



FACULTEIT PSYCHOLOGIE EN
PEDAGOGISCHE WETENSCHAPPEN

Academiejaar 2019-2020
Eerste examenperiode

De rol van complementaire kleurwaarneming bij visuele perceptie: een case studie.

Masterproef II neergelegd tot het behalen van de graad van
master in de psychologie, afstudeerrichting Klinische Psychologie

Promotor: dr. Annick De Paepe

Co-promotor: prof. dr. Veerle De Herdt

19944862

Nele Heiden



DANKWOORD

Ik zou via deze weg mijn promotor dr. Annick De Paepe oprecht willen bedanken, omdat ze mij de kans heeft gegeven dit thésisonderwerp uit te werken en mij daarbij zo actief heeft ondersteund. Ook Prof. dr. Veerle de Herdt wil ik danken om mijn copromotor te willen zijn en mij bij de opzet van het experiment zo constructief te hebben ondersteund. Beiden waren altijd opnieuw bereid om mij te helpen en te woord te staan als ik vragen had, dat apprecieer ik zeer. Mijn vader Dr. Med. Konrad Heiden, Prof. Dr. Med. Peter Heusser en Dr. Med. Johannes Weinzirl hebben mij allen op hun eigen manier geïnspireerd om deze scriptie te schrijven; als voorbeeld of als wegwijzer, wellicht zonder zich daar zelf van bewust van te zijn hebben ze veel voor mij betekend. Rik Vandecasteele zou ik willen bedanken voor het nalezen van mijn teksten op schrijffouten en Jo Brugmans wil ik bedanken voor de financiële steun tijdens mijn studies. Ik zou ook mijn kinderen Meikeminne en Floris Brugmans willen bedanken voor hun geduld met mij in stressvolle scriptietijden en hun lieve woorden op zulke momenten. De kookkunsten van Meikeminne en de spontane huishoudelijke hulp van Floris waren voor mij van onschatbare waarde. Mijn moeder Erika Vandenbroele bedank ik voor de bemoedigende telefoongesprekken, en mijn vriendinnen Irene Betterman, Ruth Rogiers en Isabel Goethals wil ik bedanken omdat ze altijd zo positief waren over deze thesis en het onderwerp dat ik heb gekozen, ze stonden altijd klaar met een koffietje en een luisterend oor, net zoals mijn vriend Jan Borghs, die altijd zo geduldig naar mijn uiteenzettingen luisterde en voor mij eveneens een belangrijke bron van inspiratie en bemoediging was. In de loop van de jaren waarin ik aan deze scriptie heb gewerkt, heb ik mogen ondervinden wat het betekent om een onderwerp zoals visuele perceptie te doorgronden op een wetenschappelijke manier. Voor die ervaring ben ik ontzettend dankbaar, het heeft mij zeer veel bijgebracht en mij op een heel andere manier naar wetenschap en naar de wereld om mij heen leren kijken.

Corona Verklaring Vooraf.

Omwille van de crisissituatie m.b.t. corona kon ik de masterproef niet uitwerken zoals voorzien. Ik had de intentie een controlegroep en twee patiëntengroepen met enerzijds homonieme hemianopsie en anderzijds unilateraal spatiaal neglect te testen op complementaire kleurwaarnemingsprocessen. Aangezien afname van experimenten in het Universitaire Ziekenhuis niet langer mogelijk werd door de coronacrisis, heb ik een casestudie uitgewerkt waarin ik de complementaire kleurwaarnemingsprocessen van een patiënt met symptomen van unilateraal spatiaal neglect heb onderzocht. Ik hoop zo een kwaliteitsvol alternatief te hebben geboden voor de oorspronkelijke opzet

Inhoudstafel

1	Inleiding	p. 1
1.1	Visuele perceptie	p. 1
1.1.1	Kleurwaarneming	p. 2
1.1.1.1	De trichromatische theorie	p. 3
1.1.1.1	De opponent procestheorie	p. 3
1.1.2	Complementaire kleurwaarneming	p. 4
1.1.2.1	Laterale inhibitie	p. 6
1.1.3	Evidentie tegen de opponent procestheorie	p. 8
1.1.4	Aandacht en bewust zijn in relatie tot complementaire kleurnabeelden	p. 13
2	Huidig onderzoek	p. 16
2.1	Motivatie van de huidige studie	p. 16
2.1.1	Unilateraal spatiaal neglect	p. 17
2.2	Doelstelling van de huidige studie	p. 18
3	Methode	p. 21
3.1	Participant	p. 21
3.2	Stimuli en apparatuur	p. 23
3.2.1	Stimuli	p. 23
3.3	Procedure	p. 24
3.4	Metingen	p. 25
3.5	Statistische analyse	p. 26
4	Resultaten	p. 27
4.1	Het effect van de pariëtale hersenschade	p. 27
4.2	Het effect van positie	p. 27
4.3	Het effect van kleur	p. 28
5	Discussie	p. 29
5.1	Interpretatie van de resultaten	p. 29
5.1.1	De rol van de pariëtale cortex	p. 29
5.1.2	Het verband met unilaterale aandachts- en bewustzijnsstoornissen	p. 30
5.1.2.1	Laterale aandachtsprocessen t.g.v. extinctie	p. 30
5.1.2.2	Laterale bewustzijnsprocessen	p. 31
5.1.2.3	Impliciete waarneming	p. 35
5.1.2.4	Expliciete waarneming	p. 37
5.2	Limieten en sterktes van het onderzoek	p. 40
5.3	Suggesties voor verder onderzoek en hun klinische implicaties	p. 43
6.	Algemene conclusie	p. 49
	Referenties	p. 50

Complementaire kleurwaarneming bij visuele perceptie.

“The act of ‘seeing’ seems so effortless that it is difficult to appreciate the vastly sophisticated — and poorly understood — machinery that underlies the process.”

David M. Eagleman, 2001

1 Inleiding

1.1 Visuele perceptie

Omdat mensen zich bewust kunnen worden van de wereld om hen heen, is het nodig dat de zintuigen in aanraking komen met de hen omringende wereld. Wat door de zintuigen wordt doorgegeven aan de hersenen, komt vervolgens als zintuiglijke waarneming terug. Dit is een intrigerend verschijnsel dat onderzoekers tot op heden aanzet tot wetenschappelijk onderzoek.

Wanneer de visuele zintuigen in aanraking komen met de buitenwereld, gebeurt dat in eerste instantie via *distale stimuli*, waarmee de “reële” objecten uit de driedimensionale buitenwereld worden bedoeld. Het totaal van de fysische energie (lichtgolven) dat vervolgens verantwoordelijk is voor het stimuleren van de zintuigreceptoren (Snyder, 2001) en voor het tweedimensionale beeld op de retina (Dawson, 2013) noemt men *proximale stimuli*.

Bij visuele perceptie kan de distale stimulus ver van de waarnemer verwijderd zijn, maar toch als basis dienstdoen voor de proximale stimuli die het visuele systeem bereiken.

Wanneer mensen de omgeving visueel waarnemen, reflecteert een distale stimulus licht in verschillende golflengtes op het oog. In het netvlies van het oog zorgen twee types fotoreceptorcellen - staafreceptoren en kegelreceptoren – ervoor dat de lichtfotonen een proces van neurologische activatie genereren. Via de retinale gangliale cellen wordt info over de relatieve hoeveelheid licht en over de golflengte van dat licht via de oogzenuw naar de visuele associatiecortex gezonden. Deze neurologische processen resulteren in een mentale representatie die het tot stand komen van de bewuste visuele ervaring van de distale stimulus genereert (Fig.1).

De distale stimulus is dus de aanleiding en tevens het resultaat van het hele zintuiglijke proces. Alles wat we via de zintuiglijke waarnemingsprocessen weten over de distale stimuli om ons heen, wordt door 1 of meerdere proximale stimuli veroorzaakt.

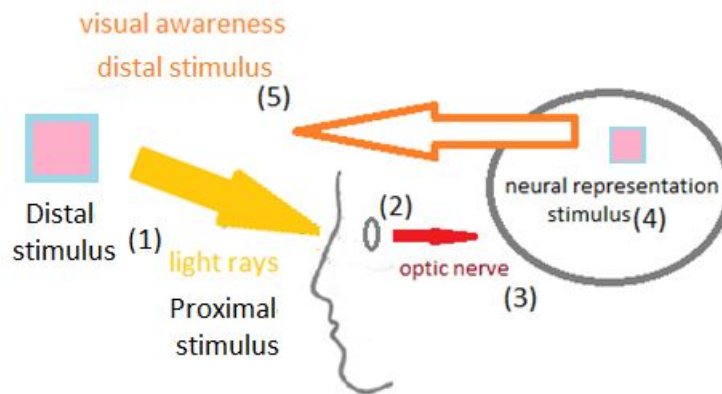


Fig.1

1.1.1 Kleurwaarneming

Kleurperceptie, als onderdeel van visuele perceptie, is het vermogen om verschillen in de spectrale samenstelling van licht waar te nemen als kleuren (Brysbaert, 2011). De spectrale samenstelling van het licht vinden we terug in het kleurenspectrum, dat bestaat uit de kleuren van de regenboog (rood-oranje-geel-groen-blauw-indigo-violet). Licht wordt als lichtgolven, bestaande uit lichtfotonen, omschreven. Deze lichtfotonen worden beschouwd als de proximale stimuli bij visuele perceptie.

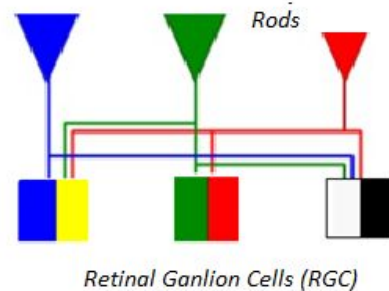
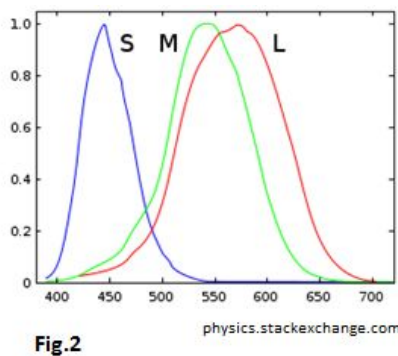
Kleurperceptie is gebaseerd op het feit dat het oog verschillende soorten kegelveceptoren heeft in de retina, die elk voor bepaalde delen van het lichtspectrum gevoelig zijn (Cornsweet, 1970). De excitatiepatronen van deze retinale receptorcellen vormen de basis voor een complexe verdere verwerking. Wanneer alle kegelveceptoren in de retina gelijkmatig worden gestimuleerd, wordt een kleur waargenomen als wit, wanneer geen enkele kegelveceptor door proximale stimuli wordt geraakt, ziet men de kleur als zwart. (Cornsweet, 1970; Brysbaert, 2011).

Veel fMRI-studies hebben aangetoond dat kleurstimuli meerdere gebieden in de hersenen activeren (Hadjikhani, 1998; Hofer, 2005; Field, 2010; Zaidi, 2012). De exacte mechanismen, de locatie en de functie van deze gebieden worden nog steeds onderzocht.

Er zijn twee belangrijke wetenschappelijke theorieën die kleurwaarneming proberen te verklaren: de trichromatische theorie (Hemholtz, 1850), ook bekend als de Young-Helmholtz-theorie, en de opponent processtheorie (Hering, 1878).

1.1.1.1 De trichromatische theorie

De trichromatische of Young-Helmholtz-theorie (Hemholtz, 1850) werd door Hermann von Helmholtz ontwikkeld en is gebaseerd op een visie die voor het eerst in 1801 werd geformuleerd door Thomas Young, in een voordracht waarin hij de zogenaamde “driekleurentheorie van het zien” voorstelde (Young, 1802). Young baseerde zich op de lichttheorie van Isaac Newton (Newton, 1704) en meende oorspronkelijk dat drie primaire kleuren (blauw/groen/rood) overeenkwamen met drie soorten receptorkegels in de retina. Dit bleek niet helemaal te kloppen en Gunnar Svaetichin paste de theorie in 1956 aan (Svaetichin, 1956) door de drie kleuren te vervangen door drie soorten golflengten van licht (L/M/S) die interageren met de drie soorten kegels in ons netvlies: een lange, gemiddelde en korte golflengte (Fig.2).



In diezelfde periode waarin Young zijn trichromatische theorie formuleerde, publiceerde ook J.W. Goethe een kleurentheorie die een uitbreiding van de Newtoniaanse kleurenleer beschreef (Goethe, 1810). Deze theorie werd opvallend genoeg nooit door de wetenschap opgepikt. De trichromatische theorie daarentegen werd in 1983 als fysiologisch gevalideerd beschouwd doordat microspectro-photopische gegevens uit individuele kegelreceptoren konden worden afgelezen (Dartnall, 1983).

1.1.1.2 De opponent procestheorie

Terwijl de trichromatische theorie (Hemholtz, 1850) definieert hoe de retina het visuele systeem in staat stelt licht van verschillende golflengtes te detecteren met drie soorten kegels, zal de opponent procestheorie proberen te duiden hoe informatie vervolgens verder wordt verwerkt.

De opponent procestheorie is door E. Hering in 1878 als “Gegenfarbtheorie” geformuleerd en bijna 80 jaar later verder ontwikkeld als de opponent procestheorie (Hurvich & Jameson, 1956). In 1966 werd ook deze theorie door fysiologisch onderzoek verder bevestigd (De Valois, 1966).

De opponent procestheorie beweert dat de signalen uit de drie types kegelmreceptoren op hun weg van de retina naar de hersenen worden gehercodeerd in drie kanalen met opponente processen (Hering, 1878). Eén kanaal is verantwoordelijk voor de gewaarwording van geel versus blauw, een tweede kanaal is verantwoordelijk voor het opponente kleurenpaar rood en groen, en een derde kanaal codeert voor zwart versus wit (Fig. 3A). Alle perceptueel waar te nemen kleuren ontstaan uit een combinatie van deze vier – primaire, los van elkaar staande - kleuren (geel, blauw, rood en groen). Deze theorie is gebaseerd op de assumptie dat oranje bestaat uit rood en geel, dat paars bestaat uit rood en blauw, maar dat groen een unieke tint is die niet bestaat uit blauw en geel. Er kan telkens slechts één kleur van een kleurenpaar als op zichzelf staande kleur worden waargenomen, een mengeling van beide (geelachtig blauw, groenachtig rood) bestaat volgens deze theorie niet als een kleur op zich.

De werking van de 3 kanalen berust op een antagonistisch mechanisme van neuronen in de retina en in de laterale geniculate nucleus (De Valois, 1975; Ritschel & Eisemann; 2012). Activering van één lid van het paar remt de activiteit in het ernaast gelegen andere lid.

Dit laterale inhibitiemechanisme is niet enkel werkzaam in het oog zelf, maar van toepassing op verschillende niveaus van het zenuwstelsel (Fig. 3B in de appendix). Eenmaal voorbij het netvlies verandert de aard van de cellen, maar deze reageren op dezelfde antagonistische wijze (De Valois, 1975; Bakshi, 2017) waarbij twee naburige neuronengroepen in de hersenen complementair samenwerken met elkaar. Dit complementaire principe vinden we bij visuele perceptie voortdurend terug in de fysiologische structuren. Pridmore omschrijft het als volgt: *“Complementarism evidently structures much of the visual process. Its physiology is evident in complementarism of cones, and opponent single cells in retina, LGN, and cortex.”* (Pridmore, 2011).

1.1.2 Complementaire kleurwaarneming.

“To every color, without exception, whatever may be its hue or shade, or however it may be compounded, there is another in perfect harmony to it, which is its complement, and may be said to be its companion.”

Benjamin Thompson, Count Rumford (1793)

Een verschijnsel dat de kleurwaarnemingen altijd begeleidt (Wheatstone, 1838; Stein, 1921; Daw, 1962), zijn de complementaire kleurwaarnemingen (afterimages) die ontstaan wanneer men - na het oog een poosje op een bepaalde kleur te hebben gefixeerd - de blik richt op een andere achtergrond. Men zal dan de complementaire kleur als nabeeld zien verschijnen.

Wanneer mensen bijvoorbeeld 20 seconden naar een rood oppervlak staren en vervolgens wegstaren naar een witte achtergrond, zullen ze een cyaanachtig-groene kleur waarnemen die zich als nabeeld

presenteert. Omgekeerd, wanneer men 20 seconden naar een cyaanachtig-groen oppervlak staart en vervolgens wegstareert naar een wit veld, zal men een roodachtige kleur waarnemen die zich als nabeeld presenteert. (Fig. 4 in de appendix)

De trichromatische theorie (Hemholtz, 1924) kan dit verschijnsel niet verklaren. Hering had in 1878 reeds bemerkt dat enige tijd staren naar een blauw vlak een geelachtig nabeeld produceert (Hering, 1878). De info van de kegereceptoren die in de hersenen aankomt, krijgt volgens hem - en volgens de opponent procestheorie - te maken met het principe van laterale inhibitie. Laterale inhibitie is een vorm van complementarisme waarbij - vanuit een antagonistisch werkingsmechanisme - de prikkeling van een zenuwcel leidt tot onderdrukking of inhibitie van een zenuwcel die ernaast ligt.

Hurvich en Jameson brachten in 1956 kwantitatief in kaart hoe de neurale cellen die geactiveerd worden door licht van een lange golflengte, worden geremd door licht van een middellange golflengte (of vice versa) en hoe cellen die actief worden door licht van een korte golflengte, worden geremd door licht van een lange en middellange golflengte (Hurvich & Jameson, 1956).

De opponent procestheorie gaat uit van de "photopigment bleaching hypothesis", die stelt dat het activiteitsniveau van een lid van het kleurenpaar in de retina zal afnemen wanneer het "vermoeid" raakt na een periode van excitatie. Dat zal de remming van het corresponderende paarlid verminderen, waardoor zijn activiteitsniveau, en dat van de daarmee corresponderende complementaire neuronen in de visuele hersengebieden, worden verhoogd. Deze activiteit - die voordien werd onderdrukt door excitatie van nu "vermoeide" laterale zenuwcellen - resulteert in het waarnemen van de complementaire kleur (Brindley, 1963; Gordon, 1991; Mcpherson & Platchias, 2013).

Concreet betekent dit dat wanneer men gedurende een tijdje naar bijvoorbeeld een rood oppervlak kijkt, de rode component van het proces uitgeput zal worden. De groene component blijft ongewijzigd, want hij wordt niet gestimuleerd. Wanneer men de ogen vervolgens op een wit oppervlak richt, zullen de beide componenten van het rood-groene systeem gestimuleerd worden, aangezien wit licht alles stimuleert. Omdat het rode systeem "vermoeid" is, kan het niet even sterk reageren als het groene systeem en zal de balans van het opponente paar overhellen naar een - aan rood complementair - groen, zodat je een groen nabeeld krijgt.

Deze theorie gaat er dus van uit dat de activatie van neuronen, die aan de basis liggen van het waarnemen van een complementair nabeeld groen, dezelfde neurale activiteit omvat die de basis kan zijn van het waarnemen van een zintuigelijk waarneembare kleur groen.

Hetzelfde principe vinden we terug bij de waterval-illusie die, net als de complementaire kleurwaarneming, reeds door Aristoteles werd opgemerkt (Wade, 1998). Staart men een tijdje naar een waterval en wendt men dan de blik af naar een naburige rotsformatie, dan zullen de rotsen bewegend en "opstijgend" lijken, bij wijze van complementair nabeeld van de "afdalende waterval". Deze bewegingsnabeelden zijn het gevolg van een opponent neurale werkingsmechanisme, waarbij

twee neurale velden met een center-surround gebied elkaar in balans houden, en waar gedurende een korte periode een deel van de neuronen de overhand krijgt op de “vermoeide”, ongevoelig geworden naburige receptoren, en daardoor het nabeeld veroorzaken (Sutherland, 1961; Brown, 1965).

Het beschouwen van complementaire kleur- en bewegingsnabeelden als gevolg van desensitatieprocessen bij laterale inhibitie is tot op heden de meest populaire manier om complementaire nabeelden te verklaren (Palmer, 1999; Purves & Beau Lotto, 2002; Goldstein, 2010).

1.1.2.1 Laterale inhibitie

In 1865 ontdekte Ernst Mach dat daar waar een overgang wordt gemaakt tussen heldere en donkere vlakken in het visuele veld, er een illusoire (lichte of donkere) band zichtbaar wordt die men het Macheffect noemt (Ratliff, 1970). Vijf jaar later las Ludimar Hermann een boek dat een reeks cijfers bevatte die gerangschikt waren in een rooster. Tussen de figuren merkte hij grijze vlekken op, die verdwenen toen hij er met aandacht naar keek (Hermann, 1870). Door beide ontdekkingen ontstond één van de eerste neurale theorieën: de laterale inhibitietheorie (Baumgartner, 1960).

Zoals hierboven reeds vermeld m.b.t. complementaire kleurwaarneming (1.1.2.), blijken neurale vergelijkingsprocessen tussen stimuli en stimuli van naburige regio's in het visuele veld een invloed te hebben op de visuele waarneming (Maffei, 1976; Allman, 1985).

Het mechanisme waarbij de prikkeling van een zenuwcel leidt tot onderdrukking of inhibitie van een zenuwcel die ernaast ligt, wordt beschouwd als een systeem dat helpt om twee prikkels van elkaar te onderscheiden. Het contrast verbeteren, zoals bij de Machbanden gebeurt (Fig. 5 in de appendix), helpt over het algemeen de waarneming te verbeteren, zoals wanneer je zwarte letters leest op een wit blad. Laterale inhibitie zorgt ervoor dat wat naast de zwarte letters ligt, zeker wordt gepercipieerd als 'niet zwart'. Eventueel verloop tussen twee vlakken met een groot contrast (zoals de zwarte letters op een witte achtergrond) wordt zo uitgeschakeld, waardoor het onderscheid tussen de vlakken duidelijker te zien is.

In sommige gevallen genereert laterale inhibitie illusoire waarnemingen (Eagleman, 2001), zoals bij het reeds genoemde Macheffect, waar de gepercipieerde helderheid verschilt van de reële helderheid (Fig. 5 in de appendix). In de Zollnerillusie (Fig. 6 in de appendix) lijken de lange parallelle lijnen scheef te staan doordat laterale interacties de oriëntatiecontrasten verhogen, waardoor de hoek, die ontstaat tussen de lange en korte lijnen, groter lijkt dan hij is (Fermüller, 2004).

Visuele illusie-effecten bemerk je ook bij het reeds vernoemde raster van Herman (Fig. 7A in de appendix). In deze visuele illusie worden de kruispunten allemaal omgeven door vier witte lijnen. Het midden van zo een kruispunt wordt sterk geïnhibeerd. Waar het eigenlijk wit is, lijkt er een zwarte stip te zijn, want het wordt gepercipieerd als 'niet wit'. Interessant is echter dat, wanneer men de aandacht op een kruispunt richt en de visuele focus erheen verlegt, men dan gewoon wit zal waarnemen en de illusie

zal verdwijnen. Laterale inhibitie doet zich voor op de plaats waar men zich niet op concentreert (in de ooghoeken), zoals bijvoorbeeld het wit tussen de letters wanneer men zich op de letters focust. Aandacht, de focus richten op een locatie - zodat de neuronen in de fovea, en niet deze in de ooghoeken gaan vuren - zorgt ervoor dat de inhiberende reacties - zoals de zwarte vlekken in het Raster van Herman - verdwijnen (Spillmann, 1994).

Bij visuele perceptie speelt laterale inhibitie niet enkel een rol m.b.t. heldere/donkere vlakken (Fig. 5 en Fig. 7A in de appendix) en m.b.t. oriëntatie (Fig. 6 in de appendix), maar zoals reeds vermeld ook m.b.t. kleur. Bij simultaan kleurcontrast zien we dat de kleur van de achtergrond de waarneming van een stimulus op de voorgrond beïnvloedt (Rossi, 1999). Bij het zien van een kleur roepen onze ogen tegelijkertijd de complementaire kleur op (simultaancontrast). Deze beïnvloedt daardoor de waarneming van de stimulus (Eagleman, 2001). Zo zal een grijze stip op een gele achtergrond er anders uitzien dan een grijze stip op een blauwe achtergrond (Fig. 7B in de appendix).

Men kan, zoals hierboven reeds vernoemd, de complementaire kleur ook waarnemen op een witte achtergrond na een korte adaptatietijd (Wheatstone, 1838; Stein, 1921; Daw, 1962).

De complementaire kleurwaarnemingsprocessen treden op, simultaan aan kleurwaarneming, als gevolg van neurale vergelijkingsprocessen tussen stimuli en stimuli van naburige regio's in het visuele veld. De wederzijdse neurale interacties bepalen vervolgens de kleurwaarneming (Eagleman, 2001).

Dit is ook door fysiologische registraties aangetoond: wanneer bv. het receptieve veld van een V1-cel in de occipitale visuele cortex met een grijs licht is bedekt en men verandert de omgevingscondities, dan zal het vuren van die cel ook veranderen consistent aan de bevindingen van simultaan contrast. Men gaat daarbij uit van laterale inhibitie, waardoor naburige receptorenpopulaties met elkaar opponent neurologische reacties - excitatie versus inhibitie- vertonen (Rossi, 1999).

Complementaire nabeelden worden vanuit de opponent procestheorie (Hurvich & Jameson, 1956), net als de hierboven beschreven visuele illusies (Eagleman, 2001) (Fig. 4-8 in de appendix) aan retinale laterale inhibitiemechanismen toegeschreven.

We vinden het principe van laterale inhibitie interessanterwijze ook terug bij olfactorische en auditieve zintuiglijke waarnemingsprocessen en bij nociceptie. Ook hier wordt het beschouwd als een mechanisme dat ons helpt om twee prikkels van elkaar te onderscheiden en waaraan de uitputting van één der neurale subpopulaties van een antagonistisch werkende populatie neuronen, ten grondslag ligt (Yantis, 2014).

1.1.3 Evidentie tegen de opponent procestheorie.

De opponent procestheorie kan binnen dit onderzoeksdomein als vertegenwoordiger van de belangrijkste visie m.b.t. complementaire kleurnabeelden worden beschouwd (Palmer, 1999; Purves & Beau Lotto, 2002; Goldstein, 2010). Dit wellicht bij gebrek aan een alternatieve verklaring, want er is bij onderzoekers ook controverse over de vraag of de opponent procestheorie de beste manier is om de complementaire kleurwaarneming te verklaren. Ondanks de vroege fysiologische ondersteuning (Hurvich & Jameson, 1956) voor het neurale mechanisme van laterale inhibitie, blijft het de vraag of de vermoeidheid (photopigment bleaching) van neurale populaties een correcte verklaring voor complementaire nawerkingen zijn.

In 1965 werd met de McCoulogh-illusie (McCoulough, 1965) een nabeeldeffect van complementaire kleuren aangetoond (Fig. 9 in de appendix) dat dagen kon blijven duren, waaraan een vermoeidheidsproces dus moeilijk ten gronde kon liggen (Jones, 1975).

De vanzelfsprekendheid waarmee de opponente kanalen rood-groen, blauw-geel en zwart-wit worden beschouwd als elkaars complementaire kleuren, is ook vanuit de geschiedenis te begrijpen. Valberg (Valberg, 2001) herinnert eraan dat het in de tijd van Hering gebruikelijk was bij neurofysiologen om kleurtermen te gebruiken bij het verwijzen naar de activiteit van antagonistische cellen ('red-ON-cellen', 'green-OFF-cellen'). De ontdekking van en vreugde over de antagonistische reactie van de cellen zorgde er volgens hem voor dat een nauwkeurige waarneming van iedere unieke (complementaire) kleurverschijning daarbij werd verwaarloosd. Hij wees er, net als andere onderzoekers, op dat het één op één koppelen van een kleur en zijn complementaire nabeeld aan een rechtstreekse neurale complementaire opponent nooit was aangetoond (Webster, 2000; Wuerger, 2005; Byrne & Hilbert, 2003; Churchland, 2005; Goldstein, 2010; Macperson & Platchias, 2016).

In 1955 reeds hadden Wilson & Brocklebank geprobeerd een één op één relatie tussen kleuren en hun complementaire nabeeld aan te tonen (Wilson & Brocklebank, 1955). Zij legden hun participanten kleuren voor uit een kleurenstaal, bestaande uit 120 verschillende kleuren. Na 15 à 20 seconden adaptatie aan een kleur, moesten zij uit datzelfde kleurenstaal een kleur kiezen die overeenkwam met het complementaire nabeeld dat zich vormde. De met elkaar corresponderende kleuren werden geplot op het CIE-chromaticiteitsdiagram*.

Niet alle kleuren konden worden gematcht aan een tegenkleur uit het kleurenstaal. Mepean trachtte in 2017 de kleuren die via matching met een kleurenstaal (Wilson & Brocklebank, 1955) niet konden

** De CIE Color Space is in 1931 door The International Commission on Illumination ontwikkeld als hulpmiddel om kleuren te definiëren via kwantitatieve verbanden die men legt tussen twee parameters X en Y: de golflengten in het zichtbare spectrum enerzijds en door proefpersonen fysiologisch waargenomen kleuren anderzijds.*

worden gelinkt aan een complementaire kleur, alsnog aan een vaste corresponderende kleur te koppelen. Hij liet de participanten het waargenomen nabeeld verbaal beschrijven, zodat ook deze nabeeldkleuren konden worden geplot op het CIE-chromaticiteitsdiagram (Mepean, 2017). Men vond daarbij systematisch kleurenpaaren terug die volgens de opponent procestheorie onbestaande zouden moeten zijn (geelachtig blauw, groenachtig rood).

Pridmore ontdekte in 2011 dat de neuronen die in de wetenschappelijke literatuur (tot op vandaag) systematisch als antagonistische rood-groene cellen worden gerapporteerd in feite coderen voor rood-cyaan. Hij rapporteerde ook groen-magenta cellen te hebben ontdekt in het netvlies en de primaire visuele verwerkingsgebieden (in plaats van groen-rood). Het antagonistische werkingsmechanisme geldt dus volgens Pridmore voor complementaire kleuren (rood-cyaan) in plaats van voor opponente kleuren (rood-groen). Hij voerde aan dat de opponente procestheorie in feite “complementaire procestheorie” had moeten heten (Pridmore, 2011).

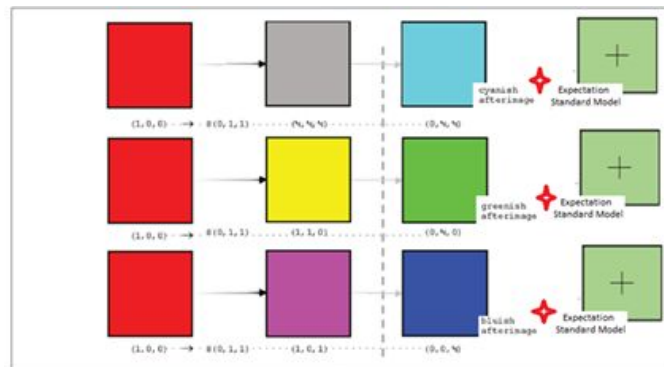
Hoewel verschillende neurale verklaringenmodellen worden gesuggereerd voor een dergelijke opponente een-op-eenverwerking (Hofer, 2005; Field, 2010), is de exacte plaats van de gesuggereerde adaptatieprocessen en hun nabeeld als gevolg daarvan in de hersenen nog niet gevonden.

Veel onderzoek werd op dieren uitgevoerd (Derrington, 1984), maar in 1998 ontdekten onderzoekers dat mensen een tot dan toe ongekend V8-gebied bezitten dat van dieren verschilt qua neurologische reacties op kleurwaarneming. Dit V8-gebied bevat per hemisfeer een representatie van het contralaterale visuele veld en zal net als de daarnaast liggende en aan kleurverwerking toegewezen V4-gebieden actief worden bij kleurperceptie en bij het waarnemen van complementaire kleuren (Hadjikhani, 1998).

In 2017 wees onderzoek uit dat complementaire kleurwaarnemingsprocessen meer dan mentale epifenomenen van kleuradaptatie moesten zijn, aangezien de achtergrond waarop een complementaire kleur wordt waargenomen, meebepalend bleek te zijn voor de complementaire kleur die wordt waargenomen (Manzotti, 2017). Indien men een distale stimulus als rood percipieert, zou volgens de opponent procestheorie de rode component van het rood-groene kanaal uitgeput worden, waardoor de groene component de overhand krijgt (Hering, 1878). Manzotti toonde aan dat het ingewikkelder is dan dat. Wanneer men een distale stimulus als rood percipieert, en na adaptatie de ogen vervolgens op een grijs oppervlak richt, krijgt men een lichtblauw nabeeld. Bij het richten van de blik op een paarse achtergrond wordt het nabeeld donkerblauw. De opponent procestheorie voorspelt dat een distale stimulus altijd in dezelfde complementaire kleuren resulteert, ongeacht op welke achtergrond deze wordt waargenomen (Hurvich & Jameson, 1956). Dit eenvoudige experiment toonde aan dat niet enkel de distale stimulus oorzaak is van de complementaire nabeelden, maar dat ook de

achtergrond waarop de complementaire kleurnabeelden vervolgens worden waargenomen, een cruciale rol speelt voor het waarnemen van complementaire kleuren (Fig. 10A).

De participanten rapporteerden altijd complementaire kleuren die een subset waren van de achtergrondkleur waarop ze werden geprojecteerd (Manzotti, 2017).



Given the same stimulus—for example, red—different backgrounds lead to one afterimage different colors (cyan, green, and blue).

Fig. 10 A

Dit onderzoek toont aan dat niet enkel de inductiestimulus de waarneming van een complementair kleurnabeeld voorspelt, ook de achtergrond waarop het nabeeld wordt waargenomen, beïnvloedt de voorspelling (Manzotti, 2017).

Indien complementaire kleurwaarnemingen enkel de perceptie van illusoire mentale kleurnabeelden als gevolg van een lateraal inhibitiemechanisme zouden zijn (Hurvich & Jameson, 1956), dan zou het resultaat van dit experiment betekenen dat de verschijningsvorm van een mentaal (na)beeld bijkomend beïnvloed kan worden door de uiterlijke omgeving (de achtergrond waarop men de complementaire kleur waarneemt).

Indien men ervan uitgaat dat het onaannemelijk is dat mentale beelden rechtstreeks door de externe omgeving beïnvloed kunnen worden, moet men besluiten dat complementaire nabeelden geen louter mentale illusies kunnen zijn.

Dit blijkt mogelijks ook uit volgend recent onderzoek, waaruit blijkt dat complementaire nabeelden zélf onderhevig zijn aan de effecten van een illusie. Qian toonde aan dat de Ponzo-illusie, waarbij twee even lange lijnen ten onrechte als niet even lang worden gepercipieerd, ook van toepassing is op nabeelden. Participanten kregen twee even lange horizontale lijnen aangeboden als inductiestimulus voor een complementair nabeeld (Fig. 10B). Vervolgens dienden zij een complementair kleurnabeeld waar te nemen op een achtergrond waarop een driehoek was getekend. Indien het nabeeld op de driehoek werd waargenomen, dan percipieerden de participanten de twee complementaire nabeeldlijnen als verschillend in lengte.

Doordat de figuur op de achtergrond de Ponzo-illusie induceerde, werd de onderste lijn als korter gepercipieerd. Ook hier was het complementair nabeeld afhankelijk van de achtergrond waarop het werd waargenomen (Qian, 2016).

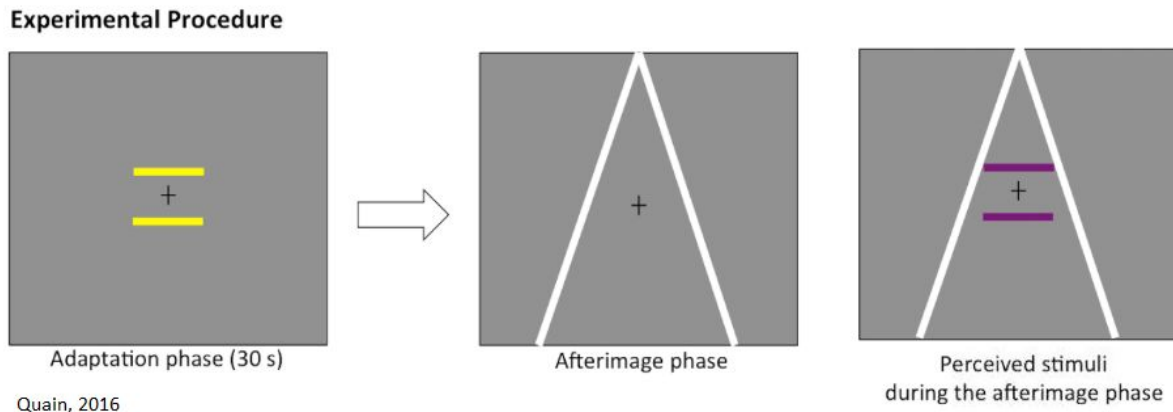


Fig. 10 B

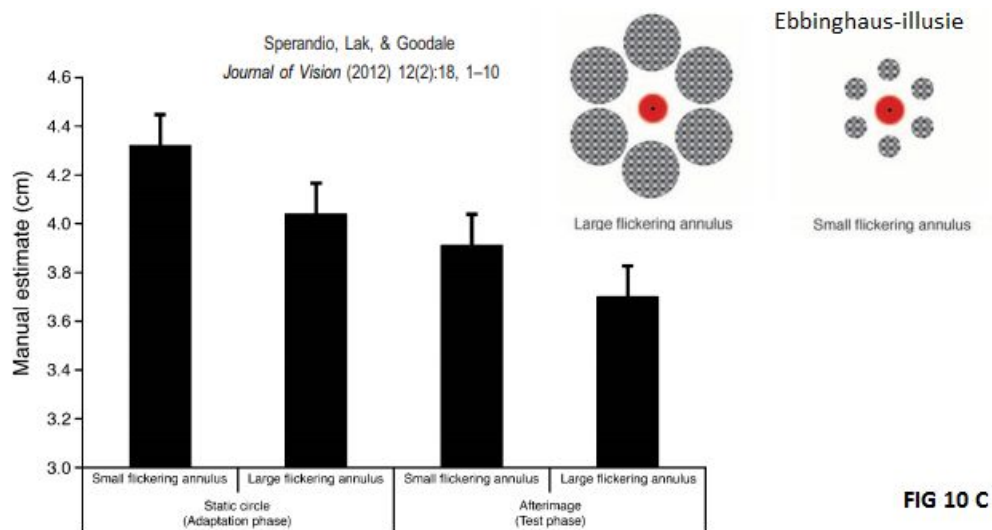
De waargenomen grootte van een complementair nabeeld wordt volgens Qian gemoduleerd door feedback over dieptegegevens vanuit een hogere visuele cortex. (Qian, 2016).

Ook Sperandio, Lak en Goodale (Sperandio, 2012) toonden aan dat niet enkel stimulus-objectgerelateerde referentiekaders een rol spelen, maar dat ook spatiale, contextuele referentiekaders de perceptie van een nabeeld beïnvloeden.

Traditioneel werd aangenomen dat de grootte van een complementair nabeeld beantwoordt aan de wet van Emmert (1881), die stelt dat veranderingen in de waargenomen grootte van een nabeeld bepaald worden door de afstand tot het oppervlak waarop het nabeeld wordt waargenomen: achtergrond veraf = groot nabeeld, achtergrond dichtbij = klein nabeeld. Maar de grootte van een complementair nabeeld van een stimulus blijkt daarnaast ook onderhevig te zijn aan de contextinvloeden die de inductiestimulus ondergaat (Sperandio, 2012). Wanneer een stimulus, zoals een rode bol, wordt omringd door zwarte bollen, dan percipieert men de grootte van rode bol anders naargelang de zwarte bollen groot/klein zijn. Dit noemt men de Ebbinghaus-illusie, die net als bovengenoemde visuele illusies (Fig. 4-9 in de appendix) wordt toegeschreven aan een neurale lateraal inhibitiemechanisme (Ganz, 1966).

Sperandio maakte gebruik van deze illusie in het volgende experiment: hij gebruikte een statische rode bol omgeven door zeer snel flikkerende zwarte grote of kleine bollen. Omwille van de snelle flikkering werd geen retinaal beeld en geen complementair nabeeld waargenomen van de zwarte bollen. Enkel van de rode inductiestimulus werd een nabeeld waargenomen.

De grootte van dit nabeeld bleek afhankelijk van de context, van de zwarte bollen die de rode inductiestimulus omgaven. De Ebbinghaus-illusie was dus van kracht op het nabeeld, ondanks het feit dat het retinale beeld onveranderd bleef (Fig. 10C).



Dat de omringende zwarte bollen een invloed vertonen op het nabeeld, ondanks het feit dat op de retina enkel het beeld ontstond van de rode bol, suggereert dat laterale inhibitie op het niveau van de retina niet als onderliggend proces kan worden beschouwd voor de illusie-effecten bij waarneming van het nabeeld (Sperandio, 2012).

Zoals hierboven reeds vermeld (Fig. 4-9 in de appendix), blijken neurale vergelijkingsprocessen - tussen stimuli en stimuli van naburige regio's in het visuele veld - een invloed te hebben op de visuele waarneming van distale stimuli (Maffei, 1976; Allman, 1985).

Daardoor nemen we visuele illusies (Eagleman, 2001) en complementaire kleurnabeelden (Hurvich & Jameson, 1956) waar.

In de opponent procestheorie worden deze wederzijdse interacties in het neurale beeld als een onderliggend mechanisme beschouwd, dat zowel bij de waarneming van een distale stimulus, alsook bij de waarneming van een complementair nabeeld, actief is. Men gaat ervan uit dat dezelfde neurale activiteit - o.a. als gevolg van laterale inhibitieprocessen op het niveau van de retina - in het ene geval in het waarnemen van een kleur in de buitenwereld (bv. rood) resulteert en in het andere geval in het waarnemen van een mentaal complementair nabeeld (bv. groen) (Hurvich & Jameson, 1956).

Qian toonde aan dat de waarneming van een distale stimulus en de waarneming van een complementair nabeeld beide aan visuele illusies onderhevig zijn (Qian, 2016), maar Sperandio liet zien dat aan beide wellicht niet exact dezelfde processen ten grondslag liggen, aangezien laterale

inhibitie op het niveau van de retina niet als onderliggend proces kan worden beschouwd voor de illusie-effecten bij de waarneming van een nabeeld (Sperandio, 2012).

Dat het waarnemen van een distale stimulus in de ons omgevende driedimensionale omgeving niet aan dezelfde fysiologische processen onderhevig hoeft te zijn als het waarnemen van een tweedimensionaal complementair nabeeld, blijkt ook uit het feit dat de intensiteit van de kleurwaarneming bij complementaire kleurnabeelden beïnvloed wordt door semantische (geheugen)informatie (Lupyan, 2015). De complementaire kleurnabeelden van objecten met intrinsieke kleuren (bv. een oranje pompoen) leiden tot sterkere nabeelden dan adaptatie aan willekeurig ingekleurde inductiestimuli (bv. een oranje auto). Aanzienlijk sterkere nabeelden werden ook gerapporteerd bij scènes die elementen met intrinsieke kleuren bevatten (bv. gras/lucht) dan bij scènes waar de elementen arbitraire kleuren bevatten (boeken).

Kortom, bij het waarnemen van complementaire kleuren speelt niet enkel informatie over de stimulus (Brindley, 1963; Gordon, 1991; Mcpherson & Platchias, 2013) een rol zoals de opponent procestheorie rapporteert. Ook de context (Sperandio, 2012) en betekenisverlening (Lupyan, 2015) van de stimulus spelen een rol, evenals de achtergrond waarop een complementair nabeeld wordt waargenomen (Qian, 2016; Manzotti, 2017).

De tot voor kort aangenomen these - die vanuit de opponent procestheorie complementaire nabeelden uitsluitend toewijst aan activiteit in de retina en V1-gebieden van de occipitale cortex (De Valois, 1975; Rossi, 1999; Ritschel & Eisemann, 2012) - zou kunnen worden aangevuld met de bovenstaande bevindingen die lijken aan te tonen dat bij complementaire kleurnabeelden ook andere en hogere corticale processen een rol spelen. Deze hogere corticale processen werden ook door neurofysiologisch onderzoek reeds gesuggereerd (Zaidi, 2012).

Ze tonen zich mogelijk ook in de rol die aandacht en bewustzijnsprocessen lijken te spelen bij complementaire kleurwaarneming.

1.1.4 Aandacht en bewustzijn in relatie tot complementaire kleurnabeelden

Complementaire kleurnabeelden worden vaak gebruikt in wetenschappelijk onderzoek om (de relatie tussen) aandacht en bewustzijnsprocessen beter te leren begrijpen (Tsuchiya & Koch, 2005; Baijal, 2009).

We weten dat complementaire kleurwaarnemingsprocessen correleren met aandacht en bewustzijnsprocessen (Van Boxel, 2010; Ito, 2012).

Niet enkel de hoeveelheid en het soort aandacht dat men besteedt aan een stimulus beïnvloeden de verschijningsvorm van complementaire nabeelden (Baijal, 2009; Boxel, 2010; Ito, 2012), ook het zich al dan niet expliciet bewust zijn van een stimulus speelt een rol.

Met het concept *bewustzijn* bedoelen onderzoekers in dit vakgebied het 'zich expliciet bewust zijn van' (een stimulus) waarmee men doelt op 'het expliciet zichtbaar zijn van' (een stimulus) (Van Boxel, 2010). In andere vakgebieden wordt met bewustzijn het "bij bewustzijn zijn" (en niet in coma bv.) gedefinieerd, maar dat is in deze studie niet het geval. Hier wordt met het concept bewustzijnsprocessen op processen gewezen die (het zich) expliciet bewust zijn van de externe omgeving bewerkstelligen.

Wanneer men stimuli uit de omgeving waarneemt, kan dit op een expliciete of impliciete manier gebeuren.

Een expliciete waarneming gebeurt met een expliciet bewustzijn, wat impliceert dat men informatie opslaat in het expliciete (declaratieve) geheugen, dat verantwoordelijk is voor de bewuste herinneringen die men kan verwoorden, zoals feitelijke kennis van de omgeving of herinneringen uit de persoonlijke biografie. Informatie die a.h.w. vergaard is met medeweten van het individu (Driver, 2001).

Bij impliciete waarneming vergaart men kennis met een impliciet bewustzijn. D.w.z. zonder dat men zich ervan bewust is dat men deze kennis heeft opgenomen in het impliciete (niet-declaratieve) geheugen, zoals het geval kan zijn bij priming, waarbij een stimulus wordt weggenomen uit het bewustzijn door bv. interoculaire suppressie. De perceptuele zichtbaarheid wordt gemoduleerd door de inductiestimulus te vergezellen van een snel flikkerende en roterende cue met hoog contrast in het oog, contralateraal ten opzichte van de inductiestimulus.

Wanneer een expliciete stimulus op deze wijze impliciet wordt gemaakt in een experimentele setting, verminderen de duur en sterkte van een complementair nabeeld. (Gilroy & Blake, 2005; Tsuchiya & Koch, 2005).

Dat aandacht en bewustzijn twee van elkaar te onderscheiden processen zijn m.b.t. complementaire kleurwaarnemingsprocessen, werd aangetoond in een studie van Van Boxel (2010).

Aandacht en het zich expliciet bewust zijn van de stimulus werden onafhankelijk van elkaar gemanipuleerd gedurende de adaptatiefase aan een stimulus. De effecten van de manipulaties werden gemeten m.b.t. de perceptie van de complementaire nabeelden.

Er moest een bepaalde taak worden uitgevoerd die veel of weinig aandacht vroeg m.b.t. de stimulus die nadien de complementaire kleur zou oproepen.

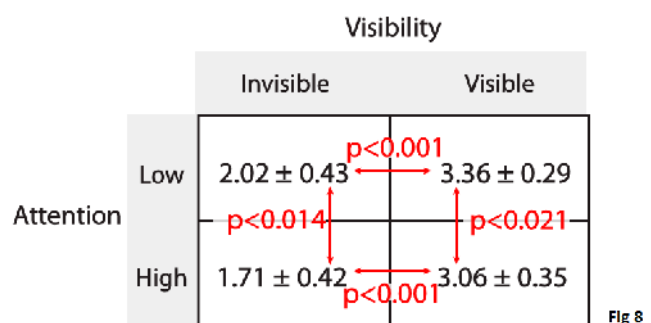
Een hogere mate van aandachtsverlening werd opgewekt door de proefpersonen de waargenomen inductiestimuli te laten beschrijven. Een lagere aandachtsconditie werd gecreëerd door het werkgeheugen te belasten met een taak (het tellen van stimuli in een RSVP-taak) en daardoor afleiding van de inductiestimulus te genereren.

De bewuste zichtbaarheid van de stimulus werd gemanipuleerd (onafhankelijk van de aandachtsmanipulatie) door een interoculaire suppressie (Tsuchiya & Koch, 2005), die zorgde voor een volledige onzichtbaarheid van de stimulus die het complementaire nabeeld induceerde. Men gebruikte een 2 x 2-design (hoge aandacht/zichtbaar - lage aandacht/zichtbaar - hoge aandacht/onzichtbaar – lage aandacht/onzichtbaar).

De uitkomst van het onderzoek toonde aan dat de zichtbaarheid van de nabeelden in de hoge aandachtsconditie van kortere duur was dan wanneer men werd afgeleid van de inductiestimulus door belasting van het werkgeheugen.

Daarnaast toonden de resultaten dat de inductiestimuli die met een expliciet bewustzijn werden waargenomen, langere zichtbaarheid van de complementaire nabeelden teweegbrachten dan de stimuli die impliciet werden waargenomen na interoculaire suppressie (Fig. 8).

De aandacht afleiden van de inductiestimulus leidt hier tot meer langdurig zichtbare nabeelden dan wanneer men aandacht verleent aan de stimulus. De stimulus volledig uit het visuele veld en bewustzijn verbannen door interoculaire suppressie leidt tot minder langdurig waarneembare nabeelden dan een expliciete (zichtbare) inductiestimulus (Van Boxel, 2010).



2 Huidig onderzoek

2.1 Motivatie van de huidige studie

Bij complementaire kleurwaarnemingsprocessen is niet enkel informatie over de stimulus (Brindley, 1963; Gordon, 1991; Mcpherson & Platchias, 2013) belangrijk, ook de context, het spatiale referentiekader (Logan, 1994; Sperandio, 2012) en de betekenisverlening (Lupyan, 2015) van de stimulus (Lupyan, 2015) spelen een rol m.b.t. de verschijningsvorm van complementaire nabeelden. Recent onderzoek (Qian, 2016; Manzotti, 2017) toont bovendien aan dat complementaire kleurwaarneming rechtstreeks kan worden beïnvloed door de externe omgeving (de achtergrond waarop ze worden waargenomen), waardoor het aannemelijk lijkt dat complementaire kleurnabeelden geen louter subjectieve of illusionaire mentale beelden zijn. Daarnaast kan eenzelfde netvliesbeeld van elkaar in grootte of kleur verschillende nabeelden genereren (Sperandio, 2012; Ito, 2012; Qian, 2016; Manzotti, 2017).

De meeste onderzoekers betrekken zowel de retinale als subcorticale neuronactiviteit in hun onderzoek naar complementaire nabeelden (Hadjikhani, 1998; Hofer, 2005; Field, 2010; Zaidi, 2012; Lui, 2017), aangezien frequent werd bevestigd in onderzoek dat ook hogere corticale processen, zoals spatiale frequentieverwerking (Yeonan-Kim, 2019), spatiale oriëntatie (Long, 1994; Francis, 2004; Van Horn, 2007; Bachman, 2010) en cognitieve processen zoals semantiek (Lupyan, 2015) en aandacht en bewustzijn (Tsuchiya, & Koch, 2005; Baijal & Srinivasan, 2009; Boxel, 2010) correleren met complementaire kleurwaarnemingsprocessen (1.1.3 & 1.1.4).

Laterale inhibitie en complementaire processen in de retina en corticale gebieden worden over het algemeen beschouwd als onderdeel van het onderliggende fysiologische mechanisme (Palmer, 1999; Eagleman, 2001; Purves & Beau Lotto, 2002; Goldstein, 2010; Pridmore, 2011)

Verder bouwend op de opponente procestheorie (Hudson & James, 1954) wordt tot op heden nog frequent de uitputting (photopigment bleaching) van één der neurale subpopulaties van een antagonistisch werkende populatie neuronnen als oorzaak van de inhibitie beschouwd (Yantis, 2014). We weten ondertussen echter dat deze visie al bijna een halve eeuw achterhaald is (Jones, 1975; Ito, 2012) en dat het koppelen van een kleur en zijn complementaire nabeeld aan een rechtstreekse neurale complementaire opponent nooit is aangetoond (Wilson & Brocklebank, 1955; Webster, 2000; Byrne & Hilbert, 2003; Churchland, 2005; Wuerger, 2005; Goldstein, 2010; Macpherson & Platchias, 2016)

Om complementaire kleurwaarnemingsprocessen, zowel retinaal als corticaal, nog verder te onderzoeken werd de waarneming van complementaire nabeelden onderzocht bij een patiënt met symptomen van linkszijdig unilateraal spatiaal neglect ten gevolge van een cerebrovasculair accident dat schade veroorzaakte aan de rechterpariëtale cortex, maar de occipitale V1-gebieden in de visuele cortex en het oog met de retinotectale visuele route intact liet.

Bij patiënten met linkszijdig unilateraal spatiaal neglect werden problemen met spatiale oriëntatie (Kerkhoff, 1997), aandacht (Posner, 1984), bewustzijn (Mark, 1985) en semantische processen (Berti, 1992; McGlinchey-Berroth, 1993; Làdavias, 1993; Viggiano, 2012) geconstateerd.

Zoals hierboven beschreven zijn het ook deze corticale processen die worden gecorreleerd aan complementaire kleurwaarneming (Long, 1994; Francis, 2004; Tsuchiya, & Koch, 2005; Van Horn, 2007; Baijal & Srinivasan, 2009; Bachman, 2010; Boxel, 2010; Lupyan, 2015).

Omwille van deze overeenkomstigheid leek het ons dan ook zeer interessant om de complementaire kleurwaarnemingsprocessen bij een patiënt met symptomen van linkszijdig unilateraal spatiaal neglect te onderzoeken.

Dit is volgens ons tot op heden nooit eerder gebeurd.

2.1.1 Unilateraal Spatiaal neglect

Patiënten met linkszijdig unilateraal spatiaal neglect (Fig. 16 in de appendix) worden gekenmerkt door rechterpariëtale corticale schade, die een verminderde zoekstrategie op perimetrie, een contralesionale onoplettendheid en contralesionale functiebeperking veroorzaakt (Mark, 1995).

Bij linkszijdig unilateraal spatiaal neglect als gevolg van schade in de rechterpariëtale cortex kan verlies van (linker) sensorische input optreden (Heilman, 1993; Rafal, 1994; Driver, 1998).

Bij verlies van visuele input (visueel unilateraal spatiaal neglect) kunnen patiënten zich niet oriënteren op stimuli gepresenteerd in het gezichtsveld dat gerelateerd is aan de contralesionale hemisfeer en vertonen ze er contralesionale verwaarlozing door een verminderde of geen reactie te vertonen (Robertson en Halligan, 1999). Zij kunnen dus de helft van het normaal waargenomen visuele veld of de helft van een waargenomen object (Driver & Halligan, 1991) niet waarnemen. Vaak vertonen ze ook verstoringen m.b.t. andere zintuigelijke waarnemingen zoals nociceptie (Vizarri, 2017). Zij hebben echter geen schade aan de receptoren in de huid die de nociceptieve prikkels geleiden. Ook het oog en netvlies, de retinotectale visuele route, zijn intact bij patiënten met de diagnose unilateraal spatiaal neglect (Heilman, 1993).

Er wordt m.b.t. de visuele aandachtsbeperking bij patiënten met linkszijdig unilateraal spatiaal neglect verondersteld dat er sprake is van een defect aangaande een verschijnsel dat “Inhibition of return” wordt genoemd (Posner, 1984). Dit houdt in dat wanneer een stimulus op een bepaalde plaats in het visuele veld waargenomen wordt, men er de eerste 300 ms van weerhouden wordt om er met de aandacht naar terug te keren. Terugkeer naar de oude plek wordt dus onderdrukt (inhibition of return) of het visuele aandachtsysteem geeft voorrang aan nieuwe boven oude locaties in het gezichtsveld. Posner (Posner, 1984) stelt dat verwaarlozing van de contralesionale zijde bij deze patiënten veroorzaakt wordt doordat zij hun aandacht niet kunnen losmaken van de ipsilesionale stimuli. Hij meent dat er sprake is van een bias m.b.t. het ipsilesionale visuele veld voor een stimuluswaarneming in contralesionale veld, indien deze wordt voorafgegaan door een stimulaanbieding in het ipsilesionale veld, aangezien de ruimtelijke aandacht pathologisch wordt vastgehouden aan de stimuli in het ipsilesionale veld.

Soms is er sprake van extinctie en zullen patiënten - met schade in de pariëtale cortex maar intacte occipitale visuele regio's - enkel sensorische stimuli waarnemen in het ipsilesionale veld, maar er niet in slagen sensorische stimuli waar te nemen in het contralesionale visuele veld indien de stimuli in beide visuele velden tegelijk worden aangeboden (BSS: bilaterale simultane stimulatie).

2.2 Doelstelling van de huidige studie

De voornaamste doelstelling van deze studie was na te gaan of B.C. (patiënt) ondanks de symptomen van unilateraal spatiaal neglect complementaire kleurnabeelden zou kunnen waarnemen en in welke condities dit wel of niet het geval zou zijn. B.C. lijdt niet aan een ernstige vorm van visueel spatiaal neglect, maar wel aan ernstig spatiaal motorisch en ruimtelijk neglect (3.1.), wat hem tot een interessante proefpersoon maakt om complementaire kleurwaarneming te onderzoeken.

Dit kan er enerzijds toe bijdragen om de corticale zones - die al dan niet (rechtstreeks) bij complementaire kleurwaarneming betrokken zouden kunnen zijn - beter in kaart te brengen. Anderzijds kan het meer duidelijkheid brengen over een eventuele rol van complementaire kleurnabeelden bij visuele perceptie in het algemeen.

In de literatuur is ons tot op heden nergens een conditie bekend waarin gezonde proefpersonen geen complementaire nabeelden kunnen waarnemen. Patiënten met unilateraal spatiaal neglect zoals B.C. hebben geen schade aan het oog en netvlies zelf. De retinotectale visuele route is dus intact. Indien complementaire nabeelden uitsluitend een retinaal proces zouden impliceren, zoals vanuit de opponent procestheorie wordt beweerd (Hurvich & Jameson, 1956), dan zou de corticale schade van de patiënt geen enkele invloed mogen uitoefenen op de complementaire kleurwaarneming en zouden zij, evenals gezonde proefpersonen, in elke conditie nabeelden moeten kunnen waarnemen.

Indien dat niet zo zou zijn en B.C. in bepaalde condities geen complementaire kleurnabeelden zou kunnen waarnemen, kan worden vermoed dat de rechterpariëtale cortex een invloed heeft op het waarnemen van complementaire kleurnabeelden. Afhankelijk van de discrepantie tussen het waarnemen van de inductiestimulus en het waarnemen van de complementaire kleurnabeelden kan worden nagegaan in hoeverre de schade aan de pariëtale cortex de complementaire kleurwaarneming mogelijks rechtstreeks beïnvloedt.

Om dat verder te onderzoeken luidt de **1^e onderzoeksvraag**:

Is er een effect van de pariëtale hersenschade bij B.C. op de waarneming van complementaire nabeelden?

De hypothese is dat er een effect is van de hersenschade op de waarneming van complementaire nabeelden, wat zal worden bevestigd als B.C. bij bepaalde trials geen complementaire kleurnabeelden waarneemt.

Een tweede doelstelling van deze studie was om meer inzicht te verkrijgen over een eventuele rol van complementaire kleurnabeelden bij visuele perceptie in het algemeen. Dit gebeurt door het verband na te gaan tussen complementaire kleurwaarnemingsprocessen en de aan de patiënten met spatiaal neglect zoals B.C. toegeschreven aandachts- en bewustzijnsstoornissen (Heilman, 1993; Rafal, 1994; Mark, 1995; Driver, 1998; Robertson & Halligan, 1999).

Bij bilateraal simultaan aangeboden stimuli (BSS) vertonen patiënten - met schade in de pariëtale cortex maar intacte occipitale visuele regio's – m.b.t. de perceptie van distale stimuli uit de dagdagelijkse omgeving, vaak tekenen van extinctie (2.1.1) waardoor ze er niet in slagen sensorische stimuli waar te nemen in het contralesionale visuele veld, wat aan een aandachtsbias voor het ipsilesionale veld wordt toegeschreven (Posner, 1984).

Bij unilateraal aangeboden stimuli vertonen patiënten met unilateraal spatiaal neglect soms een verminderd bewustzijn van contralesionale stimuli (Heilman, 1993; Rafal, 1994; Driver, 1998).

Bij complementaire kleurwaarneming spelen aandacht- en bewustzijn ook een rol (Baijal & Srinivasan, 2009; Tsuchiya, & Koch, 2005). Niet enkel de hoeveelheid en het soort aandacht dat men besteedt aan een stimulus beïnvloeden de verschijningsvorm van complementaire nabeelden (Boxel, 2010; Ito, 2012), ook het zich al dan niet expliciet bewust zijn van een stimulus.

Om na te gaan of de aan unilateraal spatiaal neglectpatiënten toegeschreven aandachts- en bewustzijnsstoornissen een invloed hebben op de complementaire kleurwaarnemingen zal worden nagegaan of de positie waarin een unilaterale stimulus wordt waargenomen een rol speelt bij de eventuele waarneming van complementaire nabeelden.

Om dat verder te onderzoeken luidt de **2^e onderzoeksvraag**:

Is er een effect van positie op de waarneming van complementaire nabeelden?

De hypothese is dat er een effect is van de positie op de waarneming van complementaire nabeelden, wat zal worden bevestigd wanneer bij de complementaire kleurwaarneming een onderscheid zal optreden m.b.t. het al dan niet waarnemen van complementaire nabeelden in de verschillende posities.

3 Methode

3.1 Participant

We bestudeerden de complementaire kleurwaarneming bij B.C., een 81-jarige gepensioneerde fabrieksarbeider die t.g.v. een cerebrovasculair accident laesies vertoonde in een eerste oedemateuze en acuut ischemische infarctzone rechts hoog pariëtaal (postcentrale sulcus) tot posterieur insulair (MCA-gebied), en in een tweede acute ischemische zone posterieur mediaal fronto-pariëtaal (ACA-gebied) die ook partiële bloedingen vertoonde. Ten slotte was er ook schade in een acuut ischemische oedemateuze subcorticale infarctzone, lateraal in de rechter gyrus frontalis medius (Fig. 11).

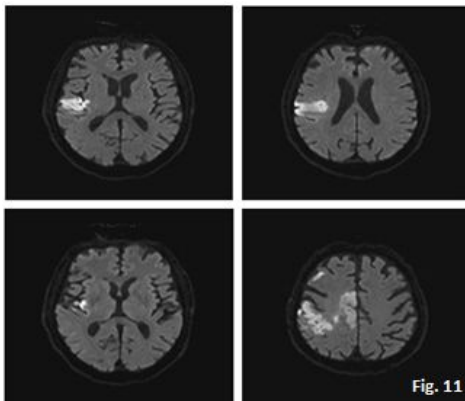


Fig. 11 MRI 5 dagen post stroke

B.C. had geen voorgeschiedenis waarin neurologische aandoeningen (vb. epilepsie) of het lijden aan psychotische aandoening (vb. schizofrenie) voorkwamen. Hij werd gerekruteerd via de dienst neurologie van het UZ Gent en vulde voor de start van het experiment een informed consent in. Hij nam op vrijwillige basis deel aan het onderzoek en kon zijn medewerking op elk ogenblik beëindigen indien wenselijk. Het experimenteel protocol werd goedgekeurd door de Ethische Commissie van het UZ Gent (B670201941588).

Zeven dagen na de stroke werden vijf testen afgenomen teneinde de sensorische, motorische en mentale beperkingen als gevolg van het letsel vast te stellen. Alle testen en het experiment werden afgenomen bij de patiënt B.C., die in bed lag omwille van een contralesionale hemiparese, wat wijst op motorisch neglect. Hij voerde alle testen uit met de rechterhand of -arm omwille van het unilaterale krachtverlies aan de linkerkant van het lichaam.

Een visuele gezichtsvelddetectietest (Kuks, 2003), waarbij de onderzoeker tegenover B.C. ging zitten om in beide gezichtsveldhelften, in willekeurige volgorde, visuele prikkels aan te bieden door een vinger te bewegen waarbij aan B.C. werd gevraagd “ja” te zeggen wanneer hij iets waarnam, wees uit dat hij stimuli in het extra-persoonlijke gezichtsveld (Weiss, 2000) goed kon waarnemen.

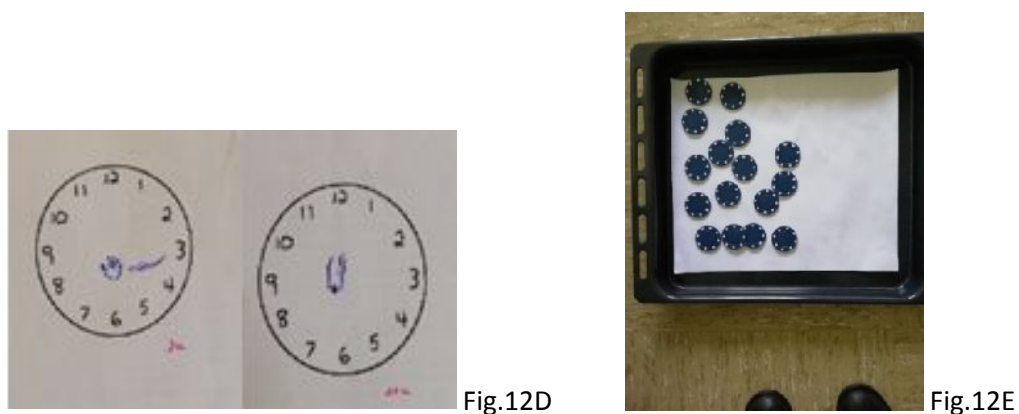
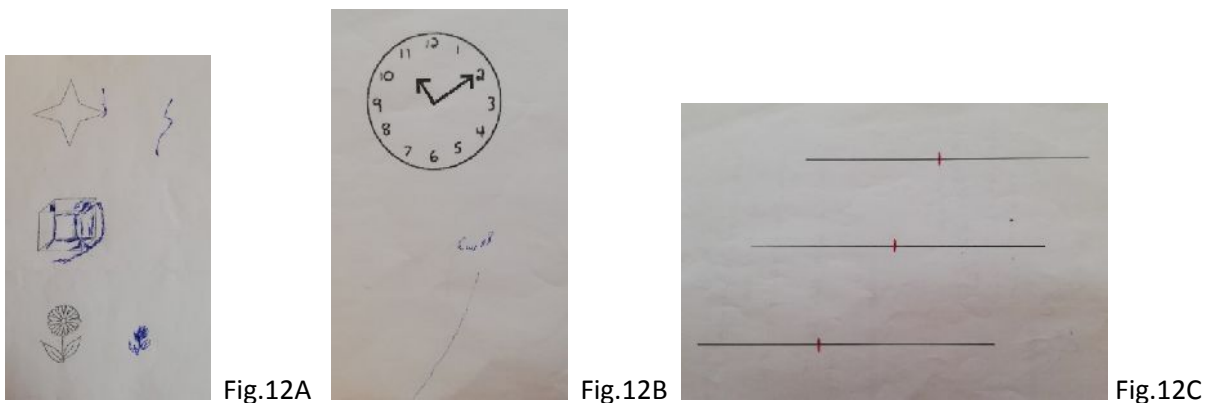
Ook de Star Cancellationtest (Wilson, 1987), waarbij aan de proefpersoon gevraagd wordt op een A4-papier 56 kleine sterren te omcirkelen die door distractoren (letters, woorden en grote sterren) worden omgeven, bleek geen enkel probleem. Deze testen leken een visueel neglect, waarbij stimuli in het contralesionale veld niet of minder worden waargenomen, uit te sluiten.

Met de Copytest uit de Behavioural Inattention Test (BIT) werd onderzocht of de patiënt een bloem, een ster en een vierkant kon natekenen. Enkel de bloem kon enigszins worden gereproduceerd. (Fig. 12A).

De Lijnbisectietest (Lee, 2004), waarin B.C. op een wit A4-blad enkele lijnstukken in twee gelijke helften diende te delen, toonde onderaan het blad een lichte afwijking naar links (Fig.12C), wat duidde op een lichte verwaarlozing van het ruimtelijke ipsilesionale visuele veld.

Ook de Baking Tray test (Tham, 1996), waar de onderzoeker aan de patiënt vroeg om 16 plaatjes gelijkmatig te verdelen op een wit papier in een bakplaat, toonde een ernstige verwaarlozing van de ipsilaterale ruimte (Fig. 12E).

Bij de Klokvraagtest diende de patiënt gebruik te maken van herinneringsbeelden uit het geheugen. Er werd hem gevraagd bepaalde wijzerstanden van een klok in een cirkel te tekenen en om een klok uit het geheugen te tekenen (Fig 12B/D). Beide waren niet mogelijk.



3.2 Stimuli en apparatuur

3.2.1. Visuele stimuli

De visuele stimuli (2 x 24 aanbiedingen van elk 20 sec) werden aangeboden op 24" full-hd beeldscherm 16:9 van Dell (G2410H) met een lichtopbrengst van 250 cd/m². De schermresolutie was ingesteld op 1920 x 1080 pixels. De verticale en horizontale kijkhoeken bedroegen respectievelijk 160 en 170 graden. De contrastratio van het scherm bedroeg 1000:1, de dynamische contrastratio 1.000.000:1. De breedte van het scherm bedroeg 53,13 cm, de hoogte 29,88 cm en diagonaal van het scherm 61 cm. De 24 inductiestimuli werden aangeboden in het programma E Prime 2 professional (<https://pstnet.com/products/e-prime-legacy-versions/>) en bestonden uit kubussen met een zijde van 5 cm die werden aangeboden in 3 verschillende kleurencombinaties waarbij geprobeerd werd om het gehele zichtbare kleurenspectrum te includeren.

Er bestaan twee kleurtaxonomieën. Een additief kleurmodel en een substractief kleurmodel.

Het meest frequent gebruikte model is een additief RGB-kleurmodel waarin rood (R), groen (G), en blauw (B) licht bij elkaar opgeteld (gemengd) worden om een ruime kleurenwaaier te beschrijven die we o.a. terugvinden in de regenboog.

Bij additie zal een zwarte achtergrond waarop men rood + blauw + groen licht projecteert resulteren in een witte kleur (Fig. 13 in de appendix). Kleuren uit de RGB-ruimte benaderen exact de hoeveelheid lichtfrequenties die de trichromatische retina's uit de buitenwereld extrageren a.d.h.v. S, M en L-cones (Zaidi, 2012).

Bij substractie daarentegen zal een witte achtergrond waarop magenta + cyaan + geel licht valt een zwarte kleur veroorzaken (Fig. 14 in de appendix). Deze kleuren worden in het substractieve CMY-kleurenmodel beschreven en veroorzaken tevens een scala aan kleuren (Hirsch, 2004). Deze kleuren worden door pigmenten bekomen en vinden we o.a. in verf.

Er is gekozen om de stimuli telkens aan te bieden op een achtergrond in de verwachte complementaire kleur (Fig. 15 in de appendix). De aan elkaar complementaire combinaties groen (0,255,0) /magenta (255,0,255), rood (255, 0, 0) / cyaan (0,255,255) (Pridmore, 2011) en blauw (0,0,255) / geel (255,255,0) werden gehanteerd om een uitgebalanceerd evenwicht van de representatie van het RGB-kleurenspectrum en het CMY-kleurenspectrum te bekomen en op die manier beide wetmatigheden (additie en substractie) te betrekken bij de studie van visuele perceptie.

De lichtsterkte van de stimuluskleuren werd gemeten om een identieke replicatie mogelijk te maken: groen: 83.27 cd/m², magenta: 42.09 cd/m², rood: 36.94 cd/m², cyaan: 89.68 cd/m², blauw: 5.58 cd/m², geel: 122.1 cd/m² en wit: 129.5 cd/m².

Er werd gekozen voor een witte achtergrond waarop een nabeeld diende te worden waargenomen, aangezien uit de literatuur is geweten dat ook de achtergrond waarop een complementaire kleur wordt waargenomen, een rol speelt (Shevell, 1978; Werner & Walraven, 1982).

Manzotti neemt aan dat de kleur van een complementair nabeeld bepaald wordt door een subset van kleuren uit de achtergrond waarop een complementair nabeeld wordt waargenomen (Manzotti, 2017). Wanneer een nabeeld enkel een mentale constructie zou zijn, uitgelokt door een bepaalde retinale of hersenactiviteit die tijdens de adaptatieperiode werd uitgelokt, dan zou de achtergrond waarop een nabeeld kan worden waargenomen, geen rol mogen spelen en zou een nabeeld even sterk moeten verschijnen wanneer de achtergrond zwart (0,0,0 RGB), wit (255,255,255 RGB) of eender welke andere kleur zou zijn. Bij een zwarte achtergrond (0,0,0 RGB) verschijnt er echter meestal geen nabeeld. Bij een witte achtergrond meestal wel. Wit includeert namelijk alle kleuren van het kleurenspectrum (255,255,255 RGB), waardoor alle mogelijke subsets uit de RGB-ruimte in aanmerking komen als nabeeldkleur.

Ten slotte werd ervoor gekozen om de stimuli niet te voorzien van een extra contourlijn. Voorgaand onderzoek toonde aan dat het presenteren van de stimuluscontourlijn het nabeeldeffect versterkt (Van Lier, 2009). In dit experiment wordt dit niet aangeboden om afleiding en invloed van de contourlijn te vermijden.

De stimuli werden aangeboden in 4 condities: in het linker visuele veld (LVF), in het rechter visuele veld (RVF), in beide visuele velden tegelijk (BOTH) en op de middellijn van het visuele veld (CENTER). Bij een aanbieding in het midden van het visuele veld (CENTER) werd een vierkante stimulus aangeboden in het midden van het scherm, waardoor de stimulus links en rechts 24 cm van de rand werd aangeboden. Bij aanbiedingen in het linker (LVF), in het rechter visuele veld (RVF) en in beide velden tegelijk (BOTH) werd 4 cm afstand van de schermrand genomen. Onder en boven was er telkens 12.44 cm afstand van de rand.

3.3 Procedure

Alvorens het experiment werd afgenomen - 8 dagen post stroke - werd aan de patiënt gevraagd om de 6 kleuren die tijdens het experiment zouden worden gebruikt te benoemen. Groen (0,255,0), magenta (255,0,255), rood (255, 0, 0), cyaan (0,255,255), blauw (0,0,255) en geel (255,255,0) werden hem als kleurvlak op een scherm van 14 op 8 cm aangeboden.

Doordat B.C. geen enkele moeite had met het herkennen en benoemen van de kleuren kon tijdens het experiment de zichtbaarheid en het zich expliciet bewust zijn van de inductiestimulus vereenvoudigd bevraagd worden. Er werd enkel gevraagd of hij de inductiestimulus waarnam (ja/nee) en het aantal stimuli (1/2) te rapporteren. Dit ging sneller dan het daar bovenop nog moeten benoemen van de kleur, wat mogelijks voor afleiding had gezorgd. Nu kon B.C. zich onmiddellijk concentreren op het scherm en de inwerking van de stimulus op zijn netvlies.

De participant zat rechtop in bed in een donkere kamer en keek recht voor zich uit naar het beeldscherm dat op 152 cm afstand aan het voeteinde van het bed in de extrapersoonlijke ruimte was geplaatst (Fig 12F).



Fig. 12F

Om de zichtbaarheid/het zich expliciet bewust zijn van de inductiestimulus te testen werd bij aanbieding van elke stimulus nagevraagd of de stimulus visueel waarneembaar was (ja/nee) en hoeveel stimuli werden waargenomen (1/2). B.C. kreeg de instructie dit verbaal te rapporteren.

Ongeacht het antwoord op de eerste vraag werd hem vervolgens gevraagd om zich op het midden van het scherm te fixeren en de inductiestimulus passief te laten inwerken op het netvlies van beide ogen. Na 20 sec adaptatie verdween de inductiestimulus en verscheen een wit achtergrondschermbild. De patiënt kreeg de instructie de blik te blijven richten op het scherm voor zich en verbaal te rapporteren of hij wel/geen nabeeld waarnam en vervolgens op een kleurenschaal (Fig. 17 in de appendix) verbaal de kleur aan te duiden die het meest leek op de complementaire kleur die hij (eventueel) had waargenomen. Er werden 7 proeftrials afgenomen. Het experiment bestond uit 2 blokken van elk 24 trials. Tussen de beide blokken werd een pauze van 5 min ingelast. Het tweede blok was een identieke herhaling van het eerste blok.

3.4 Metingen

B.C. kreeg de instructie om bij het verschijnen van de inductiestimulus op het scherm te rapporteren of hij wel/geen stimuli kon waarnemen en het aantal (1/2) stimuli te melden. Dit werd door de onderzoeker genoteerd. Na adaptatie (20 sec) aan de visuele stimulus werd aan de patiënt gevraagd de waarneming van eventuele nabeelden verbaal te rapporteren (ja/nee). Dit werd door de

onderzoeker in het programma waarop het experiment draaide (E Prime 2 professional) ingegeven. Nadien diende B.C. een keuze (forced choice) te maken uit 6 kleurenstalen en de kleur aan te duiden die de kleur van het waargenomen nabeeld het meest benaderde. Dit cijfer (1-6) werd opnieuw in het computerprogramma ingegeven. Nadien werden de data in functie van beide onderzoeksvragen statistisch geanalyseerd.

3.5 Statistische analyse

De data werden statistisch geanalyseerd aan de hand van RStudio 3_6_1 Academic (<http://www.rstudio.com/>), waarbij telkens een 95% betrouwbaarheidsniveau ($\alpha = 0.05$) gehanteerd werd. Er werd één trial van de 48 trials als niet geldig beschouwd (missing data) wegens een storing tijdens de aanbidding van buitenaf.

Om het *effect van de pariëtale hersenschade* bij B.C. op de waarneming van complementaire nabeelden te onderzoeken werd een Pearson's Chi-kwadraat test uitgevoerd om de verhouding na te gaan tussen het aantal wel/niet waargenomen trials.

Om het effect van positie op het waarnemen van complementaire nabeelden te testen werd een Pearson's Chi-kwadraat test uitgevoerd om de verhouding na te gaan tussen het aantal wel/niet waargenomen trials per positie (LVF, RVF, CENTER, BOTH).

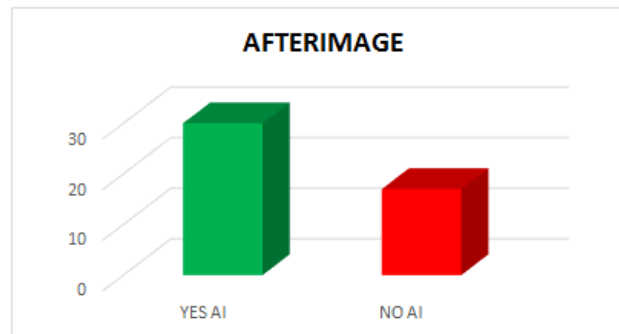
Ter vervollediging van het onderzoek werd tevens *het effect van de stimuluskleur op het waarnemen van complementaire nabeelden* onderzocht. Er werd een Pearson's Chi-kwadraat test uitgevoerd om de verhouding na te gaan tussen het aantal wel/niet waargenomen trials per inductiestimuluskleur.

Indien het aantal observaties per cel minder dan 5 observaties bedroeg, werd geopteerd om de p-waarde te berekenen op basis van een monte carlo test (Hope, 1968) met 2000 replicaties.

4 Resultaten

4.1 Het effect van de pariëtale hersenschade

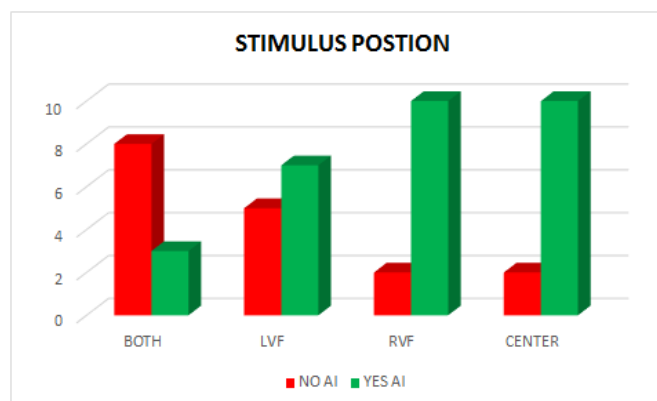
De hypothese bij de eerste onderzoeksvraag was dat er een effect van de hersenschade op de waarneming van complementaire nabeelden te zien zou zijn, wat zou worden bevestigd als B.C. bij bepaalde trials geen complementaire kleurnabeelden zou rapporteren.



Ondanks het feit dat B.C. in 100% van de gevallen de inductiestimulus kon waarnemen, kon hij slechts in 66,7 % van de gevallen een complementair kleurnabeeld rapporteren en werd 33,3% van de nabeelden niet waargenomen . Dit verschil was significant ($\chi^2(1) = 5, p = 0.03.$)

4.2 Het effect van positie

De hypothese bij de tweede onderzoeksvraag was dat er een significant verschil zou optreden m.b.t. complementaire kleurwaarneming in correlatie tot de verschillende posities (LVF, RVF, CENTER, BOTH) in het visuele veld waar de inductiestimulus wordt aangeboden.

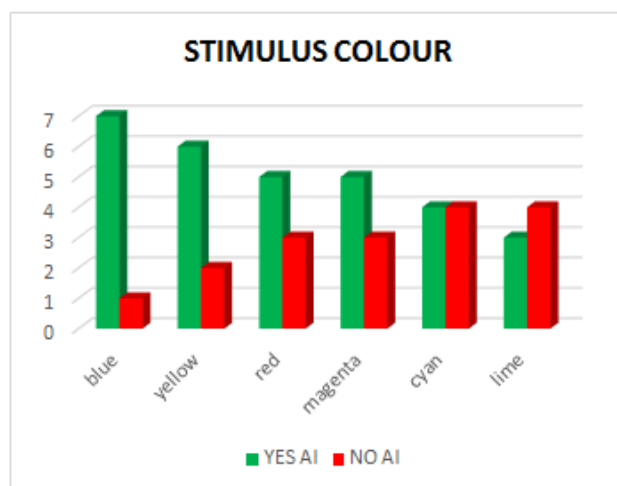


Dat bleek ook uit de resultaten van het onderzoek:

83% van de nabeelden werd waargenomen wanneer een stimulus werd aangeboden in het midden (CENTER) van het scherm of aan de rechterkant (RVF) van het scherm. Wanneer een stimulus links (LVF) werd aangeboden, was dit slechts 58% en wanneer een stimulus op beide posities (BOTH) werd aangeboden, liep het aantal gerapporteerde nabeelden terug tot 33%.

Het effect ten gevolge van de posities waarop de inductiestimulus werd aangeboden, was significant ($\chi^2 = 7.88, p = 0.045$), wat aantoont dat de locatie in het visuele gezichtsveld waar een complementair nabeeld dient te verschijnen na adaptatie aan een inductiestimulus, een betekenisvolle rol speelde bij de waarneming van complementaire kleurnabeelden.

4.3 Het effect van kleur



Ter vervollediging van het onderzoek werd tevens het effect van de stimuluskleur nagegaan bij de data-analyse. Er was geen enkele kleur waarvan niet in één van de condities een complementair nabeeld werd waargenomen. Uitzondering hierop waren 2 trials in de positie BOTH. Daar werd bij de stimuli in cyaan en magenta nooit een complementair nabeeld waargenomen. Een significant effect van kleur werd echter niet gevonden ($\chi^2 = 4.42, p = 0.52$).

5 Discussie

5.1 Interpretatie van de resultaten

5.1.1 De rol van de pariëtale cortex bij het waarnemen van complementaire nabeelden

Het was de opzet om met de eerste onderzoeksvraag (*Is er een effect van de pariëtale hersenschade bij B.C. op de waarneming van complementaire nabeelden?*) na te gaan wat de verhouding was tussen het aantal wel/niet waargenomen kleurnabeelden bij een patiënt met ernstige corticale schade aan de pariëtale lob en symptomen van unilateraal spatiaal neglect om rechtstreeks fysiologisch waarneembaar aan te tonen dat niet enkel de retinotectale visuele route, maar ook corticale verwerkingsmechanismen betrokken zijn bij de complementaire kleurverwerkingsmechanismen tijdens visuele perceptie.

Ondanks het feit dat B.C. in 100% van de gevallen de inductiestimulus kon waarnemen werd in 33,3% van de gevallen geen nabeelden waargenomen.

Vanuit de opponent procestheorie wordt beweerd (Hurvich & Jameson, 1956) dat complementaire nabeelden uitsluitend een retinaal proces impliceren. Patiënten met unilateraal spatiaal neglect zoals B.C. hebben geen schade aan het oog en netvlies zelf (Heilman, 1993). De retinotectale visuele route is dus intact. Indien de opponent procestheorie het bij het rechte eind heeft, zou B.C., net als de gezonde proefpersonen (Wheatstone, 1838; Stein, 1921; Daw, 1963) bij alle trials nabeelden gerapporteerd moeten hebben. Dat was echter slechts in 66,7 % van de trials het geval.

Aangezien er ons in de literatuur tot op heden geen conditie bekend is waarin gezonde proefpersonen niet in staat zijn om complementaire nabeelden te kunnen waarnemen, wordt vermoed dat de oorzaak wellicht nergens anders kan liggen dan bij de corticale schade die B.C. vertoonde waardoor op basis van dit onderzoek mogelijks kan worden gesteld dat hersenschade in de rechter pariëtale kwab een rechtstreekse invloed heeft op de complementaire kleurwaarnemingsprocessen bij visuele perceptie.

Daarnaast kan worden geconcludeerd dat niet enkel de retinotectale visuele route, maar wellicht ook corticale verwerkingsmechanismen betrokken zijn bij de complementaire kleurwaarnemingsprocessen van visuele perceptie, aangezien B.C. een intacte retina en geen schade aan de occipitale V1-gebieden vertoonde.

In het verleden was door onderzoek met gezonde proefpersonen reeds meermaals aangetoond dat hogere corticale processen zoals spatiale frequentieverwerking (Yeonan-Kim, 2019), semantiek (Lupyan, 2015), aandacht en bewustzijn (Boxel, 2010; Baijal & Srinivasan, 2009; Tsuchiya, & Koch, 2005) en spatiale oriëntatie (Long, 1994; Francis, 2004; Van Horn, 2007; Bachman, 2010) betrokken zijn bij het vormen van complementaire nabeelden.

Dit experiment verleende nieuwe evidentie voor een fysiologisch navolgbare correlatie tussen het waarnemen van complementaire kleurnabeelden en schade aan de pariëtale cortex.

5.1.2 Het verband met unilaterale aandachts- en bewustzijnsstoornissen

Het was de opzet om met de tweede onderzoeksvraag (*Is er een effect van positie van de inductiestimulus op het waarnemen van complementaire nabeelden?*) de unilaterale aandachts- en bewustzijnsstoornissen die bij pariëtale corticale schade kunnen optreden verder te onderzoeken door na te gaan of er een verband kan worden gevonden met het patroon van complementaire kleurwaarnemingen.

Wat opvallend was, was dat B.C. in de conditie BOTH en in de conditie waar de inductiestimuli in het contralesionale veld werden aangeboden (LVF), significant minder nabeelden waarnam als in de andere condities ($p = 0.045$).

De meeste complementaire nabeelden rapporteerde B.C. wanneer een stimulus werd aangeboden in het midden (CENTER) van het scherm of aan de rechterkant (RVF) van het scherm (83%). Wanneer een stimulus links (LVF) werd aangeboden, was dit beduidend minder het geval (58%) en wanneer een stimulus op beide posities (BOTH) werd aangeboden, liep het aantal gerapporteerde nabeelden genoeg terug tot 33%, wat duidt op symptomen van contralesionale verwaarlozing (in de conditie LVF) en volledige visuele verwaarlozing (in de conditie BOTH) m.b.t. complementaire kleurnabeelden.

5.1.2.1 Laterale aandachtsprocessen t.g.v. extinctie

Bij extinctie zullen patiënten met schade in de pariëtale cortex bij BSS (bilaterale simultane stimulatie) enkel sensorische stimuli waarnemen in het ipsilesionale veld, maar er niet in slagen sensorische stimuli waar te nemen in het contralesionale visuele veld omdat de aandacht van de contralesionale stimulus wordt afgeleid.

We vertrokken bij dit onderzoek vanuit de vaststelling dat bij gezonde proefpersonen, de aandacht afleiden van de inductiestimulus leidt tot meer zichtbare nabeelden van die stimulus (Van Boxel, 2010).

Indien B.C. aan extinctie zou lijden maar net als de gezonde proefpersonen uit het onderzoek van Boxel, een invloed van aandacht zou ervaren op de complementaire kleurwaarneming bij stimuli waarvan hij wordt afgeleid, dan zou hij in de conditie BOTH – waar als gevolg van een afleiding van de contralesionale stimuli door extinctie (Posner, 1984) meer aandacht gaat naar de ipsilesionale stimulus - een onderscheid moeten ervaren tussen de beide complementaire nabeelden die na een bilaterale

simultane stimulatie (BSS) in de positie BOTH bilateraal en dus zowel in het ipsi- als contralesionale veld zouden moeten verschijnen.

Bij B.C. was dat niet het geval. Indien hij complementaire nabeelden waarnam in de positie BOTH rapporteerde hij geen onderscheid tussen de beide nabeelden.

Uit de voorafgaande testen (3.1) bleek dat B.C. wellicht geen extinctie vertoonde voor de visuele inductiestimuli. Dat verklaart mogelijks het feit dat B.C. geen verschil rapporteerde tussen beide nabeelden onder elkaar in de positie BOTH, aangezien er geen aandachtsbias voor de inductiestimuli in het ipsilesionale veld aanwezig was bij de bilaterale simultane stimulatie (positie BOTH).

Een aandachtseffect op de complementaire nabeelden door afleiding van de inductiestimulus t.g.v. extinctie lijkt hier dus niet aanwezig.

B.C. rapporteerde geen verschil tussen beide nabeelden in de positie BOTH maar hij rapporteerde wel opvallend minder nabeelden in het algemeen bij de positie BOTH i.v.m. de andere posities (LVF, RVF, CENTER). Mogelijks hebben laterale bewustzijnsprocessen hiermee te maken.

5.1.2.2 Laterale bewustzijnsprocessen

Aan patiënten met linkszijdig unilateraal spatiaal neglect wordt een verminderd bewustzijn van contralesionale stimuli toegeschreven (Heilman, 1993; Rafal, 1994; Driver, 1998).

Onderzoek heeft aangetoond dat wanneer een stimulus wordt weggenomen uit het bewustzijn door interoculaire suppressie, dan verminderen de duur en sterkte van een complementair nabeeld bij gezonde proefpersonen (Boxel, 2010; Gilroy & Blake, 2005).

De hypothese was dat indien de bevindingen van bovenstaand onderzoek (Gilroy & Blake, 2005; Van Boxel, 2010) ook van toepassing zijn op B.C., dan zou hij minder langdurige complementaire nabeelden moeten vertonen in het contralesionale veld, als de inductiestimuli daar voor hem minder expliciet waarneembaar zouden zijn.

B.C. rapporteerde inderdaad minder nabeelden die verwacht werden in het contralesionale veld.

Dit duidt mogelijks op een zich minder bewust zijn van de inductiestimuli in het contralesionale veld.

B.C. kon echter wel in 100% van de gevallen de inductiestimulus duidelijk rapporteren ongeacht de positie waarin deze werd aangeboden.

Dit laat vermoeden dat er een onderscheid bestaat tussen de verschillende posities m.b.t. het verwerkingsproces van de inductiestimuli en de daaruit volgende complementaire nabeelden.

Een verdere conclusie die men uit deze resultaten kan extraheren vloeit voort uit de vaststelling dat B.C., in tegenstelling tot gezonde proefpersonen (Daw, 1963; Gilroy & Blake, 2005; Tsuchiya & Koch, 2005) - ondanks het feit dat hij in 100% van de gevallen de inductiestimulus kon waarnemen - ongeacht

de positie waarin ze werden aangeboden - slechts in 66,7 % van de gevallen een complementair kleurnabeeld kon rapporteren. ($\chi^2(1) = 5, p = 0.03$).

Dit verschil tussen de waarneming van de inductiestimuli en de waarneming van hun complementaire nabeelden, duidt mogelijks op gedifferentieerde bewustzijnsprocessen bij beide.

B.C. vertoonde geen verminderd bewustzijn bij de waarneming van de inductiestimuli, maar dat hoeft niet te betekenen dat hij geen verminderd bewustzijn heeft ervaren van de complementaire nabeelden in het contralesionale visuele veld.

Tenslotte is er nog nooit eerder onderzoek gedaan naar complementaire kleurwaarnemingsprocessen bij proefpersonen die pariëtale corticale schade vertonen. Daardoor konden tot op heden geen onderscheid en vergelijking worden gemaakt tussen waarnemingsprocessen van inductiestimuli zoals we deze kennen uit de dagdagelijkse omgeving en de waarneming van complementaire nabeelden.

De onderzoeksresultaten laten een duidelijke differentiatie zien tussen het waarnemen van de inductiestimuli en het waarnemen van de complementaire kleurnabeelden, waarbij wordt aangetoond dat de bewuste waarneming van een stimulus geen voldoende voorwaarde is voor het bewust waarnemen van complementaire kleurnabeelden.

