

综 述

情绪对时间知觉的影响及其神经生理学机制

王 宁, 王锦琰, 罗 非*

中国科学院心理研究所, 中国科学院心理健康重点实验室, 北京 100101

摘 要: 时间在人们的认知过程中发挥着重要的作用。个体对于时间的感知一直是神经科学领域以及心理学领域关心的话题。一些研究表明, 人们对时间的体验受情绪的影响。早期的相关研究主要集中在心理学领域。近年来, 时间知觉的神经生理学机制研究取得了较多的进展, 这使得研究者们能够从神经网络机制, 神经递质变化以及突触可塑性等角度探索情绪如何调节时间知觉。本文对近年来有关情绪影响时间知觉的相关研究进行综述, 以期为深入探索时间知觉的神经机制提供帮助。

关键词: 时间知觉; 情绪; 纹状体; 注意; 多巴胺

中图分类号: Q427; B845

Neurophysiological mechanisms and effects of emotional regulation on time perception

WANG Ning, WANG Jin-Yan, LUO Fei*

Key Laboratory of Mental Health, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Time is an important element for cognitive processes. Timing and time perception have been investigated by neuroscientists and psychologists for many years. It is well accepted that emotions could alter our experience of time. Previous studies of the emotional modulation on temporal perception focus primarily on behavioral and psychological experiments. In recent years, studies about the neurophysiological mechanisms of time perception have made some progress. Therefore, researchers started to explore how emotions influence our sense of time on the aspects of neural networks, neurotransmitters and synaptic plasticity. In this paper, we tried to review current studies about the effects of emotional regulation on time perception and the relevant neurophysiological mechanisms. This review will help us to deeply understand the neural mechanisms of time perception.

Key words: time perception; emotion; striatum; attention; dopamine

爱因斯坦的相对论指出, 对于不同的观察者, 时间的流速是不相同的^[1-3]。在人类的日常生活中, 也会有类似的体验: 当人们感觉愉快的时候, 时光总是过得很快, 即时光飞逝的体验; 当人们觉得无聊沉闷的时候, 时光却如同凝固了一般, 也就是常说的度日如年。这种体验实际上是不同的情绪对时间知觉的影响^[4]。与视觉, 听觉, 触觉等感知觉不同, 时间知觉并没有感受器, 是一种无形的感知^[5]。个体能够加工的时间范围非常广, 可以从几毫秒到 24

小时的昼夜节律^[6], 然而, 不同时间尺度的加工机制可能不同。当前对于昼夜节律的机制研究已经较为深入, 一般认为松果体是哺乳动物昼夜节律时钟的所在位置^[7], 此外已有研究者在大鼠体内发现了编码昼夜节律的基因^[8]。毫秒级的时间加工对于语言, 音乐以及运动的精细控制都非常重要, 一般认为小脑在其中发挥着非常重要的作用^[9]。位于上述两者之间的时间尺度被称为间隔时间(interval timing), 主要是从数百毫秒到数小时的范围, 其关联着个体

Received 2016-02-25 Accepted 2016-06-26

*Corresponding author. Tel: +86-10-64844991; E-mail: luof@psych.ac.cn

的决策与觅食等多种行为，由于间隔时间更容易受到诸如年龄，环境以及情绪因素的影响，因此是情绪影响时间知觉研究中的重点研究对象^[10]。本综述主要总结情绪对这一部分时间范围的影响，其中提到的时间知觉将特指对间隔时间的知觉。

目前已经有大量的行为学以及心理学研究证实情绪能够影响时间知觉，然而其影响时间知觉的机制仍在探索之中。近年来，随着时间知觉的神经机制的研究取得进展，越来越多的研究者开始尝试从神经科学的角度探索情绪影响时间知觉的神经机制^[11, 12]。下面将对近年来情绪影响时间知觉的相关研究进行综述，为揭示情绪以及时间知觉的内在加工机制提供帮助。第一部分将首先对时间知觉的相关模型进行简要介绍；第二部分将重点介绍不同的情绪如何影响时间知觉；随后，将结合时间知觉的神经机制探讨情绪是如何影响时间知觉的；最后，将介绍临床疾病相关的情绪改变对时间知觉的影响，进而分析时间知觉研究的临床意义。

1 时间知觉加工的理论模型

时间知觉的认知模型非常多，例如，源于机械钟表理念的节拍器 - 累加器模型 (pacemaker-accumulator model)^[13-15]，以注意的资源分配为基础的注意闸门模型 (attentional-gate model)^[16]；以记忆痕迹衰减为基础的多重时间尺度模型 (the multiple time scale model)^[17]；以及认为时间知觉基于神经网络变化的状态依赖网络模型 (state-dependent network model)^[18]等。上述模型主要是对事件的持续性 (时距知觉) 进行加工的时间知觉模型，此外还有一些对于事件发生顺序 (时序知觉) 进行加工的模型，以及同时对时距知觉和时序知觉进行加工的综合模型，如 Poppel 提出的层级周期振荡模型^[19]以及黄希庭教授提出的时间认知分段综合模型^[20]。由于节拍器 - 累加器模型提出的较早，加之针对此模型的情绪研究以及神经生理学研究更为丰富，因此本文将仅对节拍器 - 累加器相关的模型进行较为详细的介绍，并主要涉及时距知觉的相关研究。我们推荐感兴趣的读者阅读陈有国等在 2011 年、徐青与魏琳在 2002 年发表的综述^[21, 22]，其中对时间知觉相关的理论与模型都有非常详尽的介绍。

节拍器 - 累加器模型源自于内在时钟的理论。内在时钟理论是当前多种时间信息加工模型的基础，在这个理论框架中，时间信息的加工包含三个

部分：时钟，记忆和决策^[23]。时钟成分通过计算一系列重复的信息对时间进行测量；记忆成分可长时间地储存从时钟成分传来的重要数值；决策成分负责对当前的时钟数值与之前储存的时间记忆相比较，进而作出相应的行为判断^[14]。在节拍器 - 累加器时钟模型中^[13, 14]，研究者提出大脑中存在一个节拍器，其发出一定频率的脉冲信号到达累加器，而累加器将时间信息传送到存储器和比较器，即工作记忆和参考记忆，进而对时间长度进行计算并作出进一步的决策。Gibbon 在 1977 年提出的标量期待理论 (Scalar expectancy theory)^[15]，在节拍器与累加器之间加入了一个由注意控制的开关，当外在刺激引起注意时，开关闭合，节拍器发出的脉冲信号能够到达累加器；刺激结束时，开关断开，累加器不再接收脉冲信号，如图 1A 所示。因此，在刺激发生的时间段里记录到的脉冲数决定了个体感知时间的长度，累加器获得的来自节拍器的脉冲越多，就会判断时间间隔越长^[24]。研究者们一直试图寻找这种内在时钟所对应的脑结构，来自帕金森病患者的研究，动物药理学研究以及神经解剖学研究结果提示基底节可能是内在时钟所在的脑结构^[25-27]。如图 1B 所示，黑质致密部可能是节拍器所在的脑区，纹状体可能具有累加器的功能，当时的研究者认为，时间信息通过黑质致密部发出的多巴胺能传递到达纹状体，并在纹状体进行进一步的加工^[28]。

然而，随着研究的不断深入，研究者们逐渐发现参与时间认知加工的可能不是单个的脑结构，而是广泛的神经网络^[29]。因此，研究者在原有的节拍器 - 累加器模型的基础上提出了一个时间加工的神经生理学模型——纹状体振荡频率模型 (striatal beat frequency model, SBF)^[30-32]。如图 1C 所示，在这个模型中，每个纹状体中型多棘神经元 (medium spiny neurons, MSN) 都接收来自皮层的多个神经元的信息传入，并且持续地对这些皮层神经元的放电模式进行检测。在外界刺激开始时，来自腹侧被盖区的多巴胺能传入到达皮层，重置这些皮层神经元的时相，而来自黑质致密部的多巴胺能传入则通过突触前调节的方式影响纹状体 MSN 突触联结的强度；MSN 检测到皮层神经元振荡的时相发生了从不一致到一致的变化，因此计时开始；在后续的加工过程中，纹状体 MSN 会对当前的皮层传入的振荡模式与储存在工作记忆中的振荡模式相比较，进而进行时间估计或者决策。

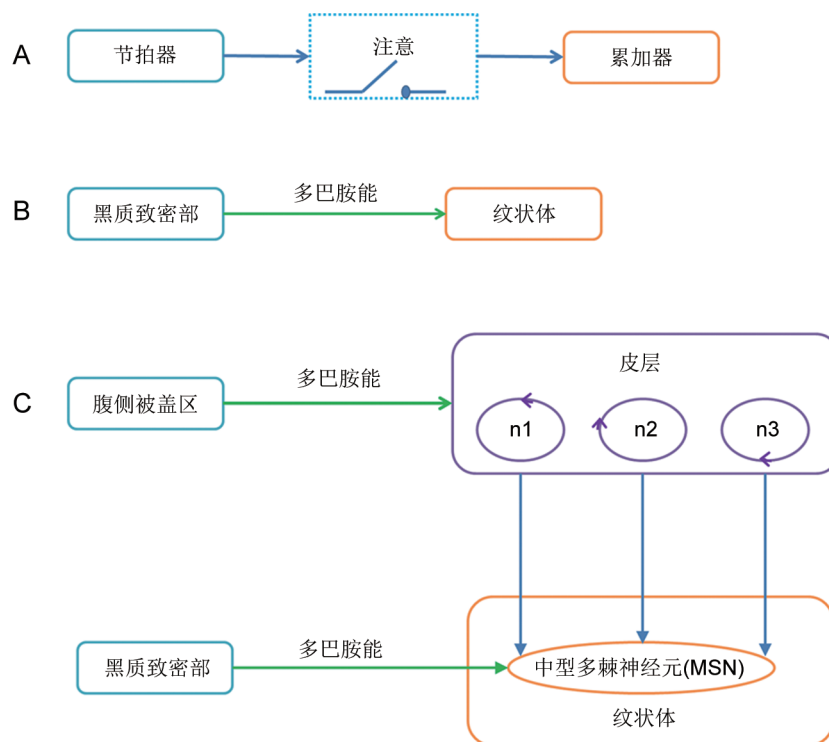


图 1. 节拍器-累加器模型的时钟成分。A: 示意图。节拍器发出信息到达累加器, 注意在两者之间起到开关作用^[15]; B: 内在时钟模型可能的结构基础。早期研究者推测黑质致密部可能是节拍器所在的脑区, 纹状体可能具有累加器的功能, 由多巴胺能投射传递时间信息^[28]; C: 纹状体振荡频率模型。每个纹状体中型多棘神经元(MSN)都能接收数个来自皮层的神经元(n1, n2, n3)的投射。一般情况下, n1, n2和n3的振荡频率并不相同, 当刺激出现时, 腹侧被盖区发出的多巴胺能投射作用在皮层, 将其振荡时相同步化, 黑质致密部发出的投射则影响纹状体中型多棘神经元的突触联结强度。同时, 纹状体中型多棘神经元探测到振荡模式的变化并开始计时^[30–32, 74]。

2 情绪对时间知觉的影响

大量的研究表明, 情绪能够改变个体对于时间的感知。Droit-Volet 与 Gil 在 2009 年发表的综述中提出, 情绪对于时间知觉的影响, 并非对于时间知觉的扭曲或者破坏, 实际上, 这正是时间知觉本身的一种灵活变化, 是一种高度适应的系统, 能够让个体适应环境的变化, 包括内在心境以及外界环境的变化^[33]。正如前文所讲, 不同的情绪能够对于时间知觉产生不同的影响。情绪的分类方法比较多, 其中, Russell 于 1980 年提出的情绪分类的环状模式^[34], 在近年来情绪影响时间知觉的相关研究中接受度较高^[24, 33]。在 Russell 的理论中, 情绪分为两个维度: 效度和觉醒度。效度是从愉快到不愉快的连续变化; 觉醒则是从中等觉醒到高度觉醒的连续变化。此外, 情绪还可以分为基本情绪和次级情绪。基本情绪是人类和动物共有的, 具有特定的生理模式与相应的表情, 而次级情绪则更具有文化特点。在当前情绪影响时间知觉的研究中, 涵盖了包括恐

惧, 愤怒, 悲哀, 以及快乐在内的基本情绪。此部分将分别介绍这四种情绪对时间知觉的影响。

2.1 恐惧情绪对时间知觉的影响

恐惧是一种基本情绪, 与个体的生存以及适应密切相关。生理学研究已经证实恐惧情绪可触发一系列自主神经反应, 如血压升高, 心率加快等, 驱使个体做好战斗或者逃跑的准备^[24]。神经生理学研究表明杏仁核, 海马, 前扣带回, 内侧额叶皮层以及眶额皮层都参与恐惧情绪的加工^[35]。恐惧是一种高警觉的负性情绪, 对时间知觉的影响也最为明显。恐惧情绪相关实验中常用刺激包括电击, 引发恐惧情绪的图片, 恐惧面孔表达及躯体表达等。恐惧情绪通常会引起个体对于间隔时间的过度估计, 即对于某一段时间间隔, 主观感受到的时间长于其物理时间。

