения жестких часов или эмерджентного кодирования времени на популяционном уровне. Классификация подчеркивает как общие статистические свойства моделей (например, скалярность и сдвиг временных оценок), так и разнообразие вычислительных решений, которыми реальный мозг может реализовать тайминг в поведенческих и нейрофизиологических задачах. Авторы рассматривают ключевые модели от классической внутренних часов до современных моделей нейронных траекторий, подчеркивая необходимость видеть общую картину развития области («видеть лес за деревьями»).

Статья [107] рассказывает о научном наследии и вкладе У. Мека в исследования восприятия времени и интервального тайминга, а также содержит воспоминания его коллег и учеников о его личности и роли в формировании научного сообщества в этой области.

Статья [108] подробно анализирует классическую работу М. Трейсмана 1963 года о внутреннем хронометре и его роли в восприятии времени [25]. Автор освещает предложенную Трейсманом модель внутреннего времени, разбирает основные эксперименты, демонстрирует, как эта модель объясняет ключевые эффекты (например, закон Вебера), а также обсуждает связь теории Трейсмана с более поздними моделями, такими как теория скалярного

ожидания. Кроме того, автор отмечает значимость этой работы для современного понимания психологии тайминга.

5. Заключение

Проведенный обзор показывает, что две взаимосвязанные линии исследований – модель внутренних часов Трейсмана и теория скалярного ожидания (SET) – остаются методологически и эмпирически плодотворными спустя десятилетия. Их ключевые предпосылки удивительно устойчивы: при росте точности измерений и усложнении биологически правдоподобных моделей вновь подтверждаются базовые свойства, воспроизводимые этими моделями. Эта устойчивость указывает на фундаментальность заложенных принципов и делает их удобной опорой как для интерпретации новых данных, так и для инженерных приложений.

Практическая ценность рассмотренных моделей заключается в их структурной ясности и вычислительной простоте. В задачах робототехники и ИИ это критично: биологическое правдоподобие здесь оправданно понимается как воспроизводимость наблюдаемых феноменов (скалярность, смещение оценок к среднему, суперпозиция кривых во времени), а не как буквальная реконструкция физиологии. Модульная архитектура (пейсмейкер, переключатель, рабочая и эталонная память, компаратор, механизм решения) обеспечивает прозрачную трассировку ошибок, удобство калибровки и переносимость между платформами и средами.

При этом существенным ограничением классических моделей является низкая толерантность к шуму и вариативности естественных сигналов. Перспективным направлением видится переход к популяционному кодированию и сетевым реализациям, где временная информация распределяется по состояниям динамических систем. Сетевые подходы, включая state-dependent networks, рекуррентные архитектуры, могут унаследовать феноменологические достоинства внутренних часов и SET, одновременно повысив устойчивость к шуму, гибкость представлений и способность к онлайн-адаптации. В связи с этим, планируется провести систематический обзор новейших работ по таймингу с акцентом на сетевые модели и механизмы скалярности в распределенных представлениях состояний.

Начата разработка модели запоминания и воспроизведения интервалов, совмещающая феноменологическую проверяемость с устойчивостью популяционного кодирования. Первые теоретические наработки уже представлены в [109]. Планируется создание имитационной модели, проведение экспериментов и анализ полученных данных.

В целом, преемственность от «простых» часов к «сетевому времени» представляется не отказом от классики, а ее естественным развитием: сохраняются проверенные феномены и критерии, но меняется носитель и способ кодирования. Именно на этом стыке открываются возможности для интеграции когнитивных теорий времени с практиками ИИ и робототехники – с учетом реальных ограничений шума, ресурсов и адаптивности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Tallot L., Doyere V. Neural encoding of time in the animal brain // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2020. V. 115. P. 146–163.
2. Кулиева А.К., Березнер Т.А., Шишунова А.Н. и др. Когнитивные теории восприятия времени // *Вестник Санкт-Петербургского университета. Психология*. 2025. Т. 15. Вып. 1. С. 51–65.
3. Тарабрина Н.Ю., Краев Ю.В. Психофизиологическая оценка чувства времени у футбольных арбитров различной квалификации // *Наука и спорт: современные тенденции*. 2018. Т. 21. № 4. С. 152–157.
4. Aldworth Z.N., Dimitrov A.G., Cummins G.I., et al. Temporal encoding in a nervous system // *PLoS Computational Biology*. 2011. V. 7. No. 5. Article e1002041.
5. Li L., Hou C., Peng C., et al. Encoding, working memory, or decision: how feedback modulates time perception // *Cerebral Cortex*. 2023. V. 33. No. 19. P. 10355–10366.
6. Balasubramaniam R., Haegens S., Jazayeri M., et al. Neural encoding and representation of time for sensorimotor control and learning // *Journal of Neuroscience*. 2021. V. 41. No. 5. P. 866–872.
7. Pastalkova E., Itskov V., Amarasingham A., et al. Internally generated cell assembly sequences in the rat hippocampus // *Science*. 2008. V. 321. No. 5894. P. 1322–1327.
8. MacDonald C.J., Lepage K.Q., Eden U.T. et al. Hippocampal “time cells” bridge the gap in memory for discontinuous events // *Neuron*. 2011. V. 71. No. 4. P. 737–749.
9. Eichenbaum H. Time cells in the hippocampus: a new dimension for mapping memories // *Nature Reviews Neuroscience*. 2014. V. 15. No. 11. P. 732–744.
10. Abramson S., Kraus B.J., White J.A., et al. Flexible coding of time or distance in hippocampal cells // *Elife*. 2023. V. 12. P. e83930.
11. Reddy L., Zoefel B., Possel J.K., et al. Human hippocampal neurons track moments in a sequence of events // *Journal of Neuroscience*. 2021. V. 41. No. 31. P. 6714–6725.
12. Montchal M.E., Reagh Z.M., Yassa M.A. Precise temporal memories are supported by the lateral entorhinal cortex in humans // *Nat Neurosci*. 2019. V. 22. P. 284–288.
13. Dias M., Ferreira R., Remondes M. Medial entorhinal cortex excitatory neurons are necessary for accurate timing // *Journal of Neuroscience*. 2021. V. 41. No. 48. P. 9932–9943.
14. Niki H., Watanabe M. Prefrontal and cingulate unit activity during timing behavior in the monkey // *Brain research*. 1979. V. 171. No. 2. P. 213–224.
15. Narain D., Remington E.D., Zeew C.I.D., et al. A cerebellar mechanism for learning prior distributions of time intervals // *Nat Commun*. 2018. V. 9. No. 1. P. 469.
16. Ivry R.B., Keele S.W. Timing functions of the cerebellum // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 1989. V. 1. No. 2. P. 136–152.
17. Ivry R. Cerebellar timing systems // *International review of neurobiology*. 1997. V. 41. P. 555–573.
18. Ivry R.B., Spencer R.M., Zelaznik H.N., et al. The cerebellum and event timing // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2002. V. 978. No. 1. P. 302–317.
19. Ivry R.B., Spencer R.M. The neural representation of time // *Current Opinion in Neurobiology*. 2004. V. 14. No. 2. P. 225–232.