Ook onderzoek naar complementaire nabeelden bij patiënten met homonieme hemianopsie lijkt evidentie te geven voor een differentiatie m.b.t. de processen die betrokken zijn bij het waarnemen van de inductiestimuli en het waarnemen van de complementaire kleurnabeelden. Meerdere onderzoeken toonden aan dat bij hen net het tegenovergestelde het geval was m.b.t. complementaire kleurnabeelden als bij B.C.: de zichtbaarheid van de inductiestimulus bleek geen voorwaarde voor de perceptie van complementaire nabeelden.

Bij homonieme hemianopsie is er door schade in de primaire visuele occipitale cortex (V1) sprake van een plaatselijke verduistering van het met de retinotopische organisatie (Fig 18 in de appendix) in de cortex corresponderende visuele veld (Holmes, 1945). Patiënten die lijden aan homonieme hemianopsie, worden gekenmerkt door het afwezig zijn of niet meer kunnen waarnemen van de helft van het gezichtsveld (Fig 19 in de appendix). Elk object dat in het contralesionale gezichtsveld wordt aangeboden, is per definitie onzichtbaar en dus onwaarneembaar (Tant, 2002).

Ondanks de contralesionale gezichtsveldverduistering kunnen deze patiënten complementaire nabeelden waarnemen voor inductiestimuli die ze niet bewust kunnen waarnemen (Bender & Tueber, 1946; Bender & Kahn, 1949; Pöpel, 1973; Weiskrantz, 2002; Torjussen, 1976).

De waarneming van complementaire nabeelden - ondanks het zich niet expliciet bewust zijn van inductiestimuli - noemt men prime-sight (Weiskrantz, 2002). Volgens Marcel (2008) verschijnen complementaire kleurnabeelden bij homonieme hemianopsie enkel als de ipsilesionaal en contralesionaal aangeboden stimuli symmetrisch en in beide visuele velden een coherent geheel

vormen, waar bij B.C. de complementaire kleurnabeelden net het minst verschenen als de inductiestimulus zowel ipsilesionaal als contralesionaal werd aangeboden. Er bestaan echter ook meldingen van complementaire nabeelden bij inductiestimuli die enkel in het blinde gezichtsveld van patiënten met homonieme hemianopsie werden aangeboden (Weiskrantz, 2002; Weiskrantz et al., 2002).

Onderzoek met hemianopsiepatiënten toont aan dat het zich expliciet bewust zijn/de zichtbaarheid van de inductiestimulus geen voorwaarde hoeft te zijn voor de perceptie van complementaire nabeelden. Dit onderzoek met B.C. wees uit dat ook omgekeerd, de zichtbaarheid/het zich expliciet bewust zijn van een inductiestimulus geen garantie is voor het waarnemen van een complementair nabeeld.

Dat er een samenhang tussen de inductiestimulus en het complementaire nabeeld bestaat, spreekt voor zich: aan een complementaire kleurwaarneming gaat de perceptie van een inductiestimulus vooraf (Wheatstone, 1838; Stein, 1921; Daw, 1963; Sabra, 1989; Tse, P.U., 2010). Het lijkt er echter op dat het zich expliciet bewust zijn van de inductiestimulus los staat van het zich expliciet bewust zijn van de complementaire kleur daarvan nadien. Beide schijnen los van elkaar mogelijk te zijn.

Men zou zich de vraag kunnen stellen of er in de gevallen waarin geen nabeeld werd waargenomen er geen complementaire nabeelden werden “geproduceerd” ten gevolge van de pariëtale schade, waardoor ze ook niet waarneembaar waren voor B.C., of dat er sprake is van twee verschillende waarnemingsniveaus: één om de distale inductiestimuli waar te nemen, en één om de complementaire kleurnabeelden waar te nemen, waarbij B.C. ten gevolge van de pariëtale schade problemen ondervond met het waarnemen van de complementaire nabeelden.

Zolang men geen inzicht heeft in de exacte rol van de complementaire kleurwaarnemingsprocessen kan men deze vraag moeilijk beantwoorden. Anderzijds is het zo dat B.C. bij elke kleur en in elke locatie in het visuele veld minstens één keer een nabeeld kon rapporteren. Voor dezelfde trial, in dezelfde experimentele omstandigheden, werd soms wel, en soms geen nabeeld waargenomen, wat een per definitie defect m.b.t. de productie van de nabeelden tot een minder plausible verklaring maakt.

Aangezien de waarneming van de inductiestimuli bovendien geen moeilijkheden opleverde, kan men een probleem m.b.t. de verwerking van de inductiestimulus vermoedelijk uitsluiten: hij nam de inductiestimulus waar dus had hij deze perceptueel tot op zekere hoogte verwerkt: hij nam alle inductiestimuli waar, had geen moeilijkheden met de waarneming van hun kleur en kon hun aantal foutloos rapporteren.

Complementaire kleurnabeelden worden aan stimulusverwerking gecorreleerd (Boxel, 2010; Baijal & Srinivasan, 2009; Tsuchiya & Koch, 2005; Long, 1994; Francis, 2004; Van Horn, 2007; Bachman, 2010). Het is aangetoond dat complementaire nabeelden reeds optreden bij het begin van de visuele stimulusverwerking (Palmer, 1999; Purves & Beau Lotto, 2002; Goldstein, 2010; Yeonan-Kim, 2019), maar pas op het einde daarvan, nadat de stimulus is verwerkt en uit het gezichtsveld verdwenen, wordt een complementair nabeeld ook zichtbaar voor de waarnemer, voordien is dat niet mogelijk (Daw, 1963; Sabra, 1989; Tse, P.U., 2010).

Dit "zichtbaar worden" van het nabeeld impliceert echter opnieuw een aandachtsproces (Wheatstone, 1838; Stein, 1921; Daw, 1963; Tse, 2010): men moet de aandacht weg van de inductiestimulus op het nabeeld richten.

Het is geen ondenkbare veronderstelling dat bij dit tweede proces van aandachtsverlening de schade aan de pariëtale cortex B.C. de waarneming van de complementaire nabeelden verhinderde.

Het zou best aan te nemen zijn dat er twee verschillende aandachtsprocessen nodig zijn om enerzijds de inductiestimuli zoals we die kennen in het dagelijks leven uit de omgeving om ons heen, en anderzijds de complementaire nabeelden waar te nemen.

Beide hebben tenslotte ook niet dezelfde verschijningsvorm: een complementair nabeeld kan enkel worden waargenomen door wie voordien een stimulus op het netvlies kreeg geprojecteerd en niet door bijvoorbeeld een daarbij aanwezige toeschouwer (Daw, 1963), wat van elkaar te onderscheiden aandachtsprocessen kan illustreren indien de inductiestimulus en het complementaire nabeeld twee van elkaar te onderscheiden perceptuele fenomenen zijn waarvan de waarneming niet aan dezelfde wetmatigheden zijn onderworpen, wat mogelijks een verklaring is voor het feit dat B.C., ondanks het waarnemen van alle inductiestimuli, ongeacht de positie waarin ze werden aangeboden, slechts in 66,7 % van de gevallen een complementair kleurnabeeld kon rapporteren ($p = 0.03$).

Naar de vraag of er twee gedifferentieerde aandachtsprocessen terug te vinden zijn m.b.t. het expliciet waarnemen van enerzijds de inductiestimuli en anderzijds de complementaire nabeelden is nog geen onderzoek bekend aangezien deze studie als één van de weinige studies, naast deze m.b.t. prime-sight (Weiskrantz, 2002; Weiskrantz et al., 2002) een onderscheid kon waarnemen tussen beide percepties.

In de literatuur is wel al veel onderzoek gedaan naar het onderscheid tussen impliciet en een expliciet bewustzijn van distale (inductie)stimuli (1.1.4). Beide impliceren andere aandachtsprocessen (Driver, 2001).

Men weet dat impliciete en expliciete vormen van stimuluswaarnemingen in het geheugen onafhankelijk van elkaar worden opgeslagen en onafhankelijk van elkaar in de hersenen gelokaliseerd

zijn. In overeenstemming daarmee kan schade aan verschillende hersengebieden leiden tot een beperking van of het impliciete geheugen of het expliciete geheugen (Driver, 2001 ; Voss, 2009).

Ook bij patiënten met hemispatiaal neglect of extinctie werd die dissociatie tussen impliciet en expliciet geheugen meermaals beschreven (Vuilleumier, 2001; Esterman, 2002).

Om de waarnemingsprocessen van complementaire nabeelden beter te begrijpen zou men als eerste kunnen nagaan of de waarneming van een complementair nabeeld een impliciete of eerder expliciete waarneming betreft.

5.1.2.3 Impliciete waarneming

Bij impliciete waarneming vergaart men kennis met het impliciete bewustzijn, zonder dat men zich ervan bewust is dat men deze kennis heeft opgenomen, zoals het geval kan zijn bij priming, waarbij een stimulus bv. wordt weggenomen uit het bewustzijn door bv. interoculaire suppressie.

Men zou er kunnen van uitgaan dat complementaire nabeelden als impliciete stimuli worden waargenomen aan het begin van de stimulusverwerking, aangezien complementaire nabeelden alle expliciet bewuste waarnemingen begeleiden, meestal zonder te worden opgemerkt bij dagdagelijkse waarneming van de omgeving (Daw, 1963; Sabra, 1989. Tse, 2010).

Indien bij schade aan de pariëtale cortex in bepaalde omstandigheden - die overeenkomen met de omstandigheden waarin B.C. geen nabeelden kon waarnemen – moeilijkheden met de impliciete waarneming kan worden gerapporteerd, dan zou men kunnen vermoeden dat complementaire waarnemingsprocessen aan dezelfde wetmatigheden onderhevig zijn als impliciete waarnemingsprocessen.

Literatuurstudie toont echter aan dat patiënten met een pariëtale laesie impliciete waarnemingsprocessen schijnen te behouden.

Zo werd in onderzoek een intacte semantische priming van contralesionale primes vastgesteld bij patiënten met unilateraal spatiaal neglect (McGlinchey-Berroth, 1993; Làdavias, 1993; Berti, 1992).

Onderzoek toonde tevens aan dat patiënten met unilateraal spatiaal neglect visuele illusie-effecten blijven vertonen voor impliciet waargenomen stimuli in het verwaarloosde contralesionale veld (Ro, 1996; Daini, 2002; Vuilleumier, 1998; Vallar, 2000; Mattingley, 1997).

Interessant is het gegeven dat semantiek een rol speelt bij de impliciete waarnemingsprocessen bij patiënten met een laesie aan de pariëtale cortex. Wanneer men de primes onderverdeelt in voorwerpen die door de mens worden vervaardigd en levende wezens zoals dieren, dan geeft impliciete waarneming bij schade aan de pariëtale cortex geen eenduidig resultaat.

In een experiment werden foto's van beide categorieën (levende: dieren/niet levende: gebruiksvoorwerpen) gepresenteerd in het linker (LVF) of rechter visuele veld (RVF) van gezonde

proefpersonen en van patiënten met linkszijdig spatiaal neglect. Na een kennismakingsronde waarin de stimuli centraal werden geprojecteerd, moesten de proefpersonen stimuli herkennen die eerst zwak (met een lage spatiale frequentie) en nadien steeds duidelijker (met een hoge spatiale frequentie) werden gepresenteerd. De kennismakingsronde, waarin de stimuli al eens waren getoond, deden dienst als priming cue voor de latere herkenning. M.b.t. de gebruiksvorwerpen was het zo dat de controlegroep een priming effect vertoonde voor de gebruiksvorwerpen met een groter effect voor de gebruiksvorwerpen die zichtbaar waren in het linker visuele veld en dus de rechterhemisfeer activeerden. Neglect patiënten vertoonden ook een priming effect voor de gebruiksvorwerpen, maar er was geen verschil bij de gebruiksvorwerpen m.b.t. het visuele veld waarin ze werden aangeboden. Er was bij hen geen meerwaarde voor de rechte hemisferische verwerking, wat logisch lijkt, aangezien deze beschadigd was. Anderzijds bleek deze wel te functioneren, zij het dan op een lager niveau als bij gezonde proefpersonen. Bij de dierenstimuli was er een priming effect zichtbaar bij de controlegroep zonder verschil m.b.t. het visuele veld waarin ze werden aangeboden, wat niet het geval was bij de neglect patiënten: zij vertoonden ook een priming effect voor de dierenstimuli, maar enkel indien ze in het ipsilaesionale veld werden aangeboden. Bij de patiënten met schade aan de pariëtale cortex gingen de priming effecten m.b.t. de dierenstimuli verloren in het contralesionale veld (Viggianoa, 2012).

Dit toont aan dat er m.b.t. impliciete waarnemingsprocessen mogelijks een op semantiek gebaseerd onderscheid bestaat in de verwerkingsprocessen waarbij schade aan de pariëtale cortex de primingeffecten van dierenstimuli verstoort (Viggianoa, 2012).

Bij gezonde proefpersonen speelt semantiek ook een rol m.b.t. complementaire nabeelden: de semantische onderverdeling in levende/natuurlijke en door de mens vervaardigde/onnatuurlijke categorieën beïnvloedt de complementaire kleurwaarnemingsprocessen: de complementaire kleurnabeelden van objecten met intrinsieke kleuren (bv. een oranje pompoen) leiden bij gezonde proefpersonen tot sterkere nabeelden dan adaptatie aan willekeurig ingekleurde inductiestimuli (bv. een oranje auto). Aanzienlijk sterkere nabeelden werden ook gerapporteerd bij scènes die elementen met intrinsieke kleuren bevatten (bv. gras/lucht) dan bij scènes waar de elementen arbitraire kleuren bevatten, zoals bv. boeken (Lupyan, 2015). Stimuli die semantisch als kleur-intrinsiek worden geïnterpreteerd, versterken de complementaire kleurnabeelden.

Zowel bij complementaire kleurwaarnemingsprocessen van gezonde proefpersonen als bij impliciete waarnemingsprocessen van patiënten met pariëtale schade speelt semantiek een rol. Dit kan duiden op dezelfde onderliggende wetmatigheden bij zulke impliciete waarnemingen en complementaire nabeelden, maar daarin kan enkel verder onderzoek meer inzicht geven (5.4).

5.1.2.4 Expliciete waarneming

Bij een impliciete waarneming vergaart men kennis met het impliciete bewustzijn, bij een expliciete waarneming spreekt men van een expliciet bewustzijn dat informatie opslaat die men kan verwoorden en vergaard is met medeweten van het individu (Driver, 2001).

Vanuit deze conceptualisering zou men de waarneming van complementaire kleuren aan het einde van de stimulusverwerking net zo goed als een expliciete bewustzijnsact kunnen definiëren, aangezien het informatie betreft die a.h.w. vergaard wordt met medeweten van het individu. Eenieder die complementaire kleurnabeelden rapporteert, is zich bewust van die waarneming, anders zou een verbale rapportage ervan niet mogelijk zijn. Ondanks het feit dat hier geen expliciete waarneming betreft zoals we die bv. kennen van een distale stimulusperceptie, kan men zich eveneens door gerichte aandachtsprocessen bewust worden van complementaire nabeelden. (Daw, 1962; Sabra, 1989; Tse, 2010).

Dit onderzoek met B.C. wees uit dat het zich expliciet bewust zijn van een inductiestimulus geen garantie is voor het waarnemen van een complementair nabeeld wat de hypothese introduceerde dat er mogelijks twee gedifferentieerde aandachtsprocessen terug te vinden zijn m.b.t. het expliciet waarnemen van enerzijds de inductiestimuli en anderzijds de complementaire nabeelden.

Bij Boxel (Boxel, 2010) werd in de conditie waarin lage aandachtsprocessen werden gemeld, afleiding gecreëerd door het werkgeheugen te belasten: men moest optelsommen maken en dit leidde tot meer langdurig zichtbare nabeelden dan wanneer men aandacht diende te verlenen aan de stimulus door hem te beschrijven (Boxel, 2010).

Baijal toonde daarentegen aan dat de naar een specifieke stimuluslocatie gerichte aandacht, de duur en sterkte van complementaire nabeelden laat toenemen, in tegenstelling tot een meer globale verdeelde aandacht (Fig. 23 in de appendix). Wanneer de aandacht een meer spatiale focus bij kleine, lokale letters vereist, worden er sterkere nabeelden gerapporteerd dan bij grote, globale letters waar de nabeelden zwakker worden waargenomen (Baijal, 2009).

Dat beide onderzoekers tegengestelde resultaten rapporteren m.b.t. aandachtsprocessen bij complementaire kleurnabeelden illustreert de noodzaak aan verder onderzoek. Werkelijke gefocuste aandachtsprocessen kan men eigenlijk enkel met zekerheid meten door oogsaccades te volgen en retinale foveale gangliacelreacties te meten (Spillman, 1994), noch Boxel, noch Baijal namen dit op in hun onderzoek.

De meeste onderzoekers die unilateraal spatiaal neglect als aandachtsstoornis beschouwen, maken een onderscheid tussen enerzijds de allervroegste perceptuele analyse van visuele informatie, de zogenaamde pre-attentieve meer globale verwerking, die voornamelijk de laag frequentieële stimuluseigenschappen verwerkt (Yeonan-Kim, 2019) en anderzijds latere processen van gefocuste aandachtsbesteding aan een stimulus (Treisman, 2006).

Het waarnemen van de complementaire nabeelden vindt qua tijdsverloop laat plaats in het visuele verwerkingsproces; pas na adaptatie aan de stimulus kan men een nabeeld waarnemen (Daw, 1963; Sabra, 1989; Tse, P.U. 2010).

Indien bij patiënten met unilateraal spatiaal neglect ten gevolge van de corticale schade voornamelijk latere processen in de perceptuele verwerking zijn verstoord t.g.v. de pariëtale lesie, zou dit de contralesionale daling in de waarneming van complementaire nabeelden bij B.C. kunnen verklaren. De waarneming van complementaire kleurnabeelden zou men dan als horend bij de eindfase van een stimuluswaarneming kunnen beschouwen.

Onderzoek toont aan dat de eerste vorm van aandacht die nodig is voor de verwerking van een stimulus (de pre-attentieve aandacht) grotendeels behouden blijft bij patiënten met unilateraal spatiaal neglect en dat de latere, meer gefocuste spatiale aandachtsprocessen bij patiënten met unilateraal spatiaal neglect vaker ernstig worden verstoord (Ro, 1996; Ptak en Valenza, 2005).

Indien bij B.C. - ten gevolge van de corticale schade - ook latere processen in de perceptuele verwerking waren verstoord, zou dit mogelijks een verklaring kunnen bieden voor het feit dat de waarneming van de complementaire nabeelden ook was verstoord aangezien het waarnemen van de complementaire nabeelden volgt op die late fases van een stimulusverwerking. Al moet dit nog verder worden onderzocht, want een duidelijke dissociatie tussen de pre-attentieve, globale aandachtsprocessen en de meer attentieve, lokale stadia van perceptuele verwerking is moeilijk eenduidig te definiëren (Cave and Batty, 2006). Zelfs Treisman, die deze termen voor het eerst bedacht, suggereerde dat de soorten informatieverwerking die klassiek als de pre-attentieve en attentieve verwerkingsprocessen worden bestempeld, beter zouden moeten worden omschreven als respectievelijk verdeelde en gerichte aandacht, waarbij neglectpatiënten met schade in de pariëtale cortex vooral een beperking zouden ondervinden van de (latere) gerichte aandachtsprocessen (Treisman, 2006), wat ook ander onderzoek al insinueerde (Ro, 1996; Ptak en Valenza, 2005).

Ondanks het feit dat het waarnemen van de complementaire nabeelden volgt op het einde van een stimulusverwerking zou het voorbarig zijn om te concluderen dat het significante effect van positie op de waarneming van complementaire kleurnabeelden ($\chi^2 = 7.88$, $p = 0.045$) dat in deze studie werd

gevonden, daadwerkelijk samenhangt met de verstoring van latere, meer gerichte processen van aandacht die bij schade aan de pariëtale cortex is verstoord (Treisman, 2006), maar het zou gezien bovenstaande onderzoeken (Ro, 1996; Ptak en Valenza, 2005) niet ondenkbaar zijn.

Naast de processen van pre-attentieve/globale en attentieve/gerichte aandacht zijn er ook onderzoekers die complementaire nabeelden correleren aan spatiale aandachtsprocessen zoals spatiale frequentieverwerking (Yeonan-Kim, 2019) en spatiale oriëntatie (Long, 1994; Francis, 2004; Van Horn, 2007, Bachman, 2010).

Ook schade aan de pariëtale cortex heeft consequenties voor spatiale oriëntatie (Kerkhoff, 1997; Robertson en Halligan, 1999) en spatiale aandachtsprocessen (Posner, 1984; Mark, 1995).

Ito, (Ito, 2012) formuleerde een hypothese die corticale spatiale aandachtsprocessen als het causale werkingsmechanisme voor complementaire kleurwaarnemingsprocessen installeert. Hij meent dat bij complementaire kleurwaarnemingsprocessen geen retinale, maar enkel corticale activiteit betrokken is.

Vanuit de constatactie dat men het nabeeld niet enkel vanuit retinale ganglionprocessen kan verklaren indien een complementair nabeeld niet in overeenstemming is met het retinale beeld, waarvan eerder onderzoek (1.1.3) al aantoonde dat dat mogelijk is (Sperandio, 2012; Qian, 2016), zette men een experiment op waarbij zeshoekige inductiestimuli cirkelvormige nabeelden genereerden en omgekeerd. De participanten kregen eerst een inductiestimulus in cirkel- (of zeshoekige) vorm aangeboden. Na adaptatie dienden ze een nabeeld waar te nemen. Dan werd het scherm gemaskeerd en vervolgens dienden de proefpersonen te rapporteren welk nabeeld ze hadden waargenomen door een keuze te maken uit twee vormen (cirkel/rechthoek) (Fig. 24). Aangezien het hier onopgevulde vormen betrof, die enkel uit contourlijnen bestonden, gaan de onderzoekers ervan uit dat het visuele systeem de inductiestimulus niet verwerkt als kleurenoppervlak, maar altijd verwerkt als een groep rechte lijnen. Men noemt deze veronderstelling de lineaire hypothese.

Deze gaat ervan uit dat enkel de spatiale vorm van de inductiestimulus van cruciaal belang is voor de waarneming van een nabeeld, dat altijd los van het retinale netvliesbeeld wordt gemoduleerd.

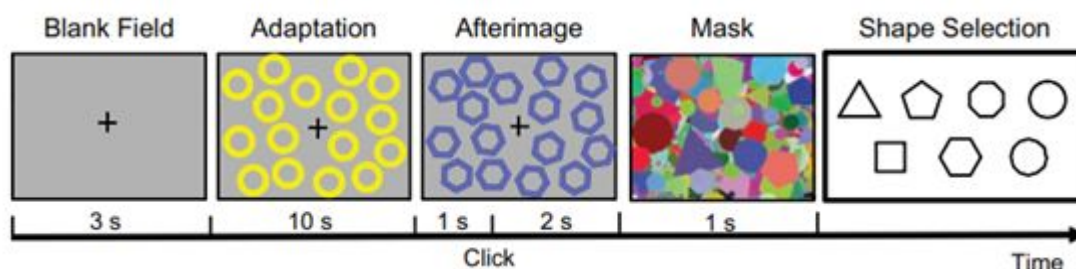


Fig. 24

Bijkomende evidentie daarvoor werd gegeven door aan te tonen dat het mogelijk is bij gezonde proefpersonen om enkel in het linkeroog een inductiestimulus aan te bieden, die een nabeeld veroorzaakt dat men met enkel het rechteroog kon waarnemen (Ito, 2012). Indien retinale netvliesbeelden hier medeverantwoordelijk zouden zijn voor het nabeeld (cfr. photopigment bleaching (1.1.1.2)), dan zou informatie over het retinale beeld van het (bij de inductiestimulus betrokken) linkeroog op een of andere manier overgeheveld moeten worden naar het andere (niet bij de inductiestimulus) betrokken rechteroog, wat onmogelijk is.

De lineaire hypothese meent dan ook dat enkel in de hersenen een nabeeldvorm kan worden gegenereerd d.m.v. de op oriëntatie afgestemde neuronen in de cortex. Het receptieve veld van de op oriëntatie afgestemde neurale cellen in het visuele veld wordt als relatief groot beschouwd.

Zeer recent onderzoek toont aan dat ook de superior pariëtale cortex - waar de laesie van B.C. was gelokaliseerd- oriëntatiesignalen van de inductiestimulus samen met oculomotorische oogsaccades verwerkt om de coördinatie van de bewegingen van de ledematen te controleren (Baltaretu, 2020).

Opnieuw zou het voorbarig zijn om te concluderen dat het significante effect van positie op de waarneming van complementaire kleurnabeelden ($p = 0.045$) dat in deze studie werd gevonden, daadwerkelijk samenhangt met de op oriëntatie afgestemde neurale cellen in de superior pariëtale cortex, maar het zou gezien de laesie van B.C. en de daaruit voortvloeiende bij hem aanwezige hemiplegie die hem verhinderde acties te ondernemen met de contralesionale ledematen, niet ondenkbaar zijn.

5.2 Limieten en sterktes van het onderzoek

Het gaat hier om een gevalstudie, waardoor geen vergelijking kon worden gemaakt met andere proefpersonen in dezelfde omstandigheden. Dit beperkte de mogelijkheden om veralgemenende conclusies te trekken uit het onderzoek.

Er werd enkel bevraagd of er complementaire kleurnabeelden werden waargenomen (ja/nee) en hoe deze eruitzagen (1-6). In dit onderzoek werden de duur en sterkte van de nabeelden niet expliciet gemeten. Dit is wel geprobeerd maar patiënten met hersenschade t.g.v. een cerebrovasculair accident bleken heel snel vermoeid te zijn. Complementaire nabeelden blijven vaak enkele minuten zichtbaar. Indien men de patiënten zou gevraagd hebben zich na elke trial te blijven concentreren op het nabeeld tot dit zou zijn verdwenen, zou dit te veel energie gevraagd hebben van de patiënt, daarom werd ervoor gekozen om een categorisch onderscheid te maken tussen het wel of niet waarnemen van een nabeeld.

Om de impliciete waarneming en de zichtbaarheid van de inductiestimuli te testen werd enkel gevraagd de waarneming van de inductiestimulus en zijn aantal te rapporteren. Er werd geen

uitvoerige beschrijving gevraagd om afleiding te vermijden en ongewenste cognitieve verwerkingsprocessen te voorkomen. Dit zorgde echter voor minder uitgebreide informatie over de eigenlijke (inductie)stimuluswaarneming.

Ook de oogsaccades om de gerichte foveale aandacht nauwkeurig te meten (Spillman, 1994) werden niet gevolgd, maar men ging ervan uit dat B.C. zich enkel op het aangeboden scherm zou concentreren, aangezien de afname van het experiment gebeurde in het donker, waardoor afleiding tot een minimum werd beperkt.

De keuze om de inductiestimuli en hun achtergrond in aan elkaar complementaire combinaties groen (0,255,0) /magenta (255,0,255), rood (255, 0, 0) / cyaan (0,255,255) (Pridmore, 2011) en blauw (0,0,255) / geel (255,255,0) te presenteren zorgde voor een uitgebalanceerd evenwicht van de representatie van het RGB- en het CMY-kleurenspectrum. Spijtig genoeg garandeerde de kijkafstand niet dat het volledige visuele veld door het scherm werd gedekt, maar ook hier minimaliseerde de donkere ruimte eventuele afleiding van het scherm (Fig. 12F). Dat de lichtsterkte van elke stimulus werd gemeten maakt een feilloze replicatie mogelijk.

Er waren omwille van de na enige tijd optredende vermoeidheidsverschijnselen bij B.C. slechts twee blokken voorzien, waarin telkens dezelfde stimuli werden aangeboden. Idealiter waren er meer reproducties geweest van de trials.

De voorafgaande testen (3.1) werden omwille van de hemiplegie met de rechterhand/arm gedaan, maar dan test je eigenlijk vooral de motorische werkzaamheid van de gezonde contralaterale linkerhemisfeer. Het kon interessant geweest zijn om de testen ook eens in de mate van het mogelijke met de linkerarm/hand te laten doen om de schade in de rechter superior pariëtale cortex, waar oriëntatiesignalen van de inductiestimulus samen met oculomotorische oogsaccades verwerkt worden om de coördinatie van de bewegingen van de ledematen te controleren (Baltaretu, 2020) kon worden nagegaan, en te vergelijken met de resultaten van de rechterarm/hand.

De sterkte van dit onderzoek was de vernieuwende idee om complementaire kleurwaarnemingen te testen bij patiënten met unilateraal spatiaal neglect. Zij vertonen vaak unilaterale aandachts- en bewustzijnsstoornissen m.b.t. die hogere corticale processen na schade in pariëtale cortex m.b.t. spatiale oriëntatie (Kerkhoff, 1997), aandacht (Posner, 1984), bewustzijn (Mark, 1985) en semantische processen (McGlinchey-Berroth, 1993; Làdavas, 1993; Berti, 1992; Viggiano, 2012). Deze zijn tevens betrokken bij complementaire waarnemingsprocessen (Lupyan, 2015; Boxel, 2010; Baijal & Srinivasan, 2009; Tsuchiya, & Koch, 2005; Long, 1994; Francis, 2004; Van Horn, 2007, Bachman, 2010).

Dit resulteerde in een vernieuwende kijk op complementaire kleurwaarnemingsprocessen, die vroeger vaak ten onrechte als epifenomeen van visuele perceptie werden beschouwd. Doordat de differentiatie is aangetoond tussen het waarnemen van enerzijds inductiestimuli zoals we deze

waarnemen in de dagdagelijkse omgeving om ons heen en anderzijds de waarneming van complementaire nabeelden indien men er de aandacht op vestigt ($p=0.03$) kan verder onderzoek bij deze patiëntengroep of andere ‘niet gezonde proefpersonen’ waarbij mogelijks eenzelfde differentiatie wordt gevonden, meer klaarheid verschaffen over de rol die complementaire nabeelden spelen bij visuele perceptie.

5.3 Suggesties voor verder onderzoek en hun klinische implicaties

“Afterimages reflect brain activities and provide us the means to know those activities in a directly visible form.”

Ito, 2012

De onderzoeksvraag voor de toekomst zal zijn na te gaan wat er nu eigenlijk wordt waargenomen bij complementaire kleurwaarnemingen.

Onderzoekers zoals Ito menen dat complementaire kleurnabeelden als een zichtbare uitdrukking van hogere corticale processen kunnen worden begrepen (Ito, 2012).

Onderzoekers die de opponent processtheorie en de ‘photopigment bleaching hypothesis’ aanhangen, menen dat in de complementaire kleurnabeelden de werking van retinale ganglioncellen zichtbaar wordt (Palmer 1999; Purves & Beau Lotto, 2002; Goldstein, 2010; Hurvich & Jameson, 1956; De Valois, 1966) en ten slotte zijn er ook wetenschappers die menen dat complementaire nabeelden zowel retinale als hogere corticale processen begeleiden (Ziadi, 2012; Yeonan-Kim, 2019).

De opdracht zal zijn om na te gaan of complementaire kleurnabeelden een op zichzelf staand fenomeen zijn, die perceptuele verwerkingsprocessen in de retina en cortex enkel begeleiden, of dat complementaire nabeelden inderdaad de zichtbare uitdrukking zijn van hogere corticale en/of retinale processen.

Indien dat laatste het geval zou zijn, zou dat impliceren dat men in staat is door aandacht een deel van de eigen perceptuele verwerkingsprocessen waar te nemen.

Op zich is dat niet ondenkbaar. Wanneer informatie van onze zintuigen de hersenen bereikt, wordt de sensorische informatie op een hoger niveau van verwerking gekoppeld aan emoties (LeDoux, 1990) en cognities (Hebb, 1949; Lazarus, 1991). Het nadenken over een emotie of gedachtegang is vervolgens mogelijk door wat men *metacognitie* noemt (Flavell, 2007) op een nog hoger corticaal niveau in de frontale cortex (Kalat, 2004). Metacognitie is niet meer weg te denken als onderdeel van de hedendaagse psychotherapeutische interventies waar zelfreflectie en het zich bewust worden van de eigen denkpatronen centraal staat.

Niets weerlegt de these van Ito (Ito, 2012) dat ook het waarnemen van perceptuele processen, waarvoor we de term *sensorische metaperceptie* zouden kunnen introduceren, mogelijk is op een hoger niveau.

Bij cognitieve metapercepties - waarmee cognitieve overtuigingen worden aangeduid van hoe men door anderen wordt waargenomen (Kisler, 1998) - en bij metacognitie (Flavell, 1979) - waarmee een “(na)denken over het eigen denken” wordt benoemd - wordt in beide gevallen gerefereerd naar een cognitieve activiteit van een hogere orde, die mogelijk wordt door de aandacht op het eigen denkproces te richten - waardoor de bewustwording van de individuele cognitieve of affectieve processen mogelijk wordt gemaakt.

Zo zou men ook m.b.t. complementaire kleurwaarnemingsprocessen kunnen spreken over een perceptuele activiteit van een hogere orde, die door de aandacht op het eigen waarnemingsproces te richten, de bewustwording van de individuele sensorische processen mogelijk maakt en geen “nadenken” daarover maar een “nabeelden” daarvan impliceert.

In verder onderzoek daarnaar ligt een grote klinische onderzoeksmeerwaarde besloten, aangezien men in dat geval a.d.h.v. de duur en sterkte van complementaire nabeelden (informatie over) de retinale en/of corticale processen rechtstreeks en objectief zou kunnen meten zonder invasieve ingrepen op een technisch eenvoudige manier.

Zolang men echter geen inzicht heeft in de functie die complementaire kleurnabeelden hebben als onderdeel van visuele perceptie, blijven alle interpretaties hypothetisch en kan men de informatie die de nabeelden verschaffen vanuit hun correlaties met de vele hogere corticale processen (Long, 1994; Francis, 2004; Tsuchiya & Koch, 2005; Van Horn, 2007; Baijal & Srinivasan, 2009; Bachman, 2010; Boxel, 2010; Ito, 2012; Cheal, 2014; Lupyan, 2015; Yeonan-Kim, 2019) nog niet interpreteren en dus ook in de klinische onderzoekspraktijk nog niet hanteren.

Dit experiment verleende nieuwe evidentie voor een fysiologisch navolgbare correlatie tussen het waarnemen van complementaire kleurnabeelden en schade aan de pariëtale cortex, aangezien niet in elke conditie evenveel nabeelden expliciet werden waargenomen zoals dat bij gezonde proefpersonen het geval is.

Welke cognitieve processen, naast hogere corticale processen zoals spatiale frequentieverwerking (Yeonan-Kim, 2019), semantiek (Lupyan, 2015), aandacht en bewustzijn (Boxel, 2010; Baijal & Srinivasan, 2009; Tsuchiya, & Koch, 2005) en spatiale oriëntatie (Long, 1994; Francis, 2004; Van Horn, 2007; Bachman, 2010) gecorreleerd kunnen worden aan het bewust waarnemen van complementaire kleurnabeelden zou in verder onderzoek kunnen worden nagegaan door dit onderzoek met B.C. verder uit te breiden.

Dit onderzoek met B.C. vergeleek in een eerste aanzet zeer eenvoudig de waarneming van 6 soorten inductiestimuli in 4 verschillende condities (LVF, RVF, CENTER, BOTH) met de waarneming van complementaire nabeelden in deze 4 condities.

Toekomstig onderzoek zou daarop een uitbreiding kunnen zijn.

Om een eventueel aandachtseffect op de complementaire nabeelden door afleiding van de inductiestimulus t.g.v. extinctie na te gaan zou men dit experiment kunnen repliceren met patiënten die uitdrukkelijk visuele extinctie vertonen.

Men zou tevens bij patiënten - die net als B.C. een gedifferentieerd waarnemingspatronen tussen inductiestimuli en complementaire nabeelden vertonen - de waarneming van inductiestimuli en de waarneming van complementaire nabeelden in bepaalde andere condities (m.b.t. aandacht, spatiale oriëntatie etc.) kunnen vergelijken met elkaar.

Er kan dan worden nagegaan onder welke voorwaarden de complementaire kleurwaarneming en de reguliere stimulusperceptie in de dagdagelijkse omgeving, van elkaar verschillende of dezelfde uitkomsten vertonen.

Men zou het experiment met B.C. kunnen herhalen, maar in plaats van kleurrijke kubussen te gebruiken zou men genuanceerder de stimuli uit het experiment van Viggianoa (Viggianoa, 2012) kunnen gebruiken en inductiestimuli aanbieden die worden onderverdeeld in levende/ niet levende categorieën (dieren/gebruiksvoorwerpen). Indien in dezelfde condities zowel de inductiestimuli als de complementaire nabeelden wel/niet worden waargenomen met een onderscheid tussen de categorieën (dieren/gebruiksvoorwerpen) kan men veronderstellen dat complementaire waarnemingsprocessen ook aan (semantische) wetmatigheden zijn onderworpen.

De categorieën kunnen ook worden aangepast aan het onderzoek van Lupyan (Lupyan, 2015).

Onderzoek toont aan dat de intensiteit van de kleurwaarneming bij complementaire kleurnabeelden beïnvloed wordt door semantische (geheugen)informatie (Lupyan, 2015). De complementaire kleurnabeelden van objecten met intrinsieke kleuren (bv. een oranje pompoen) of scènes die elementen met intrinsieke kleuren bevatten (bv. gras/lucht) leiden tot sterkere nabeelden dan adaptatie aan willekeurig ingekleurde inductiestimuli (bv. een oranje auto) of bij scènes waar de elementen arbitraire kleuren bevatten (boeken).

Indien bij corticale schade in dezelfde condities zowel de inductiestimuli als de complementaire nabeelden wel/niet worden waargenomen, met een onderscheid tussen de categorieën, kan men veronderstellen dat complementaire waarnemingsprocessen ook aan (deze semantische) wetmatigheden zijn onderworpen.

Zulke onderzoeken kunnen enkel bij patiënten met corticale schade worden onderzocht die gedifferentieerde waarnemingspatronen tussen inductiestimuli en complementaire nabeelden vertonen, omdat bij hen, in tegenstelling tot gezonde proefpersonen, deze gedifferentieerde

waarnemingspatronen meer inzicht kunnen verschaffen in de aan deze waarnemingsprocessen onderliggende wetmatigheden.

Bij gezonde proefpersonen bleken de visuele illusie-effecten behouden te blijven bij het waarnemen van complementaire kleurnabeelden. Men gaat er daardoor van uit dat hogere cognitieve verwerkingsprocessen de waarneming van complementaire nabeelden beïnvloeden (Qian, 2016; Sperandio, 2012).

Onderzoek toonde aan dat patiënten met unilateraal spatiaal neglect visuele illusie-effecten blijven vertonen voor impliciet waargenomen stimuli in het verwaarloosde contralesionale veld (Ro, 1996; Daini, 2002; Vuilleumier, 1998; Vallar, 2000; Mattingley, 1997).

Indien men twee condities voorziet in een experiment, waarbij in de ene conditie het behoud van visuele illusies wordt nagegaan voor impliciet waargenomen stimuli in het verwaarloosde contralesionale veld en in de tweede conditie het behoud van visuele illusies wordt nagegaan m.b.t. complementaire kleurwaarnemingsprocessen in het verwaarloosde contralesionale veld, dan zou men - in navolging van dit onderzoek - kunnen nagaan in welke gevallen de schade aan de pariëtale cortex al dan niet een obstructie is voor één van de condities. Door de verschillende condities met elkaar te vergelijken kan men conclusies trekken over de vraag of het waarnemen van impliciet waargenomen stimuli aan andere of dezelfde wetmatigheden onderworpen is dan het waarnemen van complementaire kleurnabeelden.

Om te verifiëren of we complementaire kleurwaarnemingsprocessen zouden kunnen begrijpen als de uitdrukking van hogere corticale en/of retinale processen die een (perceptuele) bewustwording van zintuigelijke waarnemingsprocessen mogelijk maken, kan onderzoek worden gedaan naar de verschillen van complementaire kleurwaarneming bij doelgroepen met van elkaar verschillende perceptuele ervaringen t.g.v. deficieten op retinaal en corticaal niveau. Men zou kunnen nagaan of die verschillende doelgroepen van elkaar gedifferentieerde perceptuele processen vertonen en van elkaar gedifferentieerde nabeelden waarnemen t.g.v. corticale of retinale afwijkingen.

Dat laatste zou kunnen worden nagegaan door te onderzoeken of gezonde proefpersonen andere nabeelden waarnemen dan proefpersonen met een retinale aandoening die de kleurwaarneming beïnvloedt, zoals dat het geval is bij achromatopsie (waarbij geen van de drie soorten kegels in de retina functioneert, waardoor de wereld in grijstinten wordt waargenomen), protanomalie (verminderde werking van de M-kegels), deuteranomalie (kleurenzwakte voor groen door verminderde werking van de L-kegels) en tritanomalie (verminderde werking van de S-kegeltjes).

Om perceptuele verschillen t.g.v. corticale processen te meten zou men vergelijkende studies tussen patiënten met unilateraal spatiaal neglect en patiënten die lijden aan homonieme hemianopsie kunnen opzetten. Onderzoek toonde aan dat patiënten met homonieme hemianopsie ook nabeelden rapporteerden (Bender & Tueber, 1946; Bender & Kahn, 1949; Pöpel, 1973; Weiskrantz, 1974; Torjussen, 1976). Indien men twee patiëntengroepen zou kunnen samenstellen die beide contralesionale visuele veldverduisteringssymptomen vertonen ondanks gedifferentieerde corticale laesies en men zou beide groepen aan dezelfde experimentele condities blootstellen, zou men een boeiende vergelijking tussen beide groepen kunnen maken, zeker wanneer er nog een controlegroep gezonde proefpersonen onder dezelfde condities zou worden getest. Dit zou bijkomende evidentie kunnen geven voor de opvatting dat niet enkele retinale, maar ook corticale processen betrokken zijn bij complementaire kleurwaarneming (Lui, 2017; Hadjikhani, 1998; Hofer, 2005; Field, 2010; Zaidi, 2012). Daarnaast zou zo een vergelijkend onderzoek meer klaarheid kunnen brengen over welke corticale zones daar al dan niet bij betrokken zijn bij de bewuste waarneming van complementaire nabeelden en of de verschillen zijn tussen beide doelgroepen m.b.t. de duur en sterkte van de nabeelden die aan de corticale laesie zouden kunnen worden toegeschreven.

Ten slotte zou het bijzonder interessant kunnen zijn om na te gaan of emotionele processen en mentale aandoeningen samenhangen met complementaire kleurwaarnemingsprocessen. Dit is een vrij nieuw en recent onderzoeksdomein.

Onderzoek toonde aan dat complementaire waarnemingsprocessen bij patiënten met schizofrenie (Thakar, 2020) niet verschillen van gezonde proefpersonen. Bij volwassenen met autisme worden tegenstijdige onderzoeksresultaten gepubliceerd. Maule rapporteerde geen verschil tussen mensen met autisme en gezonde proefpersonen (Maule, 2018). Sperandio toonde aan dat volwassenen met autisme persistentere complementaire nabeelden rapporteerden (Sperandio, 2017) en ook onderzoek met emotioneel geladen inductiestimuli bij proefpersonen met ASD (Autisme Spectrum Disorder) vertonen van gezonde proefpersonen verschillende complementaire nabeelden (Rutherford, 2012).

Om de relatie tussen visuele perceptie en emotie te onderzoeken zou men complementaire kleurwaarnemingsprocessen ook bij het onderzoek met gezonde proefpersonen kunnen betrekken en nabeelden in verschillende emotionele condities kunnen onderzoeken, iets wat tot op heden, net als onderzoek naar de complementaire kleurwaarnemingsprocessen bij niet gezonde proefpersonen zoals B.C., nog een onontgonnen onderzoeksdomein is dat echter heel interessant zou kunnen zijn.

Recent onderzoek toonde aan dat geconcentreerde meditatie een invloed had op de duur, helderheid en intensiteit van de complementaire nabeelden. Een groep Sahaj Samadhi Meditators en een aan de

leeftijden gematchte controlegroep werd er met elkaar vergeleken op complementaire kleurwaarneming. De nabeelden van de groep mediterenden waren significant scherper, helderder en langduriger (Srinivasan, 2017).

Meditatie correleert niet enkel met complementaire nabeelden, maar ook met tal van emotionele aandoeningen (Ramel, 2004; Hilton, 2017; Ball, 2017).

Indien meditatie correleert met zowel het ervaren van emoties (Ramel, 2004; Hilton, 2017; Ball, 2017) als met het waarnemen van complementaire nabeelden (Srinivasan, 2017), zou men zich de vraag kunnen stellen of er ook een correlatie tussen emoties en het waarnemen van complementaire nabeelden bestaat. En inderdaad: wanneer zowel niet- als wel emotionele gezichten als inductiestimulus worden aangeboden, verschillen de complementaire nabeelden afhankelijk van de inductiestimulus die werd aangeboden (Cheal, 2014).

Naast deze bottom-up invloed van emotie spelen ook emotie-gerelateerde top-downprocessen een rol: Interventies zoals meditatie en oefeningen om de aandacht te richten (Kabat-Zinn, 1990) hebben een significante invloed op tal van emotionele aandoeningen zoals depressie (Ramel, 2004) en PTSS (Hilton, 2017) of chronische pijn (Ball, 2017). Bovendien toont onderzoek aan dat de mentale gemoedstoestand een rechtstreekse invloed heeft op zintuigelijke waarnemingen; een positieve gemoedsstemming heeft een invloed op aandachtsprocessen bij visuele perceptie (De Raedt, 2013). Aandachtsprocessen worden frequent onderzocht m.b.t. complementaire kleurwaarnemingsprocessen (Boxel, 2010; Baijal & Srinivasan, 2009; Tsuchiya & Koch, 2005) en complementaire kleurwaarnemingsprocessen kunnen net als ERP's die aandachtsprocessen meten (Mikami, 2019), objectief worden gemeten m.b.t. hun duur en sterkte, dat geeft mogelijkheden voor de klinische (onderzoeks)praktijk in de toekomst.

M.b.t. de implementatie van perceptuele processen in de psychotherapeutische context kan het betrekken van oefeningen aangaande de zintuigen bij psychotherapeutische interventies zinvol zijn bij de behandeling van (C)PTSS ((complex)Post Traumatisch Stress Syndroom) (Hart, 2007).

Zintuigelijke waarnemingsoefeningen worden ook in psychotherapeutische settings bij BPS (Borderline persoonlijkheidsstoornis) met succes gebruikt om de bewustere ervaring van het eigen lichaam en de omgeving mogelijk te maken (Haeyen, 2007).

M.b.t. depressie en cognitieve processen zoals ruminatie worden therapeutische interventieprogramma's gebruikt die visuele perceptieprocessen en gerichte aandacht combineren. Cognitieve controletherapie (CCT) is een voorbeeld van een neurocognitieve interventie, waarbij gebruik wordt gemaakt van computergebaseerde werkgeheugen oefeningen met visuele stimuli die leiden tot het verbeteren van depressieve symptomen (De Raedt, 2015).

De samenhang tussen complementaire kleurwaarneming en variabelen zoals aandachts- en affectieve processen zou in verder onderzoek moeten worden belicht.

Pas dan, wanneer men meer inzicht zal hebben verkregen in de rol van complementaire nabeelden bij visuele perceptie en indien blijkt dat complementaire kleurwaarnemingen in duur en sterkte bij bepaalde doelgroepen significant verschillen i.v.m. gezonde proefpersonen aangaande bovenstaande variabelen - zoals dat ook het geval is bij ERP's (De Raedt, 2013) - zou men kunnen nagaan of complementaire kleurwaarnemingsprocessen net als ERP's informatie zouden kunnen verschaffen over emotionele of cognitieve processen die samengaan met visuele perceptie, maar zoals voordien al aangehaald, zolang men geen inzicht heeft in de functie die complementaire kleurnabeelden hebben als onderdeel van visuele perceptie, kan men informatie die de nabeelden verschaffen nog niet interpreteren of gebruiken.

6 Algemene conclusie

Complementaire kleurwaarneming is een lang verwaarloosd, maar gelukkig recentelijk terug onder de aandacht gekomen onderzoeksdomein dat veel inzicht zou kunnen verschaffen over de werkingsmechanismen van visuele perceptie in het bijzonder en op termijn wellicht ook over zintuigelijke waarneming in het algemeen. Het laterale complementarisme in de opponente neuronpopulaties in de retina, laterale geniculate nucleus en cortex (Pridmore, 2011) wordt beschouwd als de fysiologisch onderliggende structuur van complementaire kleurwaarnemingsprocessen (Palmer, 1999; Purves & Beau Lotto, 2002; Goldstein, 2010; Eagleman, 2001), een antagonistisch principe van laterale inhibitie dat we interessanterwijze ook terugvinden bij olfactorische, auditieve en nociceptieve zintuigelijke waarnemingsprocessen, wat kan duiden op het feit dat in de complementaire waarnemingsprocessen een gemeenschappelijke wetmatigheid wordt uitgedrukt die voor alle zintuigelijke waarnemingen van toepassing is.

De fysiologische bevindingen in de neuronpopulaties die het visuele waarnemingsproces en de complementaire nabeelden vergezellen kan men in onderzoek waarnemen. Over de betekenisverlening van deze processen moet men durven nadenken, op een kritische manier: men beschouwde complementaire nabeelden decennialang ten onrechte als het gevolg van neuronale vermoeidheidsprocessen in de retina (photopigment bleaching), als een onbelangrijk bijproduct van visuele perceptie. Nu ziet men een steeds groeiend aantal correlaties dat wordt gevonden tussen complementaire nabeelden en hogere corticale processen die betrokken zijn bij visuele perceptie zoals aandacht en bewustzijn (Boxel, 2010; Baijal & Srinivasan, 2009; Tsuchiya & Koch, 2005), semantische processen (Lupyan, 2015), spatiale oriëntatie en frequentieverwerking (Yeonan-Kim, 2019; Long, 1994; Francis, 2004; Van Horn, 2007, Bachman, 2010; Ito, 2012), ook correlaties met emotionele processen kunnen aan de opsomming worden toegevoegd (Cheal, 2014).

Toekomstig onderzoek zal hopelijk meer inzicht verschaffen in wat de mogelijke functie is van complementaire kleurnabeelden in het geheel van de vele complexe processen die een visuele perceptie van de omgeving mogelijk maken. Deze gevalstudie heeft geprobeerd zijn steentje bij te dragen in het onderzoek naar de onderliggende mechanismen van complementaire kleurwaarnemingsprocessen door aan te tonen dat niet enkel de retinotectale visuele route, maar ook specifiek de pariëtale cortex een vermoedelijk rechtstreekse rol speelt m.b.t. complementaire kleurwaarnemingsprocessen. Daarnaast werd voor het eerst aangetoond dat de bewuste waarneming van een stimulus geen voldoende voorwaarde is voor het bewust waarnemen van complementaire kleurnabeelden. De vraag wat we nu eigenlijk precies waarnemen bij het zien van complementaire kleurnabeelden blijft vooralsnog een raadsel waar enkel verder wetenschappelijk onderzoek, in de ruimste zin van het woord, opheldering over zal kunnen verschaffen.

Referenties

- Allman, J., Miezin, F. & McGuinness, E. (1985). Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: neurophysiological mechanisms for local – global comparisons in visual neurons. *Annual Review of Neuroscience*, 8, 407–430.
- Anstis, S. M. (1975). In *Handbook of Psychobiology*. Gazzaniga, M. S. & Blakemore, C. (Eds.), (pp. 269–323). New York: Academic
- RC Atkinson, R.C., Shiffrin, R.M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. In *The Psychology of Learning and Motivation: advances in research and theory (Vol.2.)*. K.W. Spence & J.T. Spence (Eds.). New York: Academic Press
- Bachmann, T., Mund, C. (2010) Covert spatial attention in search for the location of a color-afterimage patch speeds up its decay from awareness: Introducing a method useful for the study of neural correlates of visual awareness. *Vision Research*, 50(11), 1048-1053. doi.org/10.1016/j.visres.2010.03.013
- Baijal S, Srinivasan N. (2009) Types of attention matter for awareness: a study with color afterimages. *Conscious Cogn.* 18(4):1039-1048. doi:10.1016/j.concog.2009.09.002
- Bakshi, A., Ghosh, K. (2017). A Neural Model of Attention and Feedback for Computing Perceived Brightness in Vision. In *Handbook of Neural Computation*, (pp. 487–513)
- Ball, E. et al. (2017) Does mindfulness meditation improve chronic pain? A systematic review. *Current Opinion in Obstetrics and Gynecology*, 29 (6), 359-366.
- Baltaretu, B.R.(2020). Parietal Cortex Integrates Saccade and object orientation signals to update grasp plans. *Journal of Neuroscience* DOI: <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0300-20.2020>
- Baumgartner, G. (1960). Indirekte Grobenbestimmung der rezeptiven Felder der Retina beim Menschen mittels der Hermannschen Gittertauschung. *Pflugers Archiv für die gesamte Psychologie*, 272, 21- 22.
- Beau Lotto, R., Purves, D. (2002). The empirical basis of color perception. *Consciousness and Cognition*, 11(4), 609–629. [https://doi.org/10.1016/s1053-8100\(02\)00014-4](https://doi.org/10.1016/s1053-8100(02)00014-4)
- Bender, M. B., Kahn, R. L. (1949). After-imagery in defective fields of vision. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 12(3), 196–204.
- Bender, M.B., Teuber, H.L., (1946). Phenomena of fluctuation, extinction and completion in visual perception. *Archives of Neurology And Psychiatry*, 55(6), 627. <https://doi.org/10.1001/archneurpsyc.1946.02300170075008>
- Berti, A., Rizzolatti, G. (1992). Visual processing without awareness: Evidence from unilateral neglect *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4 (4), 345-351.
- Betensky, M.G. (1995). What do you see? Phenomenology of therapeutic art expression. London & Bristol: J.Kingsley
- Billock, V. A., Gleason, G. A.; Tsou, B.H. (2001). Perception of forbidden colors in retinally stabilized equiluminant images: an indication of softwired cortical color opponency? *Journal of the Optical Society of America A*, 18(10)
- Bisiach E, Luzzatti C., (1978), Unilateral neglect of representational space. *Cortex*, 14(1),129-33.
- Brascamp, J. W., van Boxtel, J. J., Knapen, T., Blake, R. (2010). A dissociation of attention and awareness in phase-sensitive but not phase-insensitive visual channels. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 2326–2344.
- Brindley, G.S. (1970). *Physiology of the Retina and the Visual Pathway*. Baltimore: Williams & Wilkins.

- Brindley, G. S. (1962). Two new properties of foveal afterimages and a photochemical hypothesis to explain them. *Journal of Physiology*, 164, 168–179.
- Brown, J. L. (1965). Afterimages. In *Vision and visual perception* C. H. Graham (Ed.), (pp. 301–302). NY: Wiley.
- Brysbaert, M. (2011). *Psychologie*. London: Academia Press
- Burr, D. C., Morrone, M. C., Ross, J. (1994) Selective suppression of the magnocellular visual pathway during saccadic eye movements. *Nature*, 371, 511–513.
- Byrne, A., Hilbert, D. R. (2003). Color realism and color science. *Behavioral & Brain Sciences*, 26, 3-64.
- Cave, R., Batty, M.J. (2006). From searching for features to searching for threat: Drawing the boundary between preattentive and attentive vision. In R. Parasuraman (Ed.), *The Attentive Brain* (pp. 629-646). Cambridge: MIT Press.
- Cheal, J.L., Heisz J.J., Walsh, J.A., Shedden J.M., Rutherford, M.D. (2014), Afterimage induced neural activity during emotional face perception. *Brain Res.* 2014;1549:11-21. doi:10.1016/j.brainres.2013.12.020
- Churchland, P. M. (2005). Chimerical colors: Some phenomenological predictions from cognitive neuroscience. *Philosophical Psychology*, 18, 527-560.
- Cornsweet, T. (1970). *Visual perception*. New York: Academic Press.
- Crane, H. D., Piantanida, T. (1983). On Seeing Reddish Green and Yellowish Blue. *Science*, 221(4615), 1078–1080.
- Daini, R., Angelelli, P., Antonucci, G., Cappa, S. F., Vallar, G. (2002). Exploring the syndrome of spatial unilateral neglect through an illusion of length. *Experimental Brain Research*, 144(2), 224–237.
- Dartnall, H. J. L., Bowmaker, J. K., Mollon, J. D. (1983). Human visual pigments: microspectrophotometric results from the eyes of seven persons. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 220(1218), 115–130.
- Daw, N. W. (1962). Why After-Images are not Seen in Normal Circumstances. *Nature*, 196(4860), 1143–1145. <https://doi.org/10.1038/1961143a0>
- Dawson, M. R. W. (1998). *Understanding Cognitive Science*. Hoboken: John Wiley And Sons Ltd.
- Dehaene, S., Changeux, J., Naccache, L., Sackur, J., Sergent, C. (2006). Conscious, preconscious, and subliminal processing: A testable taxonomy. *Trends in Cognitive Sciences*, 10, 204–211.
- De Raedt, R. et al. (2013) Positive emotion broadens attention focus through decreased position-specific spatial encoding in early visual cortex: Evidence from ERPs. *Cogn Affect Behav Neurosci* 13, 60–79
- De Raedt, R. et al (2014) Cognitive control therapy and transcranial direct current stimulation for depression: A randomized, double-blinded, controlled trial. *Journal of Affective Disorders*, 162 (20), 43-49
- Derrington, A. M., Krauskopf, J., & Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *Journal of Physiology*, 357, 241–265.
- De Valois, R. L., Abramov, I. & Jacobs, G. H. (1966). Analysis of response patterns of LGN cells. *Journal of the Optical Society of America*, 7, 966 – 977.
- Driver, J., & Halligan, P. W. (1991). Can visual neglect operate in object-centered co-ordinates? An affirmative single-case study. *Cognitive Neuropsychology*, 8(6), 475-496.
- Driver, J. & Mattingley, J. (1998). Parietal neglect and visual awareness. *Nature Neuroscience*, 1, 17–22.

- J. Driver, J. et. al. (2001) Functional magnetic resonance imaging and evoked potential correlates of conscious and unconscious vision in parietal extinction patients. *NeuroImage*, 14 (1), 568-575.
- Eagleman, D. M., (2001). Visual illusions and neurobiology, *Nature Reviews- Neuroscience* (2), 920-926.
- Egly, R., Driver, J., & Rafal, R. D. (1994). Shifting visual attention between objects and locations: Evidence from normal and parietal lesion subjects. *Journal of Experimental Psychology: General*, 123(2), 161–177.
- Esterman, M., McGlinchey-Berroth, R., Verfaellie, M., Grande, L., Kilduff, P., Milberg, W. (2002) Aware and unaware perception in hemispatial neglect: Evidence from a stem completion priming task. *Cortex*, 38 (2), 233-246.
- Farnè, A., Ponti, F., & Làdavas, E. (1998). In search of biased egocentric reference frames in neglect. *Neuropsychologia*, 36, 611– 623.
- Ferber, S., & Karnath, H. (1999). Parietal and occipital lobe contributions to perception of straight ahead orientation. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 67(5), 572–578.
- Fermüller, & C. Malm, H. (2004) Uncertainty in visual processes predicts geometrical optical illusions, *Vision Research*, 44(7), 727-749. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2003.09.038>
- Field, G. D., Gauthier, J. L., Sher, A., Greschner, M., Machado, T. A., Jepson, L. H., Chichilnisky, E. J. (2010). Functional connectivity in the retina at the resolution of photoreceptors. *Nature*, 467(7316), 673–677
- Flavell, J. H. (1979). Metacognition and cognitive monitoring: A new area of cognitive–developmental inquiry. *American Psychologist*, 34(10), 906–911. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.34.10.906>
- Francis, G., Ericson, J. (2004). Using afterimages to test neural mechanisms for perceptual filling-in. *Neural Networks*, 17(5–6), 737-752.
- Ganz, L. (1966a). The mechanism of the figural aftereffect. *Psychological Review*, 73, 128–150.
- Ganz, L. (1966b). Is the figural aftereffect an aftereffect? A review of its intensity, onset, decay, and transfer characteristics. *Psychological Bulletin*, 66, 151–165.
- Gilroy L. A., & Blake R. (2005). The interaction between binocular rivalry and negative afterimages. *Current Biology*, 15, 1740–1744.
- Goethe J.W. (1810) *Zur Farbenlehre*. Frankfurt/Main: Deutscher Klassikerverlag
- Gordon, J. E. (1991). *Theories of visual perception*. New York: Psychology Press.
- Gouras, P. (1968) Identification of cone mechanisms in monkey ganglion cells. *Journal of Physiology*, 199, 533–547.
- Gruber, T.; Müller, M. (2002). Effects of picture repetition on induced gamma band responses, evoked potentials, and phase synchrony in the human EEG. *Brain Research. Cognitive Brain Research*. 13 (3): 377–392.
- Hadjikhani, N., Liu, A. K., Dale, A. M., Cavanagh, P., & Tootell, R. B. (1998). Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8. *Nature Neuroscience*, 1(3), 235–241.
- Haeyen, S. (2007). *Niet uitleven, maar beleven*. Houten: Bohn Stafleu van Loghum
- Hart, O., & Nijenhuis, E.R., & Steele, K. (2007). *The Haunted Self: Structural Dissociation and the Treatment of Chronic Traumatization*. Reehorst: Mens
- Hebb, D.O. (1949) *The organisation of behaviour*. New York: Wiley

- Heilman, K. M., Watson, R. T. & Valenstein, E. (1993). *Neglect and Related Disorders*. New York: Oxford University Press.
- Hering, E. (1878). *Zur Lehre vom Lichtsinne*. Vienna: Carl Gerolds Sohn
- Hermann, L. (1870). Eine Erscheinung simultanen Contrastes. *Pflüger, Archiv für die Gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, 3(1), 13–15.
- Hilton, L., Maher, A. R., Colaiaco, B., Apaydin, E., Sorbero, M. E., Booth, M., Shanman, R. M., & Hempel, S. (2017). Meditation for posttraumatic stress: Systematic review and meta-analysis. *Psychological Trauma: Theory, Research, Practice, and Policy*, 9(4), 453–460. <https://doi.org/10.1037/tra0000180>
- Hirsch, R. (2004). *Exploring Colour Photography: A Complete Guide*. London: Laurence King Publishing
- Hofer, H. (2005). Organization of the Human Trichromatic Cone Mosaic. *Journal of Neuroscience*, 25(42), 9669–9679. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.2414-05.2005>
- Holmes, G. (1945). Ferrier lecture: the organization of the visual cortex in man. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 361, 2239–2259.
- Hope, A.C.A. (1968). A Simplified Monte Carlo Significance Test Procedure. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 30(3), 582–598.
- Hsieh, P., & Tse, P. (2006). Illusory color mixing upon perceptual fading and filling-in does not result in ‘forbidden colors’. *Vision Research*, 46(14), 2251–2258.
- Hurvich, L. M. & Jameson, D. (1956) Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. IV. A psychological color specification system. *Journal of the Optical Society of America*, 46, 416–421.
- Ito, H. (2012). Cortical shape adaptation transforms a circle into a hexagon: A novel afterimage illusion. *Psychological Science*, 23(2), 126–132. <https://doi.org/10.1177/0956797611422236>
- Jameson, K., & D'Andrade, R. G. (1997). It's not really red, green, yellow, blue: an inquiry into perceptual color space. *Color Categories in Thought and Language*, 295–319. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511519819.014>
- Jones, P. D., & Holding, D. H. (1975). Extremely long-term persistence of the McCollough effect. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1(4), 323–327.
- Kabat-Zinn, J. (1990). *Full Catastrophe Living: Using the wisdom of your body and mind to face stress, pain, and illness*. New York: Dell Publishing
- Kalat, W. (2004). *Biological psychology*. Toronto: Thomson Wadsworth
- Kareemulla, S., Khasim, S.M., Samreen, S.S., Siddiqua, H.B., & Khatoon, J.M. (2017) Neuro psychological behavior of hemispatial neglect: a systematic anatomization on its paradigm and rehabilitation approach. *Indo American Journal of pharmaceutical sciences*, 4(11), 3901–3910.
- Karnath, H.O., Schenkel, P., & Fischer, B. (1991). Trunk orientation as the determining factor of the ‘contralateral’ deficit in the neglect syndrome and as the physical anchor of the internal representation of body orientation in space. *Brain*, 114(4), 1997–2014. <https://doi.org/10.1093/brain/114.4.1997>
- Kerkhoff (1999). Multimodal spatial orientation deficits in left-sided visual neglect. *Neuropsychologia*, 37(12), 1387–1405.

- Kisler, V.A. (1998). Perceptions and metaperceptions of same-sex social interactions in college women with troubled eating patterns. *Dissertation Abstracts International: Section B: The Sciences & Engineering*, 58 (9B), 5124.
- Kuks, J.B.M., & Snoek, J.W. (2012) *Klinische neurologie*. Houten: Springer Media B.V.
- E. Làdavas, E., Paladini, R., Cubelli, R. (1993). Implicit associative priming in a patient with left visual neglect. *Neuropsychologia*, 31 (12), 1307-1320.
- Lazarus, R.S. (1991). *Emotion and adaptation*. Oxford: Oxford University Press
- Lee, B.H., et al. (2004) The Character-line Bisection Task: a new test for hemispatial neglect. *Neuropsychologia*, 42(12), 1715-1724 DOI:10.1016/j.neuropsychologia.2004.02.015
- LeDoux, P., Cicchetti, A., Xagoraris, L.M., (1990) The lateral amygdaloid nucleus: sensory interface of the amygdala in fear conditioning. *Journal of Neuroscience* 10 (4), 1062-1069.
- Logan, G. D. (1994) Spatial attention and the apprehension of spatial relations. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20, (5), 1015-1036. DOI:10.1037/0096-1523.20.5.1015
- Lupyan, G. (2015). Object knowledge changes visual appearance: Semantic effects on color afterimages. *Acta Psychologica*, 161, 117–130.
- Macpherson, F., & Platchias, D. (2013). *Hallucination: Philosophy and psychology*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Maffei, L. & Fiorentini, A. (1976). The unresponsive regions of visual cortical receptive fields. *Vision Research*, 16, 1131–1139.
- Manzotti, R. (2017). A Perception-Based Model of Complementary Afterimages. *SAGE Open*, 7(1). <https://doi.org/10.1177/2158244016682478>
- Marcel, A.J., (1998). Blindsight and shape perception: deficit of visual consciousness or of visual function? *Brain*, 121(8), 1565–158.
- Mattingley, J. B., Davis, G., & Driver, J. (1997). Pre-attentive filling-in of visual surfaces in parietal extinction. *Science*, 275, 671–674.
- Maule, J., Stanworth, K., Pellicano, E. et al. (2018) Color Afterimages in Autistic Adults. *Journal of Autism Developmental Disorders* 48, 1409–1421 (2018). <https://doi.org/10.1007/s10803-016-2786-5>
- McCollough, C. (1965). Color adaptation of edge-detectors in the human visual system. *Science*, 149, 1115 – 1116.
- McGlinchey-Berroth, R., Milberg, W.P., Verfaellie, M., Alexander, M.P. (1993) Semantic processing in the neglected field: Evidence from a lexical decision task. *Cognitive Neuropsychology*, 10 (1), 79-108.
- McKeefry, D.J. & Zeki, S. (1997) The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Brain*, 120, 2229–2242.
- Mepean, J., Phuangsuwan, C., & Ikeda, M. (2017). Chromatic adaptation shown by the adapting and adapted colors in the afterimage. *Journal of the color science association of Japan*, 41(3), 77-78.
- Mesulam, M. (1981). A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Annals of Neurology*, 10(4), 309–325. <https://doi.org/10.1002/ana.410100402>
- Mikami, K.; Oura, K. (2019) Event Related Hemodynamics and Potentials evoked by Visual Attention Task. *Transactions of the Institute of Systems, Control and information engineers* 23 (2), p. 63-68

- Moscovitch, M., & Behrmann, M. (1994). Coding of Spatial Information in the Somatosensory System: Evidence from Patients with Neglect following Parietal Lobe Damage. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 6(2), 151–155.
- Newton, I. (1730). *Opticks: Or, a Treatise of the Reflections, Refractions, Inflections, and Colors*. London: Printed for William Innys at the West-End of St. Paul's
- T. Okada, T., Tanaka, S., Nakai, T., Nishizawa, S., et al. (2000) Naming of animals and tools: A functional magnetic resonance imaging study of categorical differences in the human brain areas commonly used for naming visually presented objects. *Neuroscience Letters*, 296 (1), 33-36.
- Palmer, S. E. (1999). *Vision Science: Photons to Phenomenology*. Cambridge: Bradford Bokk.
- Pöppel, E., Held, R., & Frost, D., (1973). Residual visual function after brain wounds involving the central visual pathways in man. *Nature*, 243, 295–296.
- Posner, M. I., & Petersen, S. E. (1990). The Attention System of the Human Brain. *Annual Review of Neuroscience*, 13(1), 25–42.
- Posner, M. I., Walker, J. A., Friedrich, F. J., & Rafal R. D. (1984) Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *Journal of Neuroscience*, 4, 1863–1874.
- Pridmore, R. W. (2011). Complementary colors theory of color vision: Physiology, color mixture, color constancy and color perception. *Color Research & Application*, 36(6), 394–412.
- Pridmore, R. W. (2012). Single cell spectrally opposed responses: opponent colors or complementary colors? *Journal of Optics*, 42(1), 8–18.
- Ptak, R; Valenza, N. (2005). The inferior temporal lobe mediates distracter-resistant visual search of patients with spatial neglect. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17 (5), 788-799.
- Qian, J., Liu, S., & Lei, Q. (2016). Illusory Distance Modulates Perceived Size of Afterimage despite the Disappearance of Depth Cues. *PLOS ONE*, 11(7).
- Rafal, R. (1994). Neglect. *Current Opinion in Neurobiology*, 4(2), 231–236.
- Ratliff, F. (1970). In *Ernst Mach Physicist and Philosopher*. Cohen, R. S. & Seeger, R. J. (Eds.) (165-184). Dordrecht: Reidel.
- Ramel, W., Goldin, P.R., Carmona, P.E. et al. The Effects of Mindfulness Meditation on Cognitive Processes and Affect in Patients with Past Depression. *Cognitive Therapy and Research* 28, 433–455 (2004). <https://doi.org/10.1023/B:COTR.0000045557.15923.96>
- Revonsuo, A. (2010) *Modified from Consciousness: The science of subjectivity*. New York: Psychology Press.
- Ritschel, T., & Eisemann, E. (2012). A computational model of afterimages. *Computer Graphics Forum*, 31, 529–534.
- Ro, T., Rafal, R.D. (1996). Perception of geometric illusions in hemispatial neglect. *Neuropsychologia*, 34(10), 973–978.
- Robertson, I. H., & Halligan, P. W. (1999). *Spatial neglect: A clinical handbook for diagnosis and treatment*. Hove: Psychology Press.
- Robertson, L. C., & Sagiv, N. (2005). *Synesthesia: Perspective from cognitive neuroscience*. NY: Oxford University Press.
- Röder, B., Rösler, F. & Spence, C. (2014). Early vision impairs tactile perception in the blind. *Current Biology*, 20(14), 121-124.

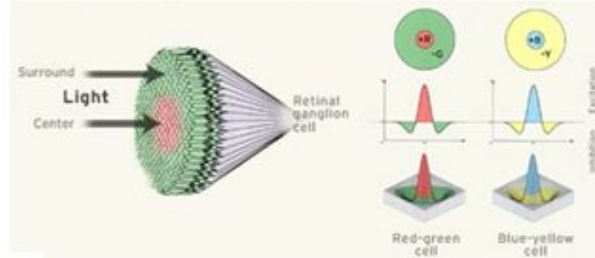
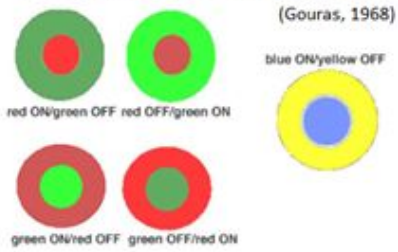
- Rossi, A. F. & Paradiso, M. A. (1999). Neural correlates of perceived brightness in the retina, lateral geniculate nucleus, and striate cortex. *Journal of Neuroscience*, 19, 6145–6156.
- Rutherford, M.D.; Troubridge, E.K. & Walsh, J. (2012). Visual Afterimages of Emotional Faces in High Functioning Autism. *Journal of Autism and Developmental disorders*, 42, 221–229 doi.org/10.1007/s10803-011-1233-x
- Sabra, A.I., ed. (1989). *The Optics of Ibn Al-Haytham. Books I-III. On Direct Vision* (London: The Warburg Institute).
- Snyder, D.M. (2001). *On the Relationship Between Proximal and Distal Stimuli and an Example of Its Significance to Physics*. arXiv:physics/9909008 [physics.gen-ph]
- Sperandio, I., Lak, A., & Goodale, M. A. (2012). Afterimage size is modulated by size-contrast illusions. *Journal of Vision*, 12(2), 18.
- Sperandio, I., Unwin, K.L., Landry, O. et al. (2017) Size Constancy is Preserved but Afterimages are Prolonged in Typical Individuals with Higher Degrees of Self-Reported Autistic Traits. *J Autism Dev Disord* 47, 447–459 (2017). <https://doi.org/10.1007/s10803-016-2971-6>
- Spillmann, L. (1994). The Hermann Grid Illusion: A Tool for Studying Human Perceptive Field Organization. *Perception*, 23(6), 691–708.
- Srinivasan, N., & Singh, A. (2017). Concentrative meditation influences visual awareness: a study with color afterimages. *Mindfulness*, 8(1), 17–26.
- Stein, W.J. (1921), *Historisch kritische Beiträge zur Entwicklung der neueren Philosophie*. Als Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der philosophischen Fakultät der Universität Wien vorgelegt und von dieser approbiert.
- Stratton, G. M. (1897). Vision without inversion of the retinal image. *Psychological Review*, 4, 341–463.
- Suarez, J. (2009). Reddish Green: A Challenge for Modal Claims About Phenomenal Structure. *Philosophy and Phenomenological Research*, 78(2), 346–391.
- Sumio, I., Tetsuo, F.†, & Hiroshi T.† (1987) Eye-fixation patterns in homonymous hemianopia and unilateral spatial neglect. *Neuropsychologia*, 25(4), 675-679.
- Sutherland, N. S. (1961). Figural after-effects and apparent size. *Quarterly journal of Psychology*. 8, 222–228.
- Suzuki, S., & Grabowecky, M. (2003). Attention during adaptation weakens negative afterimages. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, 29, 793–807.
- Svaetichin, G. (1956). Spectral response curves from single cones. *Acta Physiologica – The Scandinavian Physiological Society*, 39(134), 17-46.
- Thakkar, K. et al. (2020) Visual aftereffects in schizophrenia. DOI10.31234/osf.io/n3j7h
- Tant, M. L. M. (2002). *Visual performance in homonymous hemianopia: assessment, training and driving* (Proefschrift) Universiteit Groningen, Groningen.
- Tham, K. (1996).The baking tray task: a test of spatial neglect. *Neuropsychological Rehabilitation*, 6(1):19-26. doi: 10.1080/713755496.
- Thompson, B. (1802). Conjectures respecting the principles of the harmony of colors. In *Philosophical Papers*, Vol. 1. London: Cadell and Davies.

- Torjussen, T., (1976). Residual function in cortically blind hemifields. *Scandinavian Journal of Psychology*, 17, 320–322.
- Treisman, A. (2006). How the deployment of attention determines what we see. *Visual Cognition*, 14, (4–8), 411–443.
- Tse, P.U., Kohler, P.J., and Reavis, E.A. (2010). Attention modulates perceptual rivalry within after-images. *Journal of Vision*. 10 (194).
- Tsuchiya N., Koch C. (2005). Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nature Neuroscience*, 8, 1096–1101.
- Valberg, A. (2001). Unique hues: an old problem for a new generation. *Vision Research*, 41(13), 1645–1657. [https://doi.org/10.1016/s0042-6989\(01\)00041-4](https://doi.org/10.1016/s0042-6989(01)00041-4)
- Vallar, G., Daini, R., Antonucci, G. (2000). Processing of illusion of length in spatial hemineglect: a study of line bisection. *Neuropsychologia*, 38(7),1087-1097.
- Van Boxtel, J. J. A., Tsuchiya, N., & Koch, C. (2010). Consciousness and Attention: On Sufficiency and Necessity. *Frontiers in Psychology*, 1. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2010.00217>
- Van Boxtel, J. J. A., Tsuchiya, N., & Koch, C. (2010b). Opposing effects of attention and consciousness on afterimages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(19), 8883–8888.
- Van Horn, D. R., Francis, G. (2007). Orientation tuning of a two-stimulus afterimage: Implications for theories of filling-in. *Advances in Cognitive Psychology*. 3(3), 375–387. doi: 10.2478/v10053-008-0002-7
- Vizzari, V., Barba, S., Gindri, P., Duca, S., Giobbe, D., Cerrato, P., . . . Torta, D. (2017). Mechanical pinprick pain in patients with unilateral spatial neglect: The influence of space representation on the perception of nociceptive stimuli. *European Journal of Pain*, 21(4), 738–749.
- Viggianoa M.P. et al. (2012) Semantic category effects modulate visual priming in neglect patients. *Cortex*, 48(9), 1128-1137.
- Von Helmholtz, H., & Brüning, J. (2003). *Gesammelte Schriften*. Hildesheim: Olms-Weidmann.
- Von Helmholtz, H. (2000). *Treatise Physiological Optics*. London: Bloomsbury Academic.
- Voss, J.; Paller, K. A. (2009) An electrophysiological signature of unconscious recognition memory. *Nature Neuroscience*, 12(3): 349 -355.
- Vuilleumier, P. & Landis, T. (1998). Illusory contours and spatial neglect. *Neuroreport*, 9, 2481–2484.
- Vuilleumier, P., Sagiv, N., Hazeltine, E., Poldrack, R. A., Swick, D., Rafal, R. D., & Gabrieli, J. D. E. (2001). Neural fate of seen and unseen faces in visuospatial neglect: A combined event-related functional MRI and event-related potential study. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(6), 3495–3500.
- Vuilleumier, P., Schwartz, S., Husain, M., Clarke, K. Driver, J. (2001). Implicit processing and learning of visual stimuli in parietal extinction and neglect. *Cortex*, 37 (5), 741-744.
- Wade, N. J., & Verstraten, F. A. J. (1998). *In The Motion Aftereffect: a Modern Perspective*. Mather, G., Verstraten, F., & Anstis, S. (Eds.), (pp. 1–23). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Walker, R., Findlay, J.M., Young, A. W., & Welch, J. (1991). Disentangling neglect and hemianopia. *Neuropsychologia*, 29(10), 1019-1027.

- Webster, M. A., Miyahara, E., Malkoc, G., & Raker, V. E. (2000). Variations in normal color vision II Unique hues. *Journal of the Optical Society of America*, 17(9), 1545.
- Weiskrantz, L. (2002). Prime-sight and blindsight. *Conscious and cognition*, 11, 568–581.
- Weiskrantz, L., Cowey, A., & Hodinott-Hill, I., (2002). Prime-sight in a blindsight subject. *Nature Neuroscience*, 5, 101–102.
- Weiss, P.H.; Marshall, J.C. (2000) Neural consequences of acting in near versus far space: a physiological basis for clinical dissociations. *Brain*, 123(12), 2531–2541. <https://doi.org/10.1093/brain/123.12.2531>
- Werner, J. S., & Bieber, M. L. (1997). Hue opponency: A constraint on color categorization. *Behavioral & Brain Sciences*, 20, 210-211.
- Wheatstone, C. (1838). Contributions to the physiology of vision-Part the first. On some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 128, 371–394.
- Wilson, M. H., & Brocklebank, R., W. (1955). Complementary hues of afterimages. *Journal of the Optical Society of America*, 45(2), 293-299.
- Wilson, B., Cockburn, J., Halligan, P. (1987) Development of a behavioral test of visuospatial neglect. *Archives of physical medicine and rehabilitation*, 68(2),98-102.
- Wilson, H. R. (1997). A neural model of foveal light adaptation and afterimage formation. *Visual Neuroscience*, 14, 403– 423.
- Wuerger, S. M., Atkinson, P., & Cropper, S. (2005). The cone inputs to the unique-hue mechanisms. *Vision Research*, 45(25-26), 3210–3223. DOI:10.1016/j.visres.2005.06.016
- Yantis, S. (2014). *Sensation and Perception*. New York: Worth Publishers.
- Yeonan-Kim, J., Francis, G. (2019). Retinal spatiotemporal dynamics on emergence of visual persistence and afterimages. *Psychological Review*, 126(3), 374-394. DOI:10.1037/rev0000141
- Young, T. (1800). The Bakerian Lecture. On the Theory of Light and Colours. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1, 63–67. DOI:10.1098/rspl.1800.0044
- Zaidi, Q., Ennis, R., Cao, D., & Lee, B. B. (2012). Neural locus of color afterimages. *Current Biology*, 22, 220–224.
- Zeki, S., Cheadle, S., Pepper, J., & Mylonas, D. (2017). The Constancy of Colored After-Images. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11.

Appendix

Color Opponent ganglion cells in monkey retina



Color Opponent cells in the LNG (De Valois & De Valois, 1975)

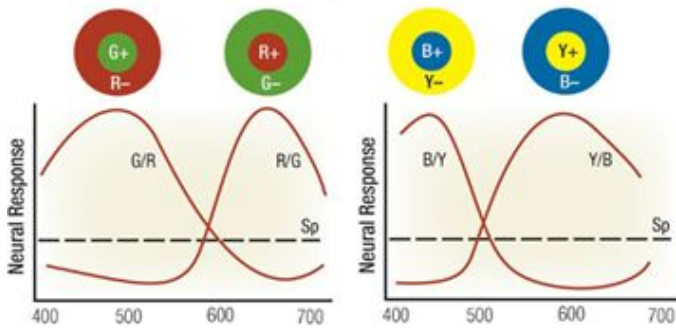


Fig. 3B

Wilson, 1997; Yeonan-Kim. J. 2019

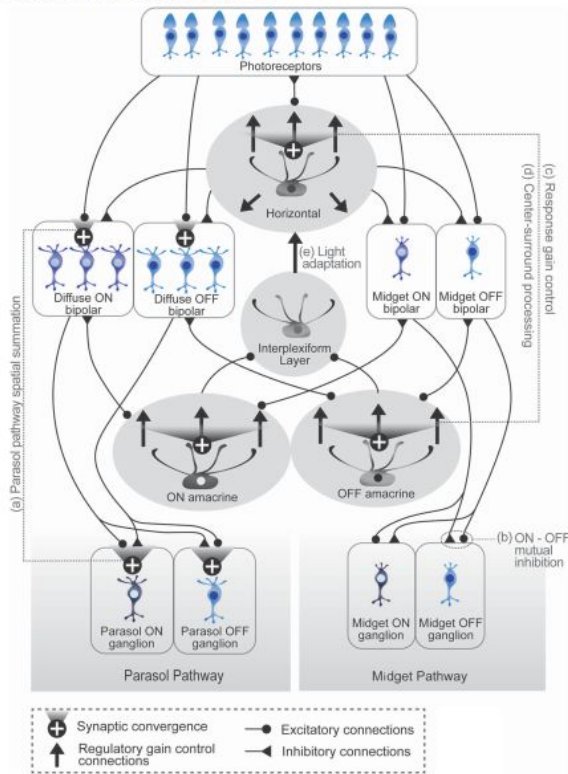


Fig. 3C

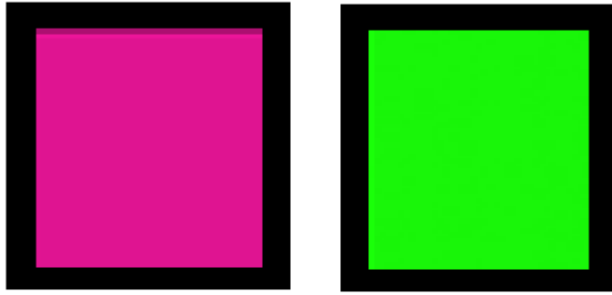
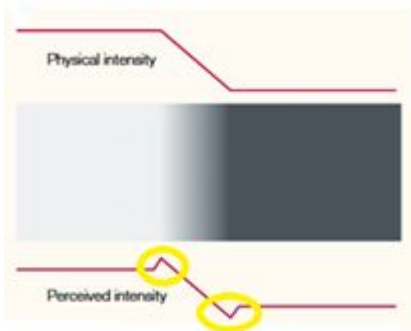


Fig. 4

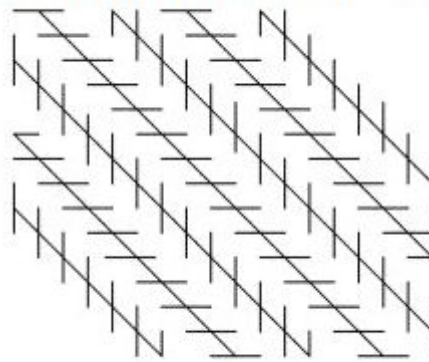
Mach bands



Eagleman, 2001

Fig. 5

Hering's version of the Zöllner pattern



Fermüller, 2004

Fig. 6

Herman Raster

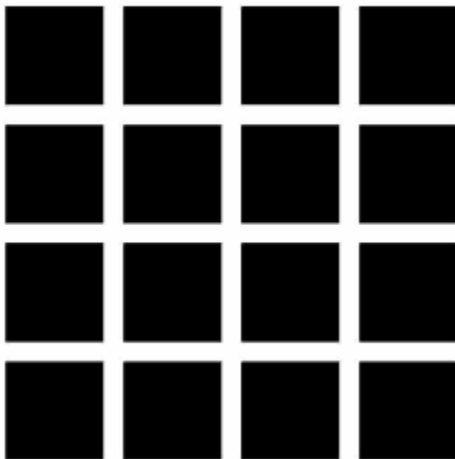
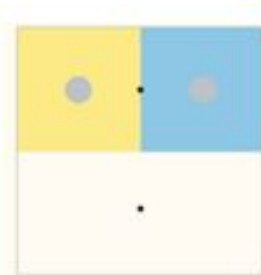


Fig 7A



Eagleman, 2001

Fig 7B

McCollough, 1965

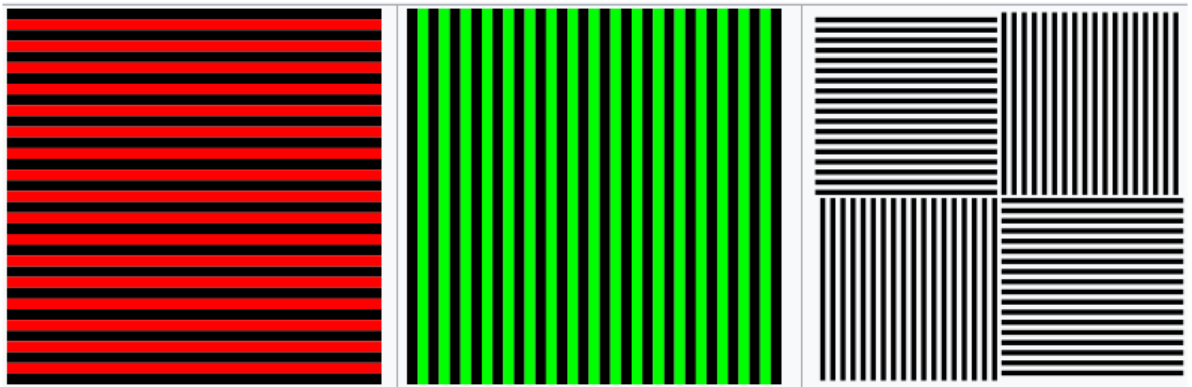


Fig. 9

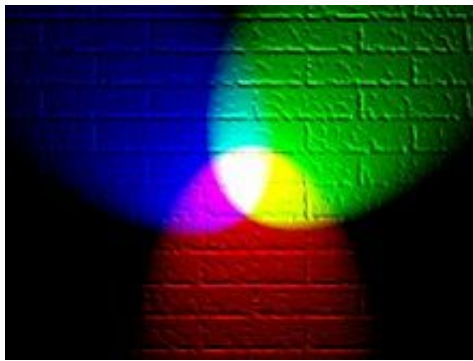


Fig. 13

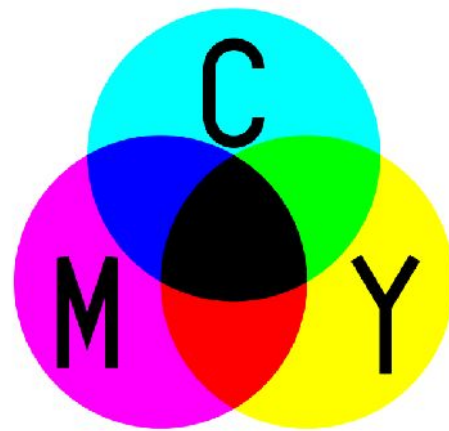


Fig. 14







CMY		RGB	
	Cyan		Red
	Magenta		Green
	Yellow		Blue

Fig. 15

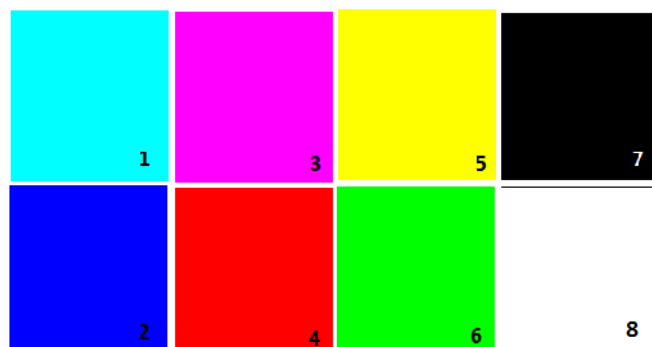


Fig 17

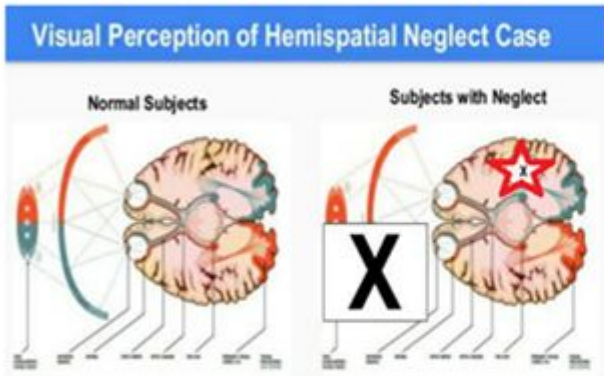


Fig. 16

Shaik, 2017

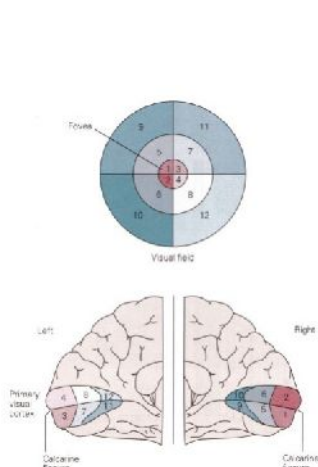


Fig 18

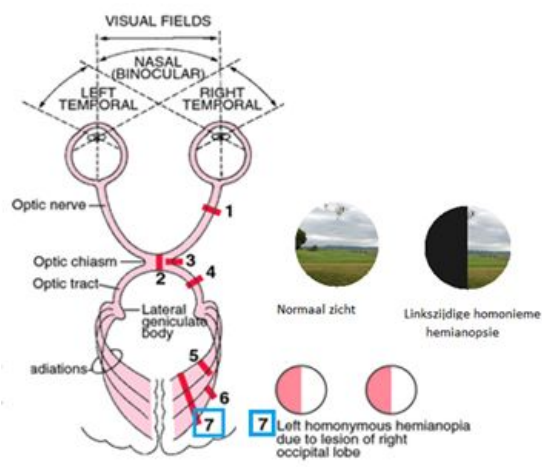


Fig. 19

Müller Lyer illusion

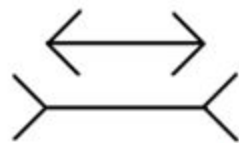


Fig. 20

Kanizsa illusion

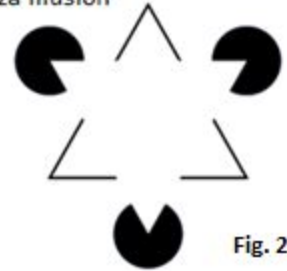


Fig. 21

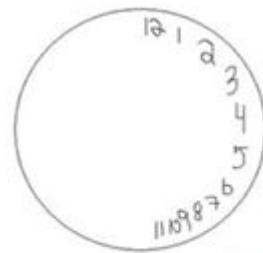


Fig. 22

S. Baijal, N. Srinivasan/Consciousness and Cognition 18 (2009) 1039–1048

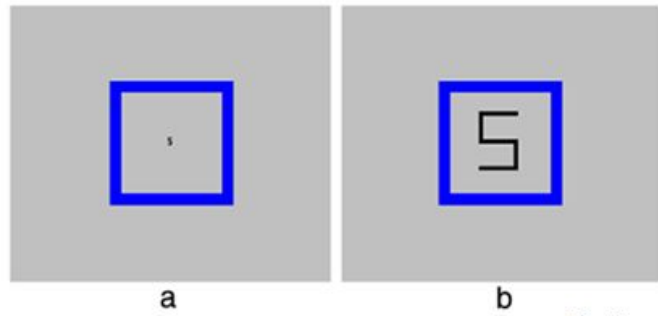


Fig. 23