在 Fayolle 等人最近的一项研究中, 被试分为 4 组, 分别执行 4 种不同时间范围的时间二分任务(temporal bisection task), 包括 0.2~0.8 s, 0.4~1.6 s, 1.2~4.8 s, 以及 2.0~8.0 s。以 0.2~0.8 s 组为例, 0.2 s

为标准短时距, 0.8 s 为标准长时距, 用于比较的时距分别为 0.2、0.3、0.4、0.5、0.6、0.7 和 0.8。其它各组与此类似, 也是在长短标准时距之间, 分成间距相等的 7 个比较时距。时距通过屏幕上的蓝色圆形来呈现。在训练阶段, 仅呈现标准短时距和标准长时距, 被试则学习对两者分别进行不同的按键反应。在测试阶段, 参与者需要判断所呈现的比较时距更接近标准长时距, 还是更接近标准短时距。在一部分 trial 中, 被试将在时距刺激呈现的过程中接受到电击刺激, 用于引发恐惧情绪。结果显示在伴有电击的情况下, 被试对时间的主观估计变长, 且这种效应随着物理时间的增加而增加, 即在 2.0~8.0 s 组最为明显^[36]。

除通过电击刺激引发恐惧情绪之外, 还有一些研究通过图片来引发恐惧情绪。例如, 在一项以蜘蛛恐惧症个体和非焦虑个体为研究对象的时间知觉研究中, 研究者采用时间二分任务, 呈现的时距刺激为国际情绪图片系统 (International Affective Picture System, IAPS) 中具有不同效度-觉醒度的标准图片, 以及在网站上收集的蜘蛛图片。结果显示, 越害怕蜘蛛的蜘蛛恐惧症个体, 其对于蜘蛛图片的时距估计越长^[37]。此外, 恐惧面孔或者恐惧相关的躯体表达也能够引起被试对于时间的过长估计。Gil 和 Droit-Volet 在 2011 年的一项研究中采用多种时间知觉任务考察个体对于恐惧面孔的时间估计, 结果显示在时间二分任务, 口头估计任务 (verbal estimation) 以及时间产生任务 (temporal production tasks) 中, 相对于中性面孔, 被试表现为对恐惧面孔呈现时间的过长估计^[38]。Droit-Volet 等人在最近的一项研究中, 考察了情绪性躯体表达对时间知觉的影响。参与者在时间二分任务中观看恐惧, 快乐以及伤心的躯体表达。结果表明, 与伤心的躯体表达相比较, 参与者对于恐惧情绪躯体表达的估计时间更长^[39]。

总的来说, 大部分研究证实恐惧情绪这种威胁信号引起了主观时间的增加。其原因可能是恐惧情绪提高了注意与觉醒, 进而加速了内在时钟。基于内在时钟理论, 内在时钟的速度越快, 个体在相同物理时间内体验到的主观时间就越长, 这种主观时间的延长使得个体能够在一定物理时间内进行更多的思考, 相对的也就会有更为充足的时间为战斗或者逃跑做准备^[24]。

2.2 愤怒情绪对时间知觉的影响

愤怒也是一种高觉醒的负性情绪。当前对于愤

怒影响时间知觉的研究中, 主要采用愤怒表情作为刺激形式。Gil 等研究者募集年龄为 3、5、8 岁的儿童执行时间二分任务, 刺激呈现方式为愤怒和中性的女性面孔。结果显示, 儿童对于愤怒面孔的估计时间显著高于中性面孔^[40]。早期 Thayer 和 Schiff 的研究还发现在被试执行目光交流任务时, 如果对方表现出愤怒, 被试会感觉自己所花费的时间比对方友好的情况下更长^[41]。与之相似, Doi 等人在 2009 年的研究显示, 在实验过程中, 当所呈现的愤怒面孔凝视着被试时, 相对目光不朝向被试, 更能够延长被试对于其呈现时间的感知^[42]。在 Kliegl 等研究者最近的研究中, 也对此现象进行了验证, 即愤怒面孔正面朝向被试时, 相对于其他面孔角度, 被试过度估计时间的程度最大^[43]。另外, Fayolle 和 Droit-Volet 的一项时间二分任务研究还发现, 与静态面孔以及动态的中性或者伤心面孔相比较, 在面对动态的愤怒面孔时, 被试对于时间的估计更长^[44]。因此, 愤怒情绪通常也会引起个体对于时间的过度估计, 需要注意的是, 当个体面对愤怒面孔时, 所产生的可能不止是同样的愤怒情绪, 还可能产生恐惧情绪^[45], 这或许也是愤怒情绪产生的效果与恐惧情绪相类似的一个原因。

2.3 悲伤情绪对时间知觉的影响

Gil 和 Droit-Volet 在 2012 年的一项研究中, 选取 IAPS 图片库中高觉醒和低觉醒的悲伤图片, 让被试对图片呈现的时间进行估计, 结果显示高觉醒的悲伤图片能够引起被试对时间的过高估计, 但是低觉醒的悲伤图片对时间知觉没有影响^[46]。对于悲伤面孔表情的时间知觉, 一般认为其对于时间知觉的影响并不显著。Fayolle 和 Droit-Volet 对于动态面孔表达的研究中还发现, 无论是动态还是静态悲伤面孔表情, 对于时间知觉都没有影响^[44]。Kliegl 等在研究中也发现悲伤面孔表情不影响个体对于时间的估计, 而且与面孔的方向无关^[43]。此外, 观看悲伤的影片片段也没有影响被试的时间知觉^[47]。Droit-Volet 与 Gil 在一篇综述中提到, 个体面对悲伤表情的时候, 不一定会产生悲伤表情, 有可能会思考如何帮助对方^[33]。另外一个原因是, 悲伤的面孔表情或许只能引发低觉醒的情绪, 因此对于时间知觉的影响并不明显。

2.4 快乐情绪对时间知觉的影响

尽管前面提到, 个体感觉快乐的时候会觉得时光飞逝, 然而有些行为学实验中却发现快乐相关的

情绪有时会引起个体对于时间的过长估计。例如 Effron 等人在 2006 年的一项关于面孔表达的时间二分任务中发现,快乐的面孔表达和愤怒的面孔表达都能够引起个体对于时间的过长估计,但是快乐的面孔表达引发的时间过长估计相对较弱^[48]。此外, Angrilli 等人在研究中还发现,快乐相关的低觉醒图片,如宠物狗,快乐的宝宝,都能够引发对时间知觉的过度估计^[49]。Droit-Voiet 等人还发现快乐相关的躯体姿势和表达伤心的躯体姿势相比较,其对于时间知觉的影响并没有显著区别^[39]。有趣的是,在最近一篇关于老年人的研究中,却发现老年人对于愤怒以及快乐刺激的时间估计都长于对照刺激,而年轻人则仅仅对愤怒刺激的时间体验更长^[50]。其原因可能是相对于年轻人来说,老年人更愿意关注正面的情绪信息^[51]。奖赏往往能够带来愉悦情绪。近期的研究表明,相对于低奖赏的新异信号,被试对于高奖赏的新异信号的时间估计会更长^[52]。这些结果都提示,在实验室设计的时间估计任务中,快乐情绪也能够引起个体对于时间的过长估计,但是这种影响低于恐惧和愤怒情绪。

总体来说,个体对于负性情绪,尤其是带有强烈威胁信息的负性情绪,如恐惧和愤怒,以及高觉醒的悲伤等,都会表现出对时间的过高估计,这或许是一种生物体的适应性,在遇到威胁信号时,通过加快内部时钟的速度,延长个体对于时间知觉的体验,这种主观时间体验的延长,使得个体在一定的物理时间有可能进行更多的思考,进而作出最为有利的行为反应。相比之下,个体对于正性情绪刺激的处理则从容得多。

3 情绪影响时间知觉的神经机制

一些研究者认为,情绪对时间知觉的调节主要在于其对注意和觉醒的影响^[53,54]。根据内在时钟模型,对注意,记忆以及内在时钟速度的影响都将改变个体对时间的感知。对注意的影响可以改变节拍器-累加器的开关,进而影响到达累加器的脉冲数值^[55];而觉醒状态的提高则能够增加节拍器发出的脉冲频率,并因此改变对于时间的感知^[46,56]。结合时间知觉,情绪以及注意网络的相关神经生理学研究可以表明,注意可能在情绪影响时间知觉的过程中发挥了重要的中介作用^[57,58]。除了注意因素之外,一些脑网络机制以及神经递质机制也可能直接参与情绪对于时间知觉的调节,此部分将着重从神经生

理学角度探讨情绪影响时间知觉的可能机制。

3.1 神经网络机制

皮层-丘脑-基底节环路可能是纹状体振荡频率模型的重要神经基础,其主要包括基底节,前额叶皮质以及后顶叶皮质等脑结构^[5,6]。研究显示,灵长类在执行时间知觉任务时,伴随着后顶叶皮层的激活^[59]。另外,影像学研究也显示恒河猴的背外侧前额叶(DLPFC)与时间加工相关联^[61],且后顶叶皮层到DLPFC的神经网络在时间加工过程中发挥重要作用^[60,61]。还有研究发现了大鼠时间加工过程中纹状体放电模式的变化^[62]。人类功能影像学研究则显示时间知觉任务中基底节、小脑、辅助运动区、DLPFC、前扣带皮层以及顶叶都有激活^[63]。需要注意的是,确定相应的脑区是否特异性地编码时间知觉,首先需要排除执行任务过程中的运动行为在其中的影响。Stevens 等人采用独立成分分析,发现右侧额中回、左侧扣带回、辅助运动区、右侧颞中回、右侧缘上回、双侧岛叶、双侧尾状核、双侧壳核、双侧苍白球以及双侧丘脑,都能够在不包含运动成分的时间任务中激活,提示这些脑区结构可能特异性地参与时间知觉的加工^[64]。Meck 等认为,这些脑区结构正是纹状体振荡频率模型的结构基础^[32]。

Tipples 等发现面孔刺激的时间二分任务中,通过 fMRI 技术能够记录到时间知觉相关脑网络的显著激活,包括右侧额下回、右侧辅助运动区、右侧前辅助运动区以及基底节^[65]。随后, Tipples 等在 2015 年的研究中,采用 fMRI 技术考察了愤怒、开心以及中性面孔表情对于时间知觉的影响,发现被试对于愤怒和开心的表情,相对于中性表情,都有过度估计的表现,即认为相应的表情图片呈现的时间更长,同时还发现右侧辅助运动区(SMA)以及右侧额下回和前岛叶在情绪调节时间过程中可能发挥着重要作用^[12]。目前,在情绪影响时间知觉的神经网络机制方面,还有待研究者们提供更多的影像学以及电生理学的相关证据。

3.2 神经递质机制

大量的研究证实,多巴胺能神经传递在时间感知过程中发挥着重要的作用,早期的相关证据主要来自帕金森病患者的时间知觉研究以及药理学研究。帕金森病是一种基底节多巴胺投射损伤的疾病,此类患者往往会表现出在精准运动以及时间知觉方面的异常^[25],表现为在比较刺激时间长短的任务中正确率显著降低。还有研究显示,伴随认知损伤的

帕金森病患者表现为对长时间间隔的过低估计和对短时间间隔的过高估计^[26]。此外,药理学研究表明,多巴胺受体激动剂甲基安非他明能够延长主观时间^[27]。对多巴胺转运体基因敲除动物所做的研究也表明,多巴胺水平的过度升高影响了小鼠对时间的辨别能力^[66]。如同前面对于时间知觉的理论模型中所描述的,研究者们普遍认为纹状体结构的多巴胺能传入是时间知觉的基础^[67]。多项研究表明,多巴胺能神经元有两种典型的放电模式^[68, 69],一种是缓慢的无规律的基础放电模式(tonic firing),另一类是受到其它突触传入控制的爆发性放电或时相性放电(phasic firing)^[69]。在纹状体振荡频率模型中,纹状体接受来自皮层的神经传入,而腹侧被盖区和黑质发出的多巴胺能投射分别到达皮层和纹状体,通过时相性放电来调整这些皮层传入的振荡频率以及MSN神经元突触联结的强度,纹状体的MSN神经元检测到振荡频率的变化,因此开始计时^[30]。由此可见,多巴胺能神经元的时相性放电在时间感知过程中起到了“发令枪”的作用^[70]。这种时相性放电则主要通过来自其它脑区的突触传入进行调节,其中包括一些情绪相关的脑区,如海马^[71],杏仁核^[72],内侧前额叶^[73]等。因此情绪因素可能影响多巴胺能时相放电的潜伏期,或者通过影响多巴胺能的时相放电来调节纹状体接收到的来自皮层的神经振荡的频率^[74]。例如,恐惧情绪事件有可能通过影响多巴胺能神经元的时相传入而增加纹状体检测到的皮层振荡频率,进而起到加速内在时钟的作用,使得个体增加对于时距的估计。

除多巴胺能神经活动之外,去甲肾上腺素在情绪调节时间知觉的过程中,也可能发挥着重要作用。研究表明,生理觉醒与蓝斑核(locus coeruleus, LC)的活动有关,后者发出去甲肾上腺素能投射到达皮层和杏仁核,进而对注意,记忆以及情绪进行调节^[75]。其中,额叶皮层去甲肾上腺素的增加是集中注意的关键因素^[76, 77],因此,高觉醒的情绪刺激有可能通过去甲肾上腺素通路的传递,改变注意状态,进而影响时间知觉。此外,药理学实验研究还表明,额叶皮层的乙酰胆碱关联时间加工过程中的工作记忆以及注意^[28],进而影响时间知觉。

谷氨酸和GABA在皮层纹状体环路中也起到了不容忽视的作用^[6]。谷氨酸是一种非常重要的兴奋性神经递质,参与多种感觉,情绪以及认知过程。一些时间知觉的研究也考虑到了谷氨酸的作用。有

研究显示皮层区域发出谷氨酸能投射到达纹状体尾核以及壳核^[5],且在大鼠间隔时间任务中能够观察到皮层和纹状体神经元的激活^[62]。NMDA受体是一种离子型谷氨酸受体,全身注射NMDA受体拮抗剂MK-801能够引起大鼠对于时间的过度估计^[78]。GABA是脑内普遍存在的一种抑制性神经递质,近年来也受到了时间知觉研究者的关注。最近的一项研究通过磁共振波谱分析了时间知觉任务中视觉皮层静息态的GABA浓度,显示初级视觉皮层的GABA浓度较高的被试,会表现出对时间的过低估计^[79]。此研究还证明,这种时间知觉行为与GABA浓度之间的关系仅仅存在于视觉皮层,而不存在于运动皮层,且与视觉皮层的谷氨酸的浓度无关。需要注意的是,谷氨酸和GABA是大脑中普遍存在的神经递质,因此,确定其在时间加工以及情绪影响时间加工中的作用机制,还需要更为精确的研究结果加以证实。

3.3 皮层微环路的可塑性机制

在神经科学领域,近年来一直关注着皮层神经元之间的信号联系对时间知觉的影响。两个神经元在交流过程中也需要花费时间,例如动作电位扩散所花费的时间,递质释放的时间,递质扩散的时间,以及突触后反应所花费的时间,这一系列的时间即突触潜伏期^[80]。皮层微环路的研究提示突触可塑性以及皮层的广泛区域的神经活动都能参与时间知觉的加工^[81]。Buonomano通过计算分析提出短时可塑性及其兴奋抑制的动态平衡可能是编码时间信息的神经基础^[18]。此外,Coull等在2011年的综述中提到,纹状体MSN能够受到纹状体中间神经元的调节^[5]。纹状体的紧张活跃神经元(tonically active neurons, TAN)能够传递兴奋性胆碱能信号到达快速放电中间神经元(fast-spiking interneurons, FSI),而FSI通过GABA能传递发出抑制信号到达MSN神经元。这种TAN-FSI-MSN微环路形成一种对于MSN的持续抑制作用,而来自中脑多巴胺能神经元的信号能够制止TAN的活动,进而解除FSI对MSN的持续抑制。Cheng等在2008年的研究显示,在孕鼠的食物中补充胆碱能够提高后代执行时间知觉任务时的精确度^[82]。其可能的解释在于,TAN胆碱能释放的增加提高了FSI对于MSN的持续抑制,进而在时间知觉任务形成了较好的信噪比。时间加工的微环路与可塑性机制的相关证据还比较少,依然有待于进一步的探索。

4 疾病相关情绪对时间知觉的影响及其临床意义

随着情绪对于时间知觉的相关研究的深入, 一些研究者提出或许可以采用时间知觉对情绪进行评估^[24]。除此之外, 时间知觉或许也可以用来指示一些疾病相关的情绪状态改变。在本综述的最后, 将介绍疼痛以及抑郁相关情绪改变对于时间知觉的影响。探索疼痛以及抑郁等疾病的相关情绪对于时间知觉的影响, 不仅有助于探索时间知觉的机制, 也有助于理解疼痛和抑郁的发生发展过程中认知机制的变化, 这或许是未来时间知觉研究中的重要发展方向。

4.1 疼痛情绪对时间知觉的影响

疼痛是一种多维度的感觉体验, 包含有感觉、情绪以及认知三个维度。临床疼痛患者时常会报告疼痛发作时感觉时间流逝得很慢^[83]。在一项针对临床慢性偏头痛患者的研究中, 研究者通过时间重现任务范式要求患者估计视觉刺激的呈现时间, 结果显示相对于健康被试, 偏头痛患者对于 600 ms 的刺激表现出较长的估计^[84]。Odgen 等在健康被试考察了疼痛以及疼痛预期对时间知觉的影响, 发现相对于与疼痛无关的情况, 被试对疼痛条件化刺激的时间估计更长, 此外, 被试在接受疼痛刺激情况下也表现出对于时间知觉的过长估计^[85]。但是在以健康人为被试的冷压痛实验中, 研究者要求被试回顾疼痛状态下经历的时间, 却发现被试表现出对疼痛刺激持续时间的过短估计, 但是尽管被试估计的时间较短, 其主观体验的时间却较长^[86]。

上述研究结果的差异, 可能源自被试疼痛类型的不同, 以及刺激呈现方式的不同。此外, 慢性疼痛还有可能合并抑郁等情绪疾病, 因此其相关情绪对于时间知觉的影响可能更为复杂。目前对于疼痛相关感觉和情绪因素影响时间知觉的研究还比较有限, 仍有待于通过更进一步的研究分析其明确的机制。

4.2 抑郁情绪对时间知觉的影响

抑郁对于时间知觉影响的研究由来已久。经常有抑郁患者报告时间过得特别慢, 甚至停顿^[87]。早期的一些研究主要采用问卷调查来考察抑郁患者的时间知觉。Blewett 对中到重度抑郁患者进行调查, 询问他们对时间的流速有着怎样的感受, 例如生病之后和生病之前相比较, 时间过得更快, 更慢, 还是经常波动, 结果显示罹患抑郁症的个体会感觉时间过得很慢, 体验着“度日如年”的感觉^[88]。但是与这些自我报告的结果不同, 当要求抑郁患者在实

验室条件下执行时间知觉任务时, 结果却并不一致。例如, Gil 和 Droit-Volet 在 2009 年的一项研究中, 要求参与者填写 Beck 抑郁量表, 并执行时间二分任务, 结果显示 Beck 抑郁量表评分较高的被试(通过评分判定其具有中等抑郁症状), 相对于评分较低的被试(无抑郁), 其对于时间的估计更短, 即表现为对时间的过低估计^[89]。Bschor 等人比较了重症抑郁患者, 罹患躁狂症的患者以及健康被试在执行时间产生任务以及时间估计任务时的表现, 结果显示抑郁患者和躁狂患者都将时间估计得较长, 但是同时采用视觉模拟评分评估其主观时间体验的结果表明, 抑郁患者表现为主观时间体验减慢, 而躁狂患者表现为主观时间体验的加快^[90]。但是, Thones 与 Oberfeld 对抑郁患者的时间知觉任务相关研究进行了 meta 分析, 却发现在时间知觉任务中, 抑郁患者与健康对照对时间的估计没有显著差异^[91]。这些研究结果提示, 不同亚型的抑郁患者、不同程度的抑郁症状、以及不同的时间知觉任务, 可能会产生不同的研究结果。在未来对于抑郁情绪与时间知觉的相关研究中, 可能需要深入研究上述因素的影响。

抑郁患者表现出的时间体验的减慢, 可能是因为抑郁患者在感知自身时间流逝的过程中, 更多的将注意集中在自身的负性信息上, 进而产生时间流逝减慢的认知。以往的研究已经证实, 抑郁患者时常表现出对负性信息的反复思量, 其原因可能是注意控制功能的损伤^[92]。影像学研究也证实抑郁患者的 DLPFC 存在结构改变和损伤, 而 DLPFC 正是参与注意控制的重要脑区^[93]。抑郁患者还存在警觉功能的受损^[94], 作为注意网络的一部分, 警觉功能的减弱会使得患者在对外界刺激进行时间加工时, 其注意不能集中, 因而有可能产生对时间过低估计的结果。由此可见, 抑郁情绪对于时间知觉的影响可能涉及至少两类不同的机制, 这一假设尚需更多相关研究的验证。

5 总结与展望

大量的行为学研究证明, 情绪能够影响个体对时间的感知。例如, 恐惧和愤怒这种高警觉的负性情绪能够引起个体时间知觉的延长。这种时间知觉的延长可能是机体的一种适应方式, 与战斗或者逃跑机制有关。情绪对时间知觉的调节主要在于其对注意和觉醒的影响。根据内在时钟模型, 对注意、

记忆以及内在时钟速度的影响都将改变个体对时间的感知。然而,除了注意因素之外,情绪影响时间知觉的机制可能源于包括多个皮层区域在内的神经网络的参与。另一方面,多巴胺能神经投射对于皮层振荡频率的影响也可能受到情绪因素的调节,进而改变时钟的速度。

尽管当前的神经生理学研究已经发现了情绪以及注意相关的脑区结构和神经递质对时间知觉的调节作用,但是这些研究与心理学研究之间依然存在着—道鸿沟,还有待后来者跨越这条界限,让时间知觉的机制,以及情绪影响时间知觉的机制变得更加完整而清晰。未来的研究可能需从神经生理学的角度,探索情绪变化对皮层振荡频率和纹状体活动的影响,进一步确定能够编码时间知觉的脑区结构,揭示多种神经递质在编码时间知觉的各个脑区之间的相互作用,并从神经可塑性的角度,探索更为精细的时间加工机制,以及情绪对该机制的调节作用。

* * *

致谢: 本综述受国家自然科学基金(No. 61033011, 31171067, 31471061)、中国科学院心理健康重点实验室自主课题项目(No. KLMH2014ZG05)、中国科学院心理研究所青年人才启动经费(No. Y4CX111005)资助。

参考文献

- 1 Lam PK. Special relativity at the quantum scale. *PLoS One* 2014; 9(12): e115810.
- 2 Boxenbaum H. Time concepts in physics, biology, and pharmacokinetics. *J Pharm Sci* 1986; 75(11): 1053–1062.
- 3 Buhusi CV, Meck WH. Relativity theory and time perception: single or multiple clocks? *PLoS One* 2009; 4(7): e6268.
- 4 Li WO, Yuen KS. The perception of time while perceiving dynamic emotional faces. *Front Psychol* 2015; 6: 1248.
- 5 Coull JT, Cheng RK, Meck WH. Neuroanatomical and neurochemical substrates of timing. *Neuropsychopharmacology* 2011; 36(1): 3–25.
- 6 Buhusi CV, Meck WH. What makes us tick? Functional and neural mechanisms of interval timing. *Nat Rev Neurosci* 2005; 6(10): 755–765.
- 7 Reppert SM, Weaver DR. Coordination of circadian timing in mammals. *Nature* 2002; 418(6901): 935–941.
- 8 Zhang R, Lahens NF, Ballance HI, Hughes ME, Hogenesch JB. A circadian gene expression atlas in mammals: implications for biology and medicine. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2014; 111(45): 16219–16224.
- 9 Spencer RM, Zelaznik HN, Diedrichsen J, Ivry RB. Disrupted timing of discontinuous but not continuous movements by cerebellar lesions. *Science* 2003; 300(5624): 1437–1439.
- 10 Lake JJ, LaBar KS, Meck WH. Emotional modulation of interval timing and time perception. *Neurosci Biobehav Rev* 2016; 64: 403–420.
- 11 Tomasi D, Wang GJ, Studentsova Y, Volkow ND. Dissecting neural responses to temporal prediction, attention, and memory: effects of reward learning and interoception on time perception. *Cereb Cortex* 2015; 25(10): 3856–3867.
- 12 Tipples J, Brattan V, Johnston P. Facial emotion modulates the neural mechanisms responsible for short interval time perception. *Brain Topogr* 2015; 28(1): 104–112.
- 13 Treisman M. Temporal discrimination and the indifference interval. Implications for a model of the “internal clock”. *Psychol Monogr* 1963; 77(13): 1–31.
- 14 Gibbon J, Church RM, Meck WH. Scalar timing in memory. *Ann N Y Acad Sci* 1984; 423: 52–77.
- 15 Gibbon J. Scalar expectancy theory and Weber’s law in animal timing. *Psychol Rev* 1977; 84(3): 279–325.
- 16 Buhusi CV, Meck WH. Relative time sharing: new findings and an extension of the resource allocation model of temporal processing. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2009; 364(1525): 1875–1885.
- 17 Staddon JE, Higa JJ. Time and memory: towards a pacemaker-free theory of interval timing. *J Exp Anal Behav* 1999; 71(2): 215–251.
- 18 Buonomano DV. Decoding temporal information: A model based on short-term synaptic plasticity. *J Neurosci* 2000; 20(3): 1129–1141.
- 19 Poppel E. A hierarchical model of temporal perception. *Trends Cogn Sci* 1997; 1(2): 56–61.
- 20 Huang XT (黄希庭), Li BY, Zhang ZJ. The research of the range-synthetic model of Temporal cognition. *J Southwest China Normal Univ (Humanities and Social Sciences Edition)* [西南师范大学学报(人文社会科学版)] 2003; 29(2): 5–9 (in Chinese with English abstract).
- 21 Chen YG (陈有国), Huang XT, Yin TZ, Zhang F. The theoretical models and prospect of time perception. *J Southwest Univ (Social Sciences Edition)* [西南大学学报(社会科学版)] 2011; 37(5): 26–33 (in Chinese with English abstract).
- 22 Xu Q (徐青), Wei L. Review of cognitive models of time perception and estimation. *Chin J Applied Psychol (应用心理学)* 2002; 8(2): 58–64 (in Chinese with English abstract).
- 23 Wearden JH. “Beyond the fields we know...”: exploring and developing scalar timing theory. *Behav Processes* 1999; 45(1–3): 3–21.

- 24 Droit-Volet S. Time perception, emotions and mood disorders. *J Physiol Paris* 2013; 107(4): 255–264.
- 25 Harrington DL, Castillo GN, Greenberg PA, Song DD, Lessig S, Lee RR, Rao SM. Neurobehavioral mechanisms of temporal processing deficits in Parkinson's disease. *PLoS One* 2011; 6(2): e17461.
- 26 Mioni G, Meligrana L, Grondin S, Perini F, Bartolomei L, Stablum F. Effects of emotional facial expression on time perception in patients with Parkinson's disease. *J Int Neuropsychol Soc* 2015: 1–10.
- 27 Williamson LL, Cheng RK, Etcheagaray M, Meck WH. "Speed" warps time: methamphetamine's interactive roles in drug abuse, habit formation, and the biological clocks of circadian and interval timing. *Curr Drug Abuse Rev* 2008; 1(2): 203–212.
- 28 Meck WH. Neuropharmacology of timing and time perception. *Brain Res Cogn Brain Res* 1996; 3(3–4): 227–242.
- 29 Hooper SL. Transduction of temporal patterns by single neurons. *Nat Neurosci* 1998; 1(8): 720–726.
- 30 Matell MS, Meck WH. Cortico-striatal circuits and interval timing: coincidence detection of oscillatory processes. *Brain Res Cogn Brain Res* 2004; 21(2): 139–170.
- 31 Matell MS, Meck WH. Neuropsychological mechanisms of interval timing behavior. *Bioessays* 2000; 22(1): 94–103.
- 32 Meck WH, Penney TB, Pouthas V. Cortico-striatal representation of time in animals and humans. *Curr Opin Neurobiol* 2008; 18(2): 145–152.
- 33 Droit-Volet S, Gil S. The time-emotion paradox. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2009; 364(1525): 1943–1953.
- 34 Russell JA. A circumplex model of affect. *J Pers Soc Psychol* 1980; 39(6): 1161–1178.
- 35 Indovina I, Robbins TW, Nunez-Elizalde AO, Dunn BD, Bishop SJ. Fear-conditioning mechanisms associated with trait vulnerability to anxiety in humans. *Neuron* 2011; 69(3): 563–571.
- 36 Fayolle S, Gil S, Droit-Volet S. Fear and time: Fear speeds up the internal clock. *Behav Processes* 2015; 120: 135–140.
- 37 Buetti S, Lleras A. Perceiving control over aversive and fearful events can alter how we experience those events: an investigation of time perception in spider-fearful individuals. *Front Psychol* 2012; 3: 337.
- 38 Gil S, Droit-Volet S. "Time flies in the presence of angry faces"... depending on the temporal task used! *Acta Psychol (Amst)* 2011; 136(3): 354–362.
- 39 Droit-Volet S, Gil S. The emotional body and time perception. *Cogn Emot* 2016; 30(4): 687–699.
- 40 Gil S, Niedenthal PM, Droit-Volet S. Anger and time perception in children. *Emotion* 2007; 7(1): 219–225.
- 41 Thayer S, Schiff W. Eye-contact, facial expression, and the experience of time. *J Soc Psychol* 1975; 95(First Half): 117–124.
- 42 Doi H, Shinohara K. The perceived duration of emotional face is influenced by the gaze direction. *Neurosci Lett* 2009; 457(2): 97–100.
- 43 Kliegl KM, Limbrecht-Ecklundt K, Durr L, Traue HC, Huckauf A. The complex duration perception of emotional faces: effects of face direction. *Front Psychol* 2015; 6: 262.
- 44 Fayolle SL, Droit-Volet S. Time perception and dynamics of facial expressions of emotions. *PLoS One* 2014; 9(5): e97944.
- 45 Ohman A, Soares JJ. Emotional conditioning to masked stimuli: expectancies for aversive outcomes following non-recognized fear-relevant stimuli. *J Exp Psychol Gen* 1998; 127(1): 69–82.
- 46 Gil S, Droit-Volet S. Emotional time distortions: the fundamental role of arousal. *Cogn Emot* 2012; 26(5): 847–862.
- 47 Droit-Volet S, Fayolle SL, Gil S. Emotion and time perception: effects of film-induced mood. *Front Integr Neurosci* 2011; 5: 33.
- 48 Effron DA, Niedenthal PM, Gil S, Droit-Volet S. Embodied temporal perception of emotion. *Emotion* 2006; 6(1): 1–9.
- 49 Angrilli A, Cherubini P, Pavese A, Mantredini S. The influence of affective factors on time perception. *Percept Psychophys* 1997; 59(6): 972–982.
- 50 Nicol JR, Tanner J, Clarke K. Perceived duration of emotional events: evidence for a positivity effect in older adults. *Exp Aging Res* 2013; 39(5): 565–578.
- 51 Carstensen LL, Mikels JA. At the intersection of emotion and cognition- Aging and the positivity effect. *Curr Dir Psychol Sci* 2005; 14(3): 117–121.
- 52 Failing M, Theeuwes J. Reward alters the perception of time. *Cognition* 2016; 148: 19–26.
- 53 Tamm M, Uusberg A, Allik J, Kreegipuu K. Emotional modulation of attention affects time perception: evidence from event-related potentials. *Acta Psychol (Amst)* 2014; 149: 148–156.
- 54 Droit-Volet S, Lamotte M, Izaute M. The conscious awareness of time distortions regulates the effect of emotion on the perception of time. *Conscious Cogn* 2015; 38: 155–164.
- 55 Block RA, Gruber RP. Time perception, attention, and memory: a selective review. *Acta Psychol (Amst)* 2014; 149: 129–133.
- 56 Yoo JY, Lee JH. The effects of valence and arousal on time perception in individuals with social anxiety. *Front Psychol* 2015; 6: 1208.
- 57 Petersen SE, Posner MI. The attention system of the human brain: 20 years after. *Annu Rev Neurosci* 2012; 35: 73–89.
- 58 Posner MI, Petersen SE. The attention system of the human

- brain. *Annu Rev Neurosci* 1990; 13: 25–42.
- 59 Leon MI, Shadlen MN. Representation of time by neurons in the posterior parietal cortex of the macaque. *Neuron* 2003; 38(2): 317–327.
- 60 Adhikari BM, Goshorn ES, Lamichhane B, Dhamala M. Temporal-order judgment of audiovisual events involves network activity between parietal and prefrontal cortices. *Brain Connect* 2013; 3(5): 536–545.
- 61 Onoe H, Komori M, Onoe K, Takechi H, Tsukada H, Watanabe Y. Cortical networks recruited for time perception: a monkey positron emission tomography (PET) study. *Neuroimage* 2001; 13(1): 37–45.
- 62 Matell MS, Meck WH, Nicolelis MA. Interval timing and the encoding of signal duration by ensembles of cortical and striatal neurons. *Behav Neurosci* 2003; 117(4): 760–773.
- 63 Macar F, Lejeune H, Bonnet M, Ferrara A, Pouthas V, Vidal F, Maquet P. Activation of the supplementary motor area and of attentional networks during temporal processing. *Exp Brain Res* 2002; 142(4): 475–485.
- 64 Stevens MC, Kiehl KA, Pearlson G, Calhoun VD. Functional neural circuits for mental timekeeping. *Hum Brain Mapp* 2007; 28(5): 394–408.
- 65 Tipples J, Brattan V, Johnston P. Neural bases for individual differences in the subjective experience of short durations (less than 2 seconds). *PLoS One* 2013; 8(1): e54669.
- 66 Agostino PV, Golombek DA, Meck WH. Unwinding the molecular basis of interval and circadian timing. *Front Integr Neurosci* 2011; 5: 64.
- 67 Coull JT, Nobre AC. Dissociating explicit timing from temporal expectation with fMRI. *Curr Opin Neurobiol* 2008; 18(2): 137–144.
- 68 Fiorillo CD, Tobler PN, Schultz W. Discrete coding of reward probability and uncertainty by dopamine neurons. *Science* 2003; 299(5614): 1898–1902.
- 69 Grace AA, Floresco SB, Goto Y, Lodge DJ. Regulation of firing of dopaminergic neurons and control of goal-directed behaviors. *Trends Neurosci* 2007; 30(5): 220–227.
- 70 Macdonald CJ, Cheng RK, Meck WH. Acquisition of “Start” and “Stop” response thresholds in peak-interval timing is differentially sensitive to protein synthesis inhibition in the dorsal and ventral striatum. *Front Integr Neurosci* 2012; 6: 10.
- 71 French SJ, Totterdell S. Hippocampal and prefrontal cortical inputs monosynaptically converge with individual projection neurons of the nucleus accumbens. *J Comp Neurol* 2002; 446(2): 151–165.
- 72 French SJ, Totterdell S. Individual nucleus accumbens-projection neurons receive both basolateral amygdala and ventral subicular afferents in rats. *Neuroscience* 2003; 119(1): 19–31.
- 73 O’Donnell P, Grace AA. Synaptic interactions among excitatory afferents to nucleus accumbens neurons: hippocampal gating of prefrontal cortical input. *J Neurosci* 1995; 15(5): 3622–3639.
- 74 Cheng RK, Tipples J, Narayanan N, Meck WH. Clock speed as a window into dopaminergic control of emotion and time perception. *Timing Time Percept* 2016; 4(1): 99–122.
- 75 Geiger MJ, Neufang S, Stein DJ, Domschke K. Arousal and the attentional network in panic disorder. *Hum Psychopharmacol* 2014; 29(6): 599–603.
- 76 Ramos BP, Arnsten AF. Adrenergic pharmacology and cognition: focus on the prefrontal cortex. *Pharmacol Ther* 2007; 113(3): 523–536.
- 77 Sara SJ, Bouret S. Orienting and reorienting: the locus coeruleus mediates cognition through arousal. *Neuron* 2012; 76(1): 130–141.
- 78 Miller JP, McAuley JD, Pang KC. Effects of the NMDA receptor antagonist MK-801 on short-interval timing in rats. *Behav Neurosci* 2006; 120(1): 162–172.
- 79 Terhune DB, Russo S, Near J, Stagg CJ, Cohen Kadosh R. GABA predicts time perception. *J Neurosci* 2014; 34(12): 4364–4370.
- 80 Barnes SJ, Cheetham CE, Liu Y, Bennett SH, Albieri G, Jorstad AA, Knott GW, Finnerty GT. Delayed and temporally imprecise neurotransmission in reorganizing cortical microcircuits. *J Neurosci* 2015; 35(24): 9024–9037.
- 81 Goel A, Buonomano DV. Timing as an intrinsic property of neural networks: evidence from *in vivo* and *in vitro* experiments. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2014; 369(1637): 20120460.
- 82 Cheng RK, Scott AC, Penney TB, Williams CL, Meck WH. Prenatal-choline supplementation differentially modulates timing of auditory and visual stimuli in aged rats. *Brain Res* 2008; 1237: 167–175.
- 83 Isler H, Solomon S, Spielman AJ, Wittlieb-Verpoort E. Impaired time perception in patients with chronic headache. *Headache* 1987; 27(5): 261–265.
- 84 Zhang J, Wang G, Jiang Y, Dong W, Tian Y, Wang K. The study of time perception in migraineurs. *Headache* 2012; 52(10): 1483–1498.
- 85 Ogden RS, Moore D, Redfern L, McGlone F. The effect of pain and the anticipation of pain on temporal perception: A role for attention and arousal. *Cogn Emot* 2015; 29(5): 910–922.
- 86 Hellstrom C, Carlsson SG. Busy with pain: disorganization in subjective time in experimental pain. *Eur J Pain* 1997; 1(2): 133–139.
- 87 Ratcliffe M. Varieties of temporal experience in depression.

- J Med Philos 2012; 37(2): 114–138.
- 88 Blewett AE. Abnormal subjective time experience in depression. *Br J Psychiatry* 1992; 161: 195–200.
- 89 Gil S, Droit-Volet S. Time perception, depression and sadness. *Behav Processes* 2009; 80(2): 169–176.
- 90 Bschor T, Ising M, Bauer M, Lewitzka U, Skerstupeit M, Muller-Oerlinghausen B, Baethge C. Time experience and time judgment in major depression, mania and healthy subjects. A controlled study of 93 subjects. *Acta Psychiatr Scand* 2004; 109(3): 222–229.
- 91 Thones S, Oberfeld D. Time perception in depression: a meta-analysis. *J Affect Disord* 2015; 175: 359–372.
- 92 Davis RN, Nolen-Hoeksema S. Cognitive inflexibility among ruminators and nonruminators. *Cognit Ther Res* 2000; 24(6): 699–711.
- 93 Price JL, Drevets WC. Neurocircuitry of mood disorders. *Neuropsychopharmacology* 2010; 35(1): 192–216.
- 94 Farrin L, Hull L, Unwin C, Wykes T, David A. Effects of depressed mood on objective and subjective measures of attention. *J Neuropsychiatry Clin Neurosci* 2003; 15(1): 98–104.