20. Yamazaki T., Tanaka S. Computational models of timing mechanisms in the cerebellar granular layer // *The Cerebellum*. 2009. V. 8. P. 423–432.
21. Stigliani A., Jeska B., Grill-Spector K. Encoding model of temporal processing in human visual cortex // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2017. V. 114. No. 51. P. E11047–E11056.
22. Howard M.W., Shankar K.H., Aue W.R., et al. A distributed representation of internal time // *Psychol. Rev.* 2015. V. 122. P. 24–53.
23. Paton J.J., Buonomano D.V. The neural basis of timing: distributed mechanisms for diverse functions // *Neuron*. 2018. V. 98. No. 4. P. 687–705.
24. Robbe D. Lost in time: Relocating the perception of duration outside the brain // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2023. V. 153. 105312.
25. Treisman M. Temporal discrimination and the indifference interval: Implications for a model of the “internal clock” // *Psychological Monographs: General and Applied*. 1963. V. 77. No. 13. P. 1–31.
26. Treisman M., Cook N., Naish P.L., et al. The internal clock: Electroencephalographic evidence for oscillatory processes underlying time perception // *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*. 1994. V. 47. No. 2. P. 241–289.
27. Treisman M., Faulkner A., Naish P.L., et al. The internal clock: Evidence for a temporal oscillator underlying time perception with some estimates of its characteristic frequency // *Perception*. 1990. V. 19. No. 6. P. 705–742.
28. Treisman M. The information-processing model of timing (Treisman, 1963): Its sources and further development // *Timing & Time Perception*. 2013. V. 1. No. 2. P. 131–158.
29. Church R.M. Theories of timing behavior // *Contemporary Learning Theories*. Routledge. 2019. P. 41–72.
30. Church R.M. Properties of the internal clock // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1984. V. 423. P. 566–582.
31. Church R.M., Gibbon J. Temporal generalization // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1982. V. 8. No. 2. P. 165–186.
32. Church R.M., Broadbent H.A. A connectionist model of timing // *Neural Network Models of Conditioning and Action*. 1991. P. 225–240.
33. Church R.M., Meck W.H., Gibbon J. Application of scalar timing theory to individual trials // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1994. V. 20. No. 2. P. 135–155.
34. Gibbon J. Scalar expectancy theory and Weber’s law in animal timing // *Psychological Review*. 1977. V. 84. No. 3. P. 279–325.
35. Gibbon J., Church R.M. Time left: linear versus logarithmic subjective time // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1981. V. 7. No. 2. P. 87–108.
36. Gibbon J., Church R.M., Meck W.H. Scalar timing in memory // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1984. V. 423. No. 1. P. 52–77.
37. Gibbon J., Church R.M. Representation of time // *Cognition*. 1990. V. 37. No. 1–2. P. 23–54.
38. Bugmann G. Towards a neural model of timing // *Biosystems*. 1998. V. 48. No. 1–3. P. 11–19.

39. *Karmarkar U.R., Buonomano D.V.* Timing in the absence of clocks: encoding time in neural network states // *Neuron*. 2007. V. 53. No. 3. P. 427–438.
40. *Miall C.* Models of neural timing // *Advances in Psychology*. 1996. V. 115. P. 69–94.
41. *Buonomano D.V., Merzenich M.M.* Temporal information transformed into a spatial code by a neural network with realistic properties // *Science*. 1995. V. 267. No. 5200. P. 1028–1030.
42. *Matell M.S., Meck W.H.* Neuropsychological mechanisms of interval timing behavior // *BioEssays*. 2000. V. 22. No. 1. P. 94–103.
43. *Hazeltine E., Helmuth L.L., Ivry R.B.* Neural mechanisms of timing // *Trends in Cognitive Sciences*. 1997. V. 1. No. 5. P. 163–169.
44. *Buonomano D.V., Maass W.* State-dependent computations: spatiotemporal processing in cortical networks // *Nature Reviews Neuroscience*. 2009. V. 10. No. 2. P. 113–125.
45. *Buonomano D.V., Bramen J., Khodadadifar M.* Influence of the interstimulus interval on temporal processing and learning: testing the state-dependent network model // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2009. V. 364. No. 1525. P. 1865–1873.
46. *Buonomano D.V.* The Neural Mechanisms of Timing on Short Timescales // *Subjective time: The philosophy, psychology, and neuroscience of temporality*. 2014. P. 329.
47. *Buonomano D.V., Laje R.* Population clocks: motor timing with neural dynamics // *Trends in Cognitive Sciences*. 2010. V. 14. No. 12. P. 520–527.
48. *Zhou S., Buonomano D.V.* Neural population clocks: Encoding time in dynamic patterns of neural activity // *Behavioral Neuroscience*. 2022. V. 136. No. 5. P. 374.
49. *Zhou S., Masmanidis S.C., Buonomano D.V.* Encoding time in neural dynamic regimes with distinct computational tradeoffs // *PLOS Computational Biology*. 2022. V. 18. No. 3. Article e1009271.
50. *Shi Z., Church R.M., Meck W.H.* Bayesian optimization of time perception // *Trends in Cognitive Sciences*. 2013. V. 17. No. 11. P. 556–564.
51. *Gu B.M., Jurkowski A.J., Lake J.I., et al.* Bayesian models of interval timing and distortions in temporal memory as a function of Parkinson’s disease and dopamine-related error processing // *Time distortions in mind*. 2015. P. 281–327.
52. *Gu B.M., Jurkowski A.J., Shi Z., et al.* Bayesian optimization of interval timing and biases in temporal memory as a function of temporal context, feedback, and dopamine levels in young, aged and Parkinson’s disease patients // *Timing & Time Perception*. 2016. V. 4. No. 4. P. 315–342.
53. *Sadibolova R., Terhune D.B.* The temporal context in bayesian models of interval timing: Recent advances and future directions // *Behavioral Neuroscience*. 2022. V. 136. No. 5. P. 364.
54. *Harrington D.L., Boyd L.A., Mayer A.R., et al.* Neural representation of interval encoding and decision making // *Cognitive Brain Research*. 2004. V. 21. No. 2. P. 193–205.
55. *Balci F., Simen P.* A decision model of timing // *Current Opinion in Behavioral Sciences*. 2016. V. 8. P. 94–101.
56. *Buhusi C.V., Meck W.H.* What makes us tick? Functional and neural mechanisms of interval timing // *Nature Reviews Neuroscience*. 2005. V. 6. No. 10. P. 755–765.

57. *Meck W.H.* Selective adjustment of the speed of internal clock and memory processes // *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* 1983. V. 9. P. 171–201.
58. *Meck W.H.* Affinity for the dopamine D2 receptor predicts neuroleptic potency in decreasing the speed of an internal clock // *Pharmacol. Biochem. Behav.* 1986. V. 25. P. 1185–1189.
59. *Meck W.H., Church R.M.* Cholinergic modulation of the content of temporal memory // *Behav. Neurosci.* 1987. V. 101. P. 457–464.
60. *Meck W.H.* Neuropharmacology of timing and time perception // *Cognitive brain research.* 1996. V. 3. No. 3–4. P. 227–242.
61. *Balci F.* Interval timing, dopamine, and motivation // *Timing & Time Perception.* 2014. V. 2. No. 3. P. 379–410.
62. *Ekman G.O.S.* Weber's law and related functions // *The Journal of Psychology.* 1959. V. 47. No. 2. P. 343–352.
63. *Glasauer S., Shi Z.* The origin of Vierordt's law: The experimental protocol matters // *Psycholog. J.* 2021. V. 10. No. 5. P. 732–741.
64. *Cohwill R.M., Balsam P.D.* Peak Procedure. In: Vonk, J., Shackelford, T.K. (eds). *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior.* 2022. Springer, Cham. P. 5102–5107.
65. *Balsam P., Sanchez-Castillo H., Taylor K., et al.* Timing and anticipation: conceptual and methodological approaches // *European Journal of Neuroscience.* 2009. V. 30. No. 9. P. 1749–1755.
66. *Cheng K., Miceli P.* Modelling timing performance on the peak procedure // *Behavioural processes.* 1996. V. 37. No. 2–3. P. 137–156.
67. *Eckard M.L., Lattal K.A.* The internal clock: A manifestation of a misguided mechanistic view of causation? // *Perspectives on Behavior Science.* 2020. V. 43. P. 5–19.
68. *Sanabria F.* Internal-clock models and misguided views of mechanistic explanations: A reply to Eckard & Lattal (2020) // *Perspectives on Behavior Science.* 2020. V. 43. No. 4. P. 779–790.
69. *Keele S.W., Pokorny R.A., Corcos D.M., et al.* Do perception and motor production share common timing mechanisms: A correlational analysis // *Acta psychologica.* 1985. V. 60. No. 2–3. P. 173–191.
70. *Ivry R.B., Schlerf J.E.* Dedicated and intrinsic models of time perception // *Trends in Cognitive Sciences.* 2008. V. 12. No. 7. P. 273–280.
71. *Meck W.H., Church R.M., Olton D.S.* Hippocampus, time, and memory // *Behavioral neuroscience.* 1984. V. 98. No. 1. P. 3.
72. *Meck W.H., Church R.M.* A mode control model of counting and timing processes // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes.* 1983. V. 9. No. 3. P. 320.
73. *Meck W.H., Church R.M.* Simultaneous temporal processing // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes.* 1984. V. 10. No. 1. P. 1–29.
74. *Jones E.G., Mendell L.M.* Assessing the decade of the brain // *Science.* 1999. V. 284. No. 5415. P. 739–739.
75. *Lewis P.A., Miall R.C.* A right hemispheric prefrontal system for cognitive time measurement // *Behavioural processes.* 2006. V. 71. No. 2–3. P. 226–234.
76. *Rao S.M., Mayer A.R., Harrington D.L.* The evolution of brain activation during temporal processing // *Nature neuroscience.* 2001. V. 4. No. 3. P. 317–323.

77. *Mauk M.D., Buonomano D.V.* The neural basis of temporal processing // Annual Review of Neuroscience. 2004. V. 27. No. 1. P. 307–340.
78. *Goel A., Buonomano D.V.* Timing as an intrinsic property of neural networks: evidence from in vivo and in vitro experiments // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2014. V. 369. No. 1637. Article 20120460.
79. *Goel A., Buonomano D.V.* Temporal interval learning in cortical cultures is encoded in intrinsic network dynamics // Neuron. 2016. V. 91. No. 2. P. 320–327.
80. *Yamazaki T., Tanaka S.* Neural modeling of an internal clock // Neural Computation. 2005. V. 17. No. 5. P. 1032–1058.
81. *Kononowicz T.W., van Wassenhove V.* In search of oscillatory traces of the internal clock // Frontiers in Psychology. 2016. V. 7. Article 224.
82. *Spencer R.M., Karmarkar U., Ivry R.B.* Evaluating dedicated and intrinsic models of temporal encoding by varying context // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2009. V. 364. No. 1525. P. 1853–1863.
83. *Simen P., Balci F., deSouza L., et al.* A model of interval timing by neural integration // Journal of Neuroscience. 2011. V. 31. No. 25. P. 9238–9253.
84. *Addyman C., French R.M., Thomas E.* Computational models of interval timing // Current Opinion in Behavioral Sciences. 2016. V. 8. P. 140–146.
85. *Merchant H., Zarco W., Perez O., et al.* Measuring time with different neural chronometers during a synchronization-continuation task // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2011. V. 108. No. 49. P. 19784–19789.
86. *Merchant H., Harrington D.L., Meck W.H.* Neural basis of the perception and estimation of time // Annual Review of Neuroscience. 2013. V. 36. No. 1. P. 313–336.
87. *Merchant H., De Lafuente V.* Introduction to the neurobiology of interval timing // In: Merchant H., De Lafuente V. (eds). Neurobiology of Interval Timing. Springer, 2014. P. 1–13.
88. *Merchant H., Bartolo R., Perez O., et al.* Neurophysiology of timing in the hundreds of milliseconds: multiple layers of neuronal clocks in the medial premotor areas // Neurobiology of interval timing. 2014. P. 143–154.
89. *Merchant H., Grahn J., Trainor L., et al.* Finding the beat: a neural perspective across humans and non-human primates // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2015. V. 370. No. 1664. Article 20140093.
90. *Toma K., Wang T.C., Hanashima C.* Encoding and decoding time in neural development // Development, Growth & Differentiation. 2016. V. 58. No. 1. P. 59–72.
91. *Finnerty G.T., Shadlen M.N., Jazayeri M., et al.* Time in cortical circuits // Journal of Neuroscience. 2015. V. 35. No. 41. P. 13912–13916.
92. *Cicchini G.M., Arrighi R., Cecchetti L., et al.* Optimal encoding of interval timing in expert percussionists // Journal of Neuroscience. 2012. V. 32. No. 3. P. 1056–1060.
93. *Weber A.I., Fairhall A.L.* The role of adaptation in neural coding // Current Opinion in Neurobiology. 2019. V. 58. P. 135–140.
94. *Bi Z., Zhou C.* Understanding the computation of time using neural network models // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2020. V. 117. No. 19. P. 10530–10540.

95. *Hallez Q., Mermillod M., Droit-Volet S.* Cognitive and plastic recurrent neural network clock model for the judgment of time and its variations // *Scientific Reports*. 2023. V. 13. No. 1. Article 3852.
96. *Bi Z., Zhou C., Pernia-Andrade A.J., et al.* Circuits for state-dependent modulation of locomotion // *Frontiers in Human Neuroscience*. 2021. V. 15. 745689.
97. *Liang Q., Zeng Y., Xu B.* Temporal-sequential learning with a brain-inspired spiking neural network and its application to musical memory // *Frontiers in Computational Neuroscience*. 2020. V. 14. P. 51.
98. *Ren Y., Allenmark F., Muller H.J., et al.* Logarithmic encoding of ensemble time intervals // *Scientific Reports*. 2020. V. 10. No. 1. Article 18174.
99. *Shi Z., Gu B.M., Glasauer S., et al.* Beyond scalar timing theory: integrating neural oscillators with computational accessibility in memory // *Timing & Time Perception*. 2022. V. 11. No. 1–4. P. 198–219.
100. *Tsao A., Yousefzadeh S.A., Meck W.H., et al.* The neural bases for timing of durations // *Nature Reviews Neuroscience*. 2022. V. 23. No. 11. P. 646–665.
101. *Buonomano D.V., Buzsaki G., Davachi L., et al.* Time for Memories // *Journal of Neuroscience*. 2023. V. 43. No. 45. P. 7565–7574.
102. *Bi Z., Zhou C., Hallez Q., et al.* Evaluation and Time Constraint: Impact of Time Processing on Mathematical Performance // *The Journal of Experimental Education*. 2024. P. 1–18.
103. *Stine G.M., Jazayeri M.* Control Principles of Neural Dynamics Revealed by the Neurobiology of Timing // *Annual Review of Neuroscience*. 2025. V. 48. P. 43–63.
104. *Haim S., Ofir N., Deouell L.Y., et al.* Neural signatures of flexible multiple timing // *Journal of Neuroscience*. 2025. V. 45. No. 24. e2041242025.
105. *Harrison E.C., Grossen S., Tueth L.E., et al.* Neural mechanisms underlying synchronization of movement to musical cues in Parkinson disease and aging // *Frontiers in Neuroscience*. 2025. V. 19. P. 1550802.
106. *Balci F., Simen P.* Neurocomputational Models of Interval Timing: Seeing the Forest for the Trees // *Advances in Experimental Medicine and Biology*. V. 1455. 2024. P. 51–78.
107. *Balci F., Vatakis A., Gu B.M.* Remembering Warren H. Meck // *Timing & Time Perception*. 2023. V. 11. No. 1–4. P. 1–13.
108. *Wearden J.H.* Treisman (1963): An Appreciation // *Timing & Time Perception*. 2024. V. 13. No. 1. P. 1–24.
109. *Zhilyakova L.* Direct and Inverse Problems of Time Encoding by Neuron-Like Agents // *Advances in Neural Computation, Machine Learning, and Cognitive Research VIII*. 2024. V. 1. P. 353–361.

Статья представлена к публикации членом редколлегии А.И. Михальским.

Поступила в редакцию 16.06.2025

После доработки 17.11.2025

Принята к публикации 10.12.2025