HAL
open science

Composantes de l'adaptation à une altération des distances apparentes par modification de la demande en vergence

Anne-Emmanuelle Priot

To cite this version:

Anne-Emmanuelle Priot. Composantes de l'adaptation à une altération des distances apparentes par modification de la demande en vergence. Neurosciences. Université Claude Bernard - Lyon I, 2010. Français. NNT : . tel-00682324

HAL Id: tel-00682324

https://theses.hal.science/tel-00682324v1

Submitted on 25 Mar 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° d'ordre : 336 - 2010 Année 2010

THESE DE L'UNIVERSITE DE LYON

Délivrée par

L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1

ECOLE DOCTORALE Neurosciences et Cognition

DIPLOME DE DOCTORAT

Spécialité Neurosciences

(Arrêté du 7 août 2006)

soutenue publiquement le 15 décembre 2010

par

Anne-Emmanuelle PRIOT

Composantes de l'adaptation à une altération des distances apparentes par modification de la demande en vergence

Directeurs de thèse : Mme le Pr. Corinne ROUMES et M. le Dr. Claude PRABLANC

Jury : M. le Pr. Yann COELLO (rapporteur)
M. le Dr. Pascal MAMASSIAN
M. le Pr. Mark MON-WILLIAMS
M. le Dr. Claude PRABLANC
Mme le Pr. Corinne ROUMES
M. le Pr. Yves ROSSETTI (président du jury)
M. le Pr. Jean-Louis VERCHER (rapporteur)

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

Président de l'Université	**M. le Professeur L. Collet**
Vice-président du Conseil Scientifique	M. le Professeur J-F. Mornex
Vice-président du Conseil d'Administration	M. le Professeur G. Annat
Vice-président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire	M. le Professeur D. Simon
Secrétaire Général	M. G. Gay

COMPOSANTES SANTE

Faculté de Médecine Lyon Est – Claude Bernard	Directeur : M. le Professeur J. Etienne
Faculté de Médecine Lyon Sud – Charles Mérieux	Directeur : M. le Professeur F-N. Gilly
UFR d'Odontologie	Directeur : M. le Professeur D. Bourgeois
Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques	Directeur : M. le Professeur F. Locher
Institut des Sciences et Techniques de Réadaptation	Directeur : M. le Professeur Y. Matillon
Département de Biologie Humaine	Directeur : M. le Professeur P. Farge

COMPOSANTES ET DEPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Faculté des Sciences et Technologies	Directeur : M. le Professeur F. Gieres
Département Biologie	Directeur : M. le Professeur C. Gautier
Département Chimie Biochimie	Directeur : Mme le Professeur H. Parrot
Département GEP	Directeur : M. N. Siauve
Département Informatique	Directeur : M. le Professeur S. Akkouche
Département Mathématiques	Directeur : M. le Professeur A. Goldman
Département Mécanique	Directeur : M. le Professeur H. Ben Hadid
Département Physique	Directeur : Mme S. Fleck
Département Sciences de la Terre	Directeur : M. le Professeur P. Hantzpergue
UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives	Directeur : M. C. Collignon
Observatoire de Lyon	Directeur : M. B. Guiderdoni
Ecole Polytechnique Universitaire de Lyon 1	Directeur : M. le Professeur J. Lieto
Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1	Directeur : M. le Professeur C. Coulet
Institut de Science Financière et d'Assurance	Directeur : M. le Professeur J-C. Augros
Institut Universitaire de Formation des Maîtres	Directeur : M. R. Bernard

RÉSUMÉ

De nombreuses situations modifient les coordinations sensorimotrices (e.g., croissance, pathologie, interfaces optiques ou mécaniques). Le système nerveux doit alors s'adapter afin de préserver la précision de ses interactions avec l'environnement. Si l'adaptation visuomotrice à une altération de la direction visuelle par prismes latéraux a été largement étudiée, les mécanismes de l'adaptation visuomotrice à une altération des distances apparentes sont en revanche peu connus. Ce travail regroupe une série d'études de psychophysique explorant les mécanismes de l'adaptation visuomotrice à une altération des distances apparentes, lors d'une exposition à court terme dans l'espace de préhension. L'altération des distances apparentes a été réalisée par modification de la vergence à l'aide de prismes à bases externes. La manipulation des retours visuels a permis de mettre en évidence trois niveaux d'adaptation. Le premier niveau concerne la modification des distances perçues liée à l'augmentation de la vergence tonique. Cette modification résulte de la potentiation musculaire extra-oculaire (EMP) induite par une convergence soutenue. Le second niveau implique la recalibration du signal altéré de distance dérivé de la vergence par les signaux proprioceptivo-moteurs du membre supérieur exposé. Le troisième niveau résulte d'une réorganisation des commandes motrices du membre exposé. Aucune adaptation proprioceptive du membre exposé n'a été retrouvée. La nature des composantes adaptatives à une altération des distances apparentes diffère de celle classiquement décrite pour l'altération de la direction visuelle impliquant essentiellement des composantes proprioceptive et motrice. La contribution des composantes adaptatives sensorielles est déterminée par la précision respective de la localisation spatiale fondée sur la vision et sur la proprioception, qui diffère en latéral et en profondeur. D'autre part, les aspects géométriques de la perception des distances fondée sur la vergence ont été explorés par comparaison de l'adaptation visuelle aux prismes à bases externes (augmentant la demande en vergence d'un angle constant pour toutes les distances de fixation) et au téléstéréoscope (multipliant la demande en vergence pour toutes les distances de fixation). Quel que soit le dispositif optique utilisé, l'adaptation visuelle a consisté en un effet consécutif ne dépendant pas de la distance d'observation, contrairement aux résultats prédits sur la base du signal de vergence.

Mots-clés : adaptation, coordination visuomotrice, perception, pointage, espace de préhension, distance égocentrique, vergence, prismes, téléstéréoscope

SUMMARY

Components of adaptation to the alteration of apparent distance induced by changes in vergence demand

There are numerous situations in which sensorimotor coordination is altered (e.g., growth, pathology, optical or mechanical interfaces). In such situations, the nervous system must adapt so that the organism continues to interact successfully with the environment. While visuomotor adaptation to visual direction alteration by lateral prisms has been widely studied, the mechanisms underlying visuomotor adaptation to alteration of apparent distance remain poorly known. We performed a series of psychophysical studies to explore the various components of adaptation to alteration of apparent distance. Base-out prisms were used to alter apparent distance by modifying vergence demand. By manipulating visual feedback, we were able to demonstrate three adaptation levels. The first level corresponds to changes in perceived distance related to tonic vergence. These changes result from eye muscle potentiation (EMP) induced by sustained vergence. The second level involves a recalibration of the altered distance signal derived from vergence by limb proprioceptive-motor signals. The third level results from a reorganization of motor commands of the upper limb used. No limb proprioceptive component was identified. The nature of adaptive components to apparent distance alteration differs from that described for visual direction alteration, which involves essentially proprioceptive and motor components. This difference can be attributed to differences in accuracy between proprioception and vision for localization in depth or in lateral directions. The geometrical aspects of distance perception based on vergence were also explored by comparing visual adaptation to base-out prisms (introducing an offset in vergence demand) and to a telestereoscope (multiplying vergence demand for all fixation distances). Regardless of which optic device was used, the recalibration of the relationship between the vergence signal and perceived distance consisted in a constant bias over distances.

Keywords: adaptation, visuomotor coordination, perception, pointing, reaching space, egocentric distance, vergence, prisms, telestereoscope

LABORATOIRE D'ACCUEIL

INSERM UMR-S U864 Espace et action,

16, avenue du Doyen Lépine - 69676 Bron cedex, France

Les études ont été menées à la "Plateforme Mouvement et Handicap" HCL-IFNL de Lyon.

LABORATOIRE PERMANENT

Département Action & cognition en situation opérationnelle,

Institut de recherche biomédicale des armées (IRBA)

BP 73 – 91223 Brétigny-sur-Orge cedex, France

Ce travail a reçu le soutien financier de la Délégation Générale pour l'Armement (contrats d'objectifs n° 07co802 et n° 10co804).

REMERCIEMENTS

A mes maîtres et directeurs de thèse,

Madame le Professeur Corinne Roumes et Monsieur Claude Prablanc,

Ces années de thèse ont été la source de beaucoup de joies et d'épanouissement. Votre rigueur scientifique et votre goût de l'excellence sont pour moi un exemple et un guide. J'ai emprunté ces mots de Marguerite Yourcenar pour vous exprimer toute ma gratitude et mon admiration :

… « quelqu'un qui ne laisse pas passer la phrase inexacte ou faible que nous voulions garder par fatigue ; quelqu'un qui relira vingt fois s'il le faut avec nous une page incertaine ; quelqu'un qui prend pour nous sur les rayons des bibliothèques les gros tomes où nous pourrions trouver une indication utile, et s'obstine à les consulter encore, au moment où la lassitude nous les avait déjà fait refermer ; quelqu'un qui nous soutient, nous approuve, parfois nous combat … ; quelqu'un qui nous laisse divinement libre, et pourtant nous oblige à être pleinement ce que nous sommes » (carnets de notes de *Mémoires d'Hadrien*).

A Messieurs les membres du jury,

Monsieur le Professeur Yves Rossetti,

Vous m'avez ouvert les portes de ce prestigieux laboratoire et montré votre confiance qu'il me restait à mériter. Vous m'avez donné les moyens de mener ce travail dans les meilleures conditions. C'est un grand honneur que vous me faites en acceptant d'assumer la charge de président du jury.

Messieurs les Professeurs Yann Coello et Jean-Louis Vercher,

Vous avez accepté de juger ce mémoire en tant que rapporteurs et témoigné de l'intérêt que vous portiez à ce travail. J'espère vivement que la discussion scientifique initiée se prolongera. Soyez assurés de ma profonde reconnaissance.

Monsieur le Docteur Pascal Mamassian

La perception de la profondeur a été notre terrain de rencontre. Vos travaux sont un guide et un encouragement pour le prolongement de mes recherches.

Monsieur le Professeur Mark Mon-Williams,

Your work is an inspiration to me and a reference for all. Many thanks for being a member of my PhD jury. Looking forward to a great collaborative future.

A Monsieur Denis Pélisson,

Directeur de l'unité INSERM U864 Espace et action

A Monsieur le Médecin Général Inspecteur Didier Lagarde,

Directeur de l'Institut de recherche biomédicale des armées

A Monsieur le Médecin Général Bruno Melin,

Sous-directeur de l'Institut de recherche biomédicale des armées

Aux encadrants du Service de santé des armées,

Vous m'avez réservé un accueil bienveillant et témoigné votre confiance généreuse et attentive.

A tous mes collègues et amis du département Action et cognition en situation opérationnelle de l'IRBA, ainsi que de l'unité INSERM Espace et action,

Cette thèse est le fruit d'un véritable travail d'équipe et je remercie particulièrement Rafael Laboissière, Olivier Sillan, Justin Plantier, Alain Bichot, Véronique Chastres, ainsi que mon frère Benoît (ISAE-DGA) pour ses conseils avisés et ses idées ingénieuses. Je remercie également Jean-Louis, Michelle et Serge pour leur soutien toujours souriant.

A mes voisins de bureau et à ceux d'en face,

A mes camarades de thèse,

Anthony, Damien, David, Delphine, Fany, Guillaume, Kostas, Laurence, Léonore, Matthieu, Muriel, Pascaline, Pierre-Denis, Soline, Stéphanie, Stéphane,

Pour votre amitié sincère et votre soutien efficace.

A ma famille et mes amis,

Pour votre présence et vos encouragements affectueux.

TABLE DES MATIÈRES

Résumé 5

Summary 7

Remerciements 11

Table des matières 13

Table des illustrations 17

Liste des tableaux 19

Introduction 21

Première partie : état de l'art 23

1 Chapitre 1 : rôle de la vergence comme indice de distance 23

1.1 Définitions 26

1.2 Mouvements de vergence 28

1.2.1 Vergence fusionnelle 29

1.2.2 Vergence tonique 30

1.2.2.1 Positions de repos anatomique et physiologique 30

1.2.2.2 Dark vergence, phories et disparité de fixation 31

1.2.2.3 Modifications de la vergence tonique 33

1.2.3 Vergence proximale 36

1.2.4 Interaction avec l'accommodation et modèles d'interaction 36

1.2.4.1 Vergence accommodative 36

1.2.4.2 Accommodation de vergence 37

1.2.4.3 Modèles d'interaction entre accommodation et vergence 37

1.2.5 Vergence verticale et cyclovergence 39

1.3 La vergence comme indice de distance 40

1.3.1 Estimation des distances fondée sur la vergence 40

1.3.1.1 Relation entre angle de vergence et distance de fixation 41

1.3.1.2 Aspects méthodologiques 42

1.3.1.2.1 Méthodes d'étude de la perception des distances 42

1.3.1.2.2 Contraintes liées à l'isolement de la vergence 44

1.3.1.2.2.1 L'accommodation comme indice de distance 44

1.3.1.2.2.2 La disparité binoculaire comme indice de distance 45

1.3.1.3 Résultats des principales études sur la perception des distances fondée sur la vergence 47

1.3.1.3.1 Erreurs constantes et variables 47

1.3.1.3.2 Relation entre distance perçue et distance réelle 49

1.3.1.3.3 Variabilités inter- et intra-individuelle 50

1.3.2 Nature et précision du signal extra-rétinien de vergence 50

1.3.3 Effets perceptifs des modifications de la vergence tonique 54

2 Chapitre 2 : adaptation visuomotrice à une altération de la direction visuelle par prismes latéraux ... 56

2.1 Définitions et méthodologie générale ... 57

2.2 Nature des mécanismes adaptatifs ... 59

2.2.1 Mécanismes de correction immédiate ... 59

2.2.1.1 Capture visuelle ... 59

2.2.1.2 Correction immédiate par déviation du droit-devant visuel ... 59

2.2.1.3 Correction consciente des erreurs de pointage ... 59

2.2.2 Réponses adaptatives à moyen terme ... 60

2.2.2.1 Adaptation proprioceptive ... 60

2.2.2.2 Modification de la perception de la direction visuelle ... 63

2.2.2.2.1 Recalibration de la perception de la direction visuelle ... 63

2.2.2.2.2 Potentiation musculaire extra-oculaire ... 64

2.2.2.3 Adaptation motrice ... 64

2.3 Relations entre conditions d'exposition et composantes adaptatives ... 65

2.3.1 Facteur actif : discordance sensorimotrice vs. discordance inter-sensorielle ... 66

2.3.2 Feedback visuel continu vs. feedback visuel terminal ... 67

2.3.3 Durée d'exposition ... 67

2.4 Modèles additifs ... 68

2.5 Caractéristiques de l'adaptation ... 68

2.5.1 Décours temporel ... 68

2.5.2 Généralisation de l'adaptation ... 69

2.5.3 Transfert au membre controlatéral ... 70

2.5.4 Hiérarchie proximo-distale de l'adaptation ... 70

3 Chapitre 3 : adaptation visuomotrice à une altération des distances apparentes ... 71

3.1 Définitions et présentation des dispositifs altérant les distances apparentes ... 71

3.1.1 Prismes bases opposées ... 71

3.1.2 Téléstéréoscope ... 72

3.2 Composantes de l'adaptation visuomotrice aux prismes bases opposées ... 75

3.3 Adaptation visuelle à une altération des distances apparentes ... 76

3.4 Particularité de la vision sous téléstéréoscope ... 80

3.5 Objet des développements expérimentaux ... 80

Seconde partie : contribution expérimentale ... 83

1 Article 1: Partitioning the components of visuomotor adaptation to prism-altered distance ... 83

2 Article 2: Eye muscle potentiation: tonic vergence determines perceived distance ... 93

3 Article 3: Adaptation of egocentric distance perception under telestereoscopic viewing within reaching space ... 111

Troisième partie : discussion générale *125*

1 Synthèse des résultats **125**

2 Composante visuelle de l'adaptation à une altération des distances apparentes **128**

2.1 Contribution relative de l'EMP et de la recalibration 128

2.2 EMP et demande en vergence fusionnelle 129

2.3 Discussion sur les autres mécanismes possibles 133

2.4 Variation du post-effet de distance en fonction de la distance de test 134

2.5 Perception des distances sous prismes bases externes et sous téléstéréoscope 139

3 Différentes composantes de l'adaptation visuomotrice à une altération des distances apparentes **142**

3.1 Calibration inter-sensorielle et dominance sensorielle 142

3.2 Facteurs expérimentaux affectant la contribution des mécanismes adaptatifs 147

Conclusion *149*

Liste des acronymes *151*

Annexes *153*

1 Unités de vergence et d'accommodation **153**

2 Aspects méthodologiques **154**

2.1 Mesure des phories : méthode de Maddox 154

2.2 Choix méthodologiques propres à nos études 154

3 Schéma fonctionnel des processus adaptatifs à une altération des distances apparentes par prismes bases externes **156**

4 Autres publications **157**

4.1 Rang A 157

4.2 Rang B 157

4.3 Communications dans des congrès internationaux avec comité de lecture 157

Références *159*

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1. Seuil de discrimination de profondeur (Δd/d) en fonction du logarithme de la distance (d) à l'observateur, de 50 cm à 10 km, pour neuf sources différentes d'information visuelle. 25

Figure 2. Angles de vergence dans le cas d'un mouvement de vergence symétrique (point A) et asymétrique (point B). 26

Figure 3. Disparités horizontales absolues et relatives. 27

Figure 4. Modèle de Schor simplifié, d'après Kotulak & Schor (1986). 38

Figure 5. Relation entre distance de fixation (en cm) et angle de vergence (en degrés). 41

Figure 6. Illustration de la déviation latérale des images par un prisme base à droite. 57

Figure 7. Composantes de l'adaptation visuomotrice à une déviation du champ visuel par prismes latéraux. ... 62

Figure 8. Altération des distances apparentes sous prismes bases externes. 72

Figure 9. Altération des distances apparentes sous téléstéréoscope. 73

Figure 10. Demande en vergence et en accommodation en condition naturelle, sous prismes bases externes et sous téléstéréoscope. 74

Figure 11. Interaction entre condition (pré- vs. post-test) et distance pour la composante visuelle de l'adaptation lors d'une exposition avec feedback visuel au téléstéréoscope (a) et aux prismes bases externes (b). 136

Figure 12. Estimation de distance par pointage boucle ouverte en fonction de la distance spécifiée par la vergence des cibles, sous prismes bases externes et téléstéréoscope. 140

Figure 13. Précision de la localisation fondée sur la vision et sur la proprioception en fonction de la direction latérale ou en profondeur. 143

Figure 14. Précision de la localisation proprioceptive de la main, bras en extension (a) ou en flexion (b). 144

Figure 15. Erreur d'estimation de la localisation en latéral et en profondeur (a) et résultats individuels pour l'alignement de deux lignes verticales en latéral et en profondeur (b). 145

Figure 16. Schéma fonctionnel des processus adaptatifs à une altération des distances apparentes par prismes bases externes. 156

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Erreurs constantes ou variables obtenues lors des principales études sur la perception des distances fondée sur la vergence. *48*

Tableau 2. Tableau récapitulatif des effets optiques et perceptifs des prismes bases externes et du téléstéréoscope. *75*

Tableau 3. Récapitulatif des études et des articles correspondants. *82*

Tableau 4. Comparaison des post-effets de distance entre prismes bases externes et téléstéréoscope. *130*

La table des illustrations et la liste des tableaux recensent uniquement les illustrations et tableaux non représentés dans les articles.

INTRODUCTION

En conditions naturelles, les informations spatiales provenant de modalités sensorielles différentes, telles que l'audition, la vision et la proprioception, sont congruentes et concourent à la précision de la localisation (Meredith & Stein, 1986, 1996). L'intégration des différentes modalités sensorielles peut subir des modifications très lentes en rapport avec des phénomènes tels que la croissance (augmentation de l'écart interpupillaire et de la longueur des membres) ou plus rapides, telles que la dérive spontanée des informations proprioceptives et visuelles des segments du corps (Wann & Ibrahim, 1992). Cette intégration peut être également modifiée dans des situations pathologiques. Enfin, elle peut subir un remodelage temporaire créé artificiellement par des dispositifs optiques et mécaniques introduisant une discordance entre les modalités sensorielles. La perturbation de la perception des distances et de la profondeur liée à l'altération des indices oculomoteurs (accommodation et vergence) dans certains dispositifs de visualisation (dispositifs de réalité virtuelle, dispositifs visuels stéréoscopiques) en est un exemple (Priot, et al., 2009). Dans tous ces cas, le système nerveux doit alors s'adapter afin de préserver la précision de ses interactions avec l'environnement.

Jusqu'à présent, les études sur l'adaptation ont abondamment exploré l'altération de la direction visuelle par des prismes latéraux mais les capacités adaptatives sur les autres dimensions restent méconnues. Ce travail regroupe une série d'études de psychophysique sensorimotrice sur l'homme. L'objectif de ce travail est d'identifier les mécanismes adaptatifs à une altération de la distance apparente, cette altération étant obtenue par modification de la demande en vergence grâce à des prismes à bases externes[1]. L'adaptation peut se produire à différents niveaux : visuel, oculomoteur, proprioceptif des membres et moteur. La mesure de l'adaptation à ces différents niveaux a été effectuée au moyen de tests de coordination œil-main au sein de l'espace de préhension. L'exploration de cet espace présentait trois avantages majeurs : espace de pleine efficacité de la vergence, continuité méthodologique avec les études sur l'adaptation aux prismes latéraux et utilisation de la méthode de pointage présentant des critères de précision et de robustesse aux indices cognitifs. Ces études ont été menées en environnement pauvre pour privilégier le signal de vergence dans la perception des distances et rapporter à celui-ci les mécanismes adaptatifs engendrés.

[1] Dénommés ci-après prismes bases externes

Enfin, les aspects géométriques de la perception des distances fondée sur la vergence ont été pris en compte par la comparaison de l'adaptation visuelle aux prismes bases externes et au téléstéréoscope, ces deux dispositifs optiques altérant différemment la demande en vergence en fonction de la distance d'observation.

Ce travail est composé de trois grandes parties.

La première partie décrit l'état de l'art sur les concepts étudiés et la méthodologie utilisée. Le premier chapitre traite de la perception des distances fondée sur la vergence. Le second chapitre présente le concept d'adaptation en prenant comme exemple l'adaptation à l'altération de la direction visuelle apparente. Sont présentés les notions, la méthodologie et les grands principes (généralisation spatiale, transfert axio-proximal et intermanuel, additivité des composantes adaptatives) sur lesquels se basent nos études. Le troisième chapitre analyse le champ de recouvrement des deux premiers, à l'origine de nos études sur l'adaptation à une altération des distances apparentes par modification de la demande en vergence.

La seconde partie présente la contribution expérimentale.

La troisième partie synthétise nos résultats et les discute au regard de la littérature.

Les résultats de ces travaux ont une dimension fondamentale (compréhension des mécanismes d'adaptation, avec l'étude des altérations de la perception de la profondeur) mais aussi applicative et ergonomique (étude du retentissement perceptif des dispositifs de visualisation stéréoscopiques, étude des capacités adaptatives à de tels dispositifs et de leurs limitations).

PREMIÈRE PARTIE : ÉTAT DE L'ART

Nos études traitent des capacités adaptatives des coordinations visuomotrices à une altération des distances apparentes par modification de la demande en vergence. Ces études s'effectuent dans l'espace péri-personnel, espace de préhension et espace de pleine efficacité de la vergence. Ce premier chapitre de la revue de la littérature explore le rôle de la vergence comme indice de distance.

1 CHAPITRE 1 : RÔLE DE LA VERGENCE COMME INDICE DE DISTANCE

La perception de l'espace en trois dimensions fait appel à des indices provenant de modalités sensorielles différentes. Ces informations sont congruentes dans des conditions naturelles. La représentation unifiée de l'espace, conforme à la réalité, s'élabore par des mécanismes complexes d'interaction et d'intégration d'informations multi-sensorielles (Angelaki, et al., 2009, pour revue). De nombreuses études ont montré que cette intégration était effectuée selon une combinaison pondérée des informations provenant de chaque modalité sensorielle (Battaglia, et al., 2003; Ernst & Banks, 2002; Ghahramani, et al., 1997; Knill & Pouget, 2004). Selon les circonstances auxquelles est soumis l'individu, les différentes modalités sensorielles ont un poids variable sur l'intégration des informations. Cette pondération est largement déterminée par la distance d'exploration de l'espace considéré. La vision des segments du corps dans l'espace de préhension, la proprioception et la kinesthésie fournissent des informations essentielles sur l'organisation spatiale de l'individu et ses rapports à l'environnement. Au-delà de l'espace corporel, la vision, en association avec les informations auditives, permet une appréhension rapide et efficiente des informations spatiales (Meredith & Stein, 1986, 1996; Stein & Meredith, 1993).

Nos études portent sur une des composantes de la perception spatiale, la perception des distances égocentriques dans le plan médian. Deux notions de distances sont couramment utilisées. La distance égocentrique correspond à la distance séparant l'observateur d'un objet de la scène. Cette distance est encore appelée distance absolue. La distance relative est la distance séparant deux points de la scène. Elle est encore appelée distance allocentrique.

Les indices visuels de distances sont classés en plusieurs catégories (monoculaires vs. binoculaires, rétiniens vs. extra-rétiniens, statiques vs. dynamiques, quantitatifs vs. qualitatifs, indices de distance absolue vs. indices de distance relative). Les différentes classifications et

descriptions de chaque indice ont été développées dans différentes revues de la littérature (Howard & Rogers, 2002; Paillé, 2006).

La perception des distances (comme la perception tridimensionnelle de l'espace) fondée sur différents indices visuels utilise la moyenne pondérée des informations dérivées de chaque indice (Landy, et al., 1995; Mamassian, et al., 2002). Le poids d'un indice dépend de sa fiabilité ou précision (Landy, et al., 1995; Massaro, 1988). De plus, le poids d'un indice diminue lorsque le nombre d'indices augmente (Rogers & Bradshaw, 1995). L'efficacité de chaque indice en fonction de la distance d'observation a été décrite par Cutting (1997) et Surdick et al. (1997). En se basant sur les zones d'efficacité de chaque indice, Cutting (1997, 2003) a proposé de diviser l'espace égocentrique en trois zones distinctes (figure 1) :

- L'espace péri-personnel « personal space » (< 1,5 m) entoure la région de la tête de l'observateur, dépassant légèrement la longueur des bras. Il représente l'espace d'interaction d'un sujet immobile. Cutting décrit six indices effectifs dans cette zone : vergence et accommodation, disparité binoculaire, parallaxe de mouvement, taille relative et interposition. L'efficacité des quatre premiers indices diminue avec la distance d'observation. On peut situer dans cette zone l'espace couvert lors de nos études, restreint à l'espace de préhension.

- L'espace d'action « action space » (< 30 m). Il s'agit de la zone circulaire située au-delà de l'espace péri-personnel où le sujet interagit rapidement avec l'environnement et les individus pour des actions telles que la parole, le lancer. Cutting cite cinq indices effectifs dans cette zone : disparité binoculaire, hauteur dans le champ visuel, parallaxe de mouvement, taille relative et interposition. L'efficacité des trois premiers indices décroît avec la distance d'observation.

- L'espace de perspective « vista space » (> 30 m). L'efficacité des informations binoculaires est réduite. Les indices effectifs dans cette région sont l'interposition, la hauteur dans le champ visuel, la taille relative, la parallaxe de mouvement et la perspective aérienne.

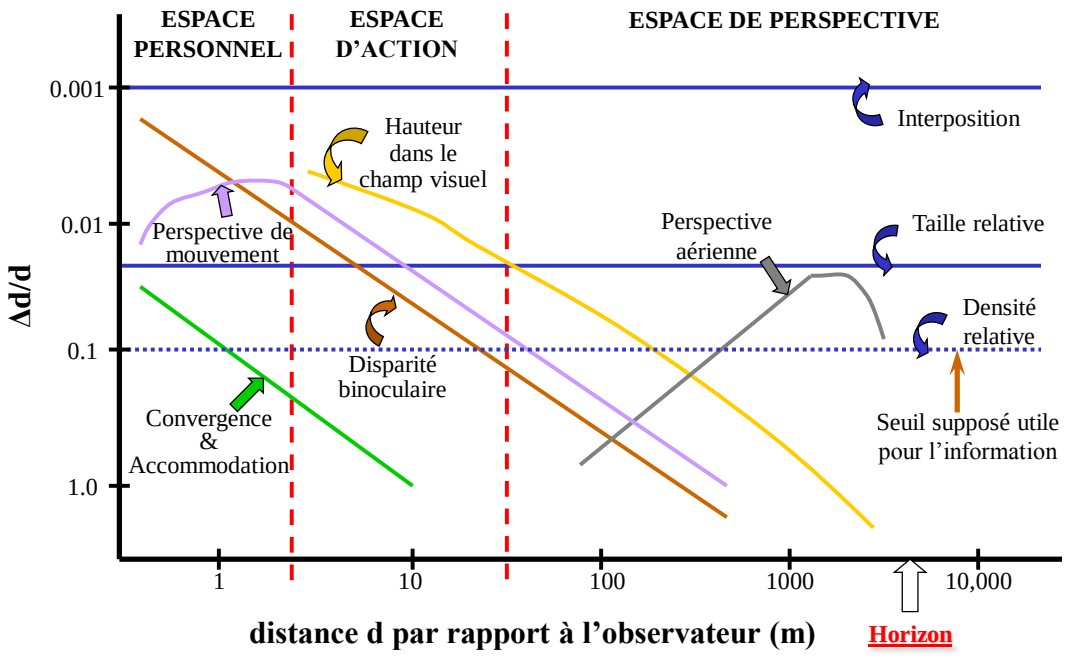


Figure 1. Seuil de discrimination de profondeur (Δd/d) en fonction du logarithme de la distance (d) à l'observateur, de 50 cm à 10 km, pour neuf sources différentes d'information visuelle.
D'après Monot (2004), selon Cutting (1997).

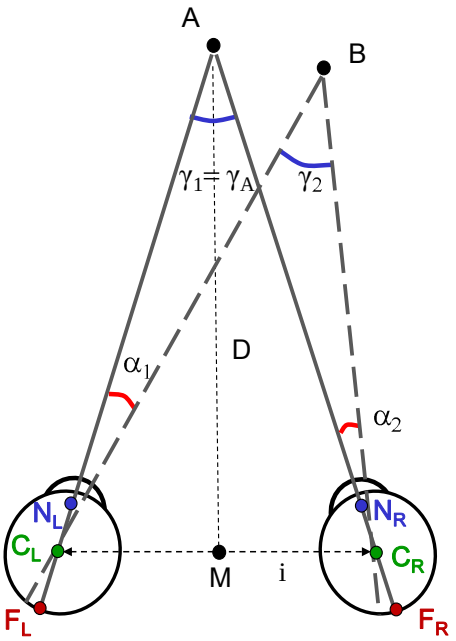
Nos études s'effectuent au sein de l'espace péri-personnel, espace de préhension et espace de pleine efficacité de la vergence. La revue de la littérature qui suit se concentre sur la perception des distances fondée sur la vergence comme indice isolé.

La perception des distances est intimement liée aux propriétés du système de contrôle de la vergence. Notamment, les modifications du tonus des muscles extra-oculaires responsables des mouvements de vergence engendrent des modifications de la perception des distances égocentriques. La revue de la littérature débute donc par la description du contrôle des mouvements de vergence. Les différentes méthodes d'étude de la perception des distances sont ensuite présentées, ainsi que les résultats classiquement décrits concernant la perception des distances fondée sur la vergence. L'analyse de ces résultats permet de préciser les caractéristiques du signal de distance dérivé de la vergence : domaine d'efficacité, gain et niveau de base, variabilité. L'étude des différentes théories concernant la nature du signal de distance dérivé de la vergence permet d'appréhender les caractéristiques de ce signal.

1.1 DÉFINITIONS

Vergence et parallaxe binoculaire

Les deux yeux fixent un point A situé dans le plan médian par un mouvement de vergence symétrique (figure 2). Chaque œil est caractérisé par sa fovéa, son centre de rotation et son point nodal. Le centre de rotation est classiquement décrit 13,5 mm en arrière de la surface cornéenne, le point nodal se tenant 6,2 mm en avant du centre de rotation (Alpern, 1962; Bennett & Francis, 1962). La distance entre les deux centres de rotation est la distance interoculaire i. L'angle sous-tendu par les deux axes visuels passant par les centres de rotation est l'angle de vergence γ_1. L'angle sous-tendu par les droites passant par les points nodaux et le point A est la parallaxe binoculaire γ_A de A. En cas de fixation fovéale (comme dans la figure 2), les axes visuels se croisent en A et l'angle de vergence est égal à la parallaxe binoculaire de A ($\gamma_1 = \gamma_A$). Dans la suite de ce travail, ces deux angles seront indifféremment utilisés, car identiques (fixation fovéale de la cible).



$\tan(\gamma_1/2) = i/2D$

Pour de petits angles :
$\gamma_1 = i/D$

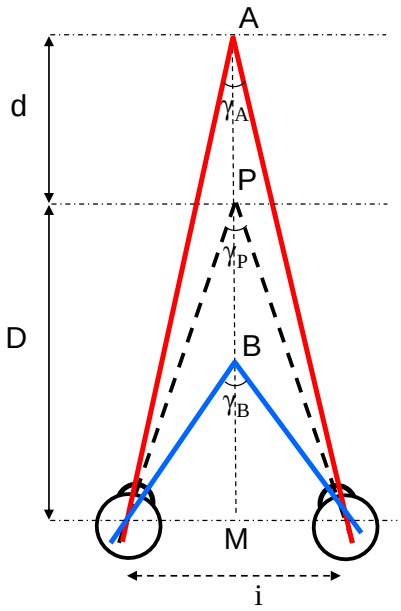
Figure 2. Angles de vergence dans le cas d'un mouvement de vergence symétrique (point A) et asymétrique (point B).

C_L et C_R représentent les centres de rotation des yeux gauche et droit respectivement. N_L et N_R représentent les centres nodaux des yeux gauche et droit respectivement. F_L et F_R représentent les fovea des yeux gauche et droit respectivement. En fixation fovéale du point A, l'angle de vergence γ_1 est égal à la parallaxe binoculaire γ_A de A. Le point M, situé au centre de la distance interoculaire est l'égocentre visuel. D est la distance égocentrique de A.

La distance D du point A est couramment définie par la longueur AM, M étant le milieu du segment reliant les deux centres de rotation oculaire. M est considéré ici comme le centre égocentrique visuel (Blohm, et al., 2008; Collewijn & Erkelens, 1990) ou œil cyclopéen (Helmholtz, 1910; Ono, 1991). La localisation des centres de rotation oculaire dans la tête est indépendante des mouvements oculaires (contrairement aux points nodaux). Afin de s'affranchir de (légères) discordances entre les angles visuels (parallaxe binoculaire) mesurés autour du point nodal et les angles oculomoteurs mesurés autour du centre de rotation, certains auteurs ont proposé d'utiliser la vergence de la cible (« target vergence ») qui est l'angle sous-tendu par les centres de rotation oculaires (Rashbass & Westheimer, 1961). Ce paramètre est utilisé dans de nombreuses études (Foley, 1977; von Hofsten, 1979).

Disparités absolues et relatives

Les deux cibles A et B ont des parallaxes binoculaires γ_A et γ_B (figure 3). La disparité absolue se mesure par rapport au point de fixation P qui correspond à une disparité nulle. Ainsi, la disparité absolue δ_A de A est égale à la différence entre sa parallaxe binoculaire γ_A et l'angle de vergence γ_P. La disparité d'une cible plus proche que le point de fixation est dite « croisée ». Elle est « directe » quand la cible est située au-delà du point de fixation.



Les disparités absolues

Disparité absolue du point A :

$$\delta_A = \gamma_A - \gamma_P \approx i*d/D^2$$

Disparité absolue du point B :

$$\delta_B = \gamma_B - \gamma_P$$

Les disparités relatives

Disparité relative des points A et B :

$$\delta_{AB} = \gamma_A - \gamma_B \text{ ou } \gamma_B - \gamma_A$$

Figure 3. Disparités horizontales absolues et relatives.

Le point B, situé en avant du point de fixation P, est en disparité croisée. Le point A, situé en arrière du point de fixation P, est en disparité directe. D'après Monot (2004).

La disparité relative δ_{AB} de deux points A et B différents du point de fixation est définie par la différence des parallaxes binoculaires des deux points. La disparité relative est indépendante de tout point de fixation et n'est pas modifiée par la vergence.

1.2 MOUVEMENTS DE VERGENCE

Les mouvements de vergence modifient l'angle des axes visuels. Les muscles oculomoteurs font pivoter les deux yeux dans la direction du point observé afin que son image se projette sur les deux fovéas. Cet angle augmente lors de la convergence et diminue lors de la divergence. Les mouvements de vergence s'effectuant en direction opposée pour chaque axe visuel, ils sont dits non conjugués. A l'inverse des mouvements de vergence, les mouvements de version orientent les axes visuels dans la même direction. Les mouvements de version sont dits conjugués. Les mouvements oculaires effectués dans nos études consistent exclusivement en des mouvements de vergence. Les mouvements oculaires, conjugués et non conjugués, requièrent des mouvements coordonnés de chaque œil. Hering (1868) a proposé que le système nerveux contrôle les deux yeux comme un organe unique. La loi de Hering suggère ainsi que les deux yeux reçoivent une innervation identique.

Il existe de nombreuses études sur les bases neuronales du contrôle de la vergence (Gamlin, 2002; Judge & Cumming, 1986; Mays & Gamlin, 1995), voir pour revue Howard (2002) et Judge (1996). Différents modèles du contrôle du système de vergence ont été également proposés (Hung, et al., 1986; Krishnan & Stark, 1977; Schor & Kotulak, 1986), voir pour revue Collewijn & Erkelens (1990), Eadie & Carlin (1995), Howard (2002), Judge (1991) et Miles (1985).

Ce paragraphe introduit les points essentiels sur les composantes de la vergence. La composante de vergence tonique est cependant développée à cause de son rôle dans la perception binoculaire des distances. Quatre composantes de vergence sont classiquement décrites, dérivant du travail de Maddox (1893) : fusionnelle, tonique, proximale et accommodative.

1.2.1 VERGENCE FUSIONNELLE

La vergence fusionnelle est contrôlée par une boucle réflexe (rétrocontrôle négatif) dont le stimulus est la disparité absolue (Westheimer & Mitchell, 1956). La disparité binoculaire horizontale induit la vergence horizontale développée ici (la disparité binoculaire verticale et la cyclodisparité induisent respectivement la vergence verticale et la cyclovergence). La vergence fusionnelle a pour rôle de positionner les images rétiniennes sur des points correspondants de chaque rétine (i.e., à l'intérieur des aires de Panum), afin de permettre la fusion des images rétiniennes. Les disparités croisées et directes engendrent respectivement des mouvements de convergence et de divergence.

Rashbass & Weistheimer (1961) ont montré qu'une modification brusque (et maintenue) de la disparité induisait un mouvement de vergence après un délai d'environ 160 ms, la vitesse de la vergence étant fonction de l'amplitude de la disparité (5 à $10°.s^{-1}$ par degré de disparité). Ces auteurs n'ont pas mis en évidence de seuil inférieur au changement de disparité induisant la vergence (si ce seuil existe, il doit être inférieur à 6 min d'angle). La vergence fusionnelle peut donc être mise en jeu même si les disparités rétiniennes sont trop faibles pour qu'il y ait vision double. Cette grande sensibilité à la disparité explique la précision de la vergence. Erkelens (1987) a ultérieurement montré que les changements de disparités supérieurs à 2° induisaient des mouvements de vergence transitoires (les stimulus induisant des mouvements de vergence transitoires n'étant pas fusionnés perceptivement).

Lorsqu'une cible est fusionnée, des disparités de 1 à 2° peuvent être introduites sans que la fusion ne soit détruite (Fender & Julesz, 1967). Par contre, lorsque la fusion est détruite, la disparité doit être réduite d'une valeur plus faible pour regagner la fusion.

Westheimer et Mitchell (1969) ont montré que les mouvements de vergence pouvaient être initiés par de grandes disparités rétiniennes même si les images étaient de forme différente. La fusion n'était cependant pas obtenue. Pour une réponse en vergence complète, les deux images doivent avoir une forme et une orientation similaires. Ces observations, complétées par d'autres (Jones, 1977; Jones & Kerr, 1971) ont conduit à distinguer deux types de vergence répondant à la disparité (Hung, et al., 1986; Jones, 1980; Semmlow, et al., 1986) : 1) la composante transitoire qui initie le mouvement de vergence pour de grandes disparités. Elle peut traiter des images de forme différente et ne nécessite que de très brèves expositions au stimulus ; 2) la composante de maintien de la fusion (véritable « vergence fusionnelle » selon Miles (1985)), qui traite de plus faibles disparités et requiert deux images de forme et d'orientation similaires pour des durées plus longues d'exposition au stimulus

(Schor 1982). La première composante initierait la plupart des changements de vergence, alors que la seconde composante complèterait et maintiendrait la vergence nécessaire à la fusion (Howard, 2002; Miles, 1985). Un certain débat existe sur la dynamique de ces deux types de vergence, conduisant à différent modèles du contrôle de la vergence par la disparité (Collewijn & Erkelens, 1990; Pobuda & Erkelens, 1993) vs. (Hung, et al., 1986; Semmlow, et al., 1986).

1.2.2 VERGENCE TONIQUE

1.2.2.1 POSITIONS DE REPOS ANATOMIQUE ET PHYSIOLOGIQUE

Des observations cliniques ont permis de constater que la position de repos du système oculomoteur dépendait de l'état du sujet. En l'absence d'innervation tonique (lors d'une anesthésie ou immédiatement après la mort), les yeux adoptent une position divergente de 15 à 25° environ (Rosenfield, 1997; Toates, 1974). Cette position anatomique de repos est déterminée par les caractéristiques mécaniques des tissus orbitaux et du système de suspension des yeux (von Noorden, 2002). Maddox (1893) a été un des premiers auteurs à faire la distinction entre les positions de repos anatomique et physiologique en observant que les yeux de sujets éveillés ne divergeaient pas lors de la fixation monoculaire d'une cible lointaine mais maintenaient une position parallèle voire légèrement convergente. Maddox a conclu que cette position était liée à l'activité de vergence tonique. La vergence tonique permet donc de passer de la position anatomique divergente à la position physiologique de repos. Cette position physiologique de repos peut être mesurée dans le noir (dark vergence) et correspond à une distance moyenne de 120 cm, soit un angle de vergence d'environ 3° (Owens & Leibowitz, 1980).

Selon Maddox, tout mouvement de vergence résulte de la combinaison des quatre composantes de vergence opérant en opposition à la position divergente anatomique des axes oculaires. La théorie de Maddox postulait que seuls les mouvements de convergence étaient actifs, les mouvements de divergence résultant des forces élastiques ramenant les yeux à leur position de repos anatomique. Le contrôle des mouvements de vergence par l'interaction de mouvements de convergence et divergence actifs a été mis en évidence par des observations cliniques et électromyographiques (Owens & Leibowitz, 1983, pour revue).

Dans ce contexte, la vergence tonique peut être considérée comme l'état d'équilibre entre les niveaux de repos des mécanismes convergents et divergents (Owens & Leibowitz, 1983).

1.2.2.2 DARK VERGENCE, PHORIES ET DISPARITÉ DE FIXATION

Différentes variables reflètent le niveau de vergence tonique.

Lors de l'appauvrissement des conditions de stimulation et du niveau de luminance, la gamme fonctionnelle de la vergence diminue, avec une sur-convergence pour les grandes distances et une sous-convergence pour les distances proches (Owens & Leibowitz, 1983). Dans le noir, les yeux adoptent une position de vergence intermédiaire, appelée dark vergence. Différentes méthodes sont utilisées pour la mesurer (Rosenfield, 1997). Par méthode du vernier binoculaire (alignement de réticules verticaux dits « nonius »), Ivanof & Bourdy (1954) rapportent une distance moyenne du point de dark vergence à 56 cm. Cette valeur moyenne est de 39 cm par mesure monoculaire de la direction de repos de chaque axe oculaire (Levy, 1969), de 116 cm par vernier binoculaire utilisant des réticules laser flashés (Owens & Leibowitz, 1980) et de 197 cm par photographie infrarouge (Fincham, 1962). Ces larges différences dans la mesure de la dark vergence sont probablement liées aux différentes méthodes, et notamment à la tâche du sujet pouvant induire une composante de vergence proximale (Owens & Leibowitz, 1983). Par ailleurs, les valeurs de la dark vergence présentent des variations inter-individuelles considérables. Owens & Leibowitz (1980) ont observé des valeurs extrêmes entre 60 cm et 5 m pour une valeur moyenne de 116 cm. La dark vergence est stable chez un individu donné, pour des conditions de mesures identiques (Fisher, et al., 1988; Owens & Leibowitz, 1980), même si des modifications transitoires peuvent être observées[2].

Dans le noir, les yeux adoptent également un état accommodatif caractéristique appelé dark focus (environ 1,5 D, correspondant à une distance de l'ordre de 67 cm) (Leibowitz & Owens, 1978). Cet état accommodatif représenterait le point d'équilibre entre mécanisme accommodatif dépendant de l'innervation parasympathique et mécanisme désaccommodatif sous l'influence du sympathique (Owens & Leibowitz, 1983). Un certain nombre d'observations tendent à prouver que, dans le noir, les mécanismes de vergence et d'accommodation sont dissociés et indépendants : 1) dark vergence et dark focus ne correspondent pas systématiquement à la même distance, 2) ces deux valeurs ne sont pas significativement corrélées (Fincham, 1962; Owens & Leibowitz, 1976; Owens & Leibowitz, 1980), 3) la dark vergence d'un individu ne peut pas être prédite à partir de son dark focus et

[2] Voir section 1.2.2.3 de la première partie

de son rapport AC/A[3] (Bohman & Saladin, 1980). Ainsi, Owens et Leibowitz (1980) ont-ils proposé que les mesures de la dark vergence représentaient la position de repos physiologique de la vergence, non influencée par les composantes fusionnelle et accommodative.

La phorie est la seconde variable utilisée pour refléter la vergence tonique. Elle représente la déviation latente des axes oculaires, révélée par la dissociation de la vision binoculaire, c'est-à-dire en l'absence de stimulus fusionnel. Elle est considérée comme l'erreur de vergence en boucle ouverte (Wann & Mon-Williams, 2002). Les phories horizontales reflètent le niveau de vergence tonique mais dépendent également de la stimulation accommodative et proximale. Les mesures des phories sont utilisées en clinique, lors de l'évaluation de l'oculomotricité. Seules les phories horizontales sont développées ici.

La suppression du stimulus fusionnel peut s'effectuer par le masquage d'un œil, le déplacement d'une image par prisme vertical ou la présentation de stimulus dichoptiques rivaux. Les phories horizontales sont conventionnellement mesurées lors de la fixation monoculaire d'une cible lointaine (Howard, 2002) mais elles peuvent être également mesurées de près. Différentes techniques sont possibles pour mesurer les phories : objectives (masquage) ou subjectives (méthode de von Graefe, Maddox, Thorington). Ces tests permettent de caractériser la phorie, sa direction (éso ou exophorie) et son amplitude en dioptrie prismatique (DP)[4]. La méthode de Maddox, utilisée dans nos études, est décrite dans l'annexe 2.1. Une déviation latente des axes oculaires est appelée ésophorie dans le sens de la convergence et exophorie dans le sens de la divergence. Les normes pour la phorie horizontale sont 1 DP d'exophorie (± 2 DP) pour la phorie de loin et 3 DP d'exophorie (± 3 DP) pour la phorie de près (Scheiman & Wick, 2002).

Les différences de valeur entre dark vergence et phorie sont en partie liées à l'influence de l'état accommodatif lors de la mesure des phories (Howard, 2002). Le sujet accommode sur une cible lointaine (5-6 m) lors de la mesure des phories de loin, induisant une composante de divergence accommodative par rapport à la position de dark focus (O'Shea, et al., 1988; Owens & Leibowitz, 1983). La dark vergence est fortement corrélée à la phorie lorsque la cible est vue à travers un trou sténopéïque de 0,5 mm augmentant la profondeur de champ

[3] Voir section 1.2.4.1 de la première partie
[4] Voir la définition dans l'annexe 1

(Rosenfield & Ciuffreda, 1990). La composante proximale de convergence peut également expliquer les différences entre dark vergence et phorie (Rosenfield & Ciuffreda, 1990).

La tendance des axes oculaires à dévier vers la phorie peut se manifester également par de faibles déviations lors de la fixation binoculaire. Ces erreurs, appelées disparité de fixation, n'entraînent pas de vision double car ne dépassant pas l'aire de Panum (Howard, 2002, pour revue). La disparité de fixation est généralement inférieure à 6 min d'angle en fixation fovéale et de l'ordre de 20 min d'angle avec des cibles périphériques (Carter, 1964; Wick, 1985)[5].

Diverses études ont confirmé la relation entre disparité de fixation et phorie (Semmlow & Hung, 1979) et entre disparité de fixation et dark vergence (Owens & Leibowitz, 1983).

Il existe une position de repos du système de vergence liée au tonus des muscles extra-oculaires (vergence tonique). Différentes variables mesurées par des techniques différentes reflètent le niveau de vergence tonique. Les différences observées dans la valeur de la vergence tonique dépendent de la méthode utilisée. La mesure des phories dans nos études est réalisée par la technique du verre de Maddox.

1.2.2.3 MODIFICATIONS DE LA VERGENCE TONIQUE

Maddox (1893) a rapporté des modifications de la vergence tonique révélées par des modifications des phories après exposition à des prismes bases externes ou des lentilles positives. Prismes bases externes et lentilles positives augmentent la demande en vergence fusionnelle, les prismes augmentant la parallaxe binoculaire et les lentilles diminuant la vergence accommodative (Schor, 1979b). La vergence tonique était modifiée dans le sens de l'augmentation de la demande en vergence fusionnelle. Maddox a ainsi suggéré que ces modifications étaient adaptatives, afin de réduire la demande inhabituelle en vergence fusionnelle. Des études ultérieures ont montré que les modifications de la vergence tonique

[5] L'étude des disparités de fixation est réalisée par des tests comportant des éléments dissociés et des éléments de fusion périphériques centraux : test de Mallet, croix polarisée avec point de fusion par exemple. La valeur du prisme que l'on doit placer devant un œil pour obtenir le réalignement des éléments dissociés est appelée phorie associée.

étaient également révélées par des modifications de la dark vergence et de la disparité de fixation (Howard, 2002).

Carter (1963, 1965) a mis en évidence des modifications des phories et des disparités de fixation après exposition prolongée à des prismes bases externes mais également à des prismes bases internes qui diminuent la demande en vergence. La phorie revenait à son niveau antérieur à l'exposition aux prismes en 5 à 15 min. Certains sujets se sont adaptés à des valeurs de prismes atteignant 10 DP bases internes et 32 DP bases externes. L'adaptation aux prismes bases externes est plus importante qu'aux prismes bases internes lors de la fixation d'une cible lointaine mais l'amplitude de l'adaptation est symétrique lors de la fixation d'une cible proche (North, et al., 1990). Cette asymétrie serait liée à l'influence différente des composantes de vergence proximale et accommodative en fonction de la distance de la cible. Les prismes bases internes diminuent la convergence proximale sur une cible proche (augmentant ainsi la demande en vergence fusionnelle et donc la prise d'ésophorie). La convergence accommodative est plus importante pour une cible proche qu'une cible lointaine (diminuant la demande en vergence fusionnelle et donc la modification de vergence tonique). L'adaptation aux fortes demandes de vergence est favorisée par l'augmentation progressive de la puissance des prismes (Sethi & North, 1987).

Les modifications de phorie et de disparité de fixation surviennent dès la première minute d'exposition aux prismes (Schor, 1979a, 1979b). L'amplitude de l'adaptation de la vergence et le temps de retour au niveau préalable augmentent avec le temps d'exposition aux prismes (Mitchell & Ellerbrock, 1955). Sethi (1986) a rapporté un déclin de la phorie en 4 h en condition de vision monoculaire. Le déclin est plus rapide en vision binoculaire et plus lent en cas de sommeil immédiat ou de diplopie liée au retrait de forts prismes.

Selon les théories les plus anciennes (Carter, 1965; Maddox, 1893), les modifications de la vergence tonique réduisent l'inconfort visuel lié aux demandes inhabituelles en vergence fusionnelle. Après exposition, la phorie sous prismes revient à son niveau antérieur. La gamme fonctionnelle des mouvements de vergence a été modifiée d'une valeur comparable à celle compensant les prismes. Des études récentes, initiées par Schor (1979b, 1980), proposent une définition plus fine de l'adaptation de la vergence tonique. Lorsqu'un prisme base externe est placé devant un œil en vision binoculaire et que cet œil est occlus quelques secondes plus tard, la déviation convergente induite par le prisme disparaît en 10-15 s, l'œil retournant à sa position phorique de repos. Si l'exposition au prisme dure quelques minutes, l'ésophorie induite par le prisme persiste des minutes voire des heures (Schor, 1979a, 1979b).

Schor (1980) a développé un modèle quantitatif rendant compte des modifications de phorie et de disparité de fixation grâce à l'activité de deux systèmes de vergence fusionnelle[6]. Le premier système, appelé composante rapide de vergence fusionnelle répond rapidement à la disparité rétinienne en initiant le mouvement de vergence. Le second système, appelé composante lente de vergence fusionnelle, ne répond pas directement à la disparité rétinienne mais à l'effort de la composante rapide de vergence fusionnelle. Lors d'une demande importante en vergence fusionnelle (prismes bases externes, fixation soutenue d'une cible proche), l'activité de la vergence fusionnelle lente augmente progressivement. Grâce à une boucle de rétrocontrôle, la stimulation de la vergence fusionnelle rapide décroît. La réponse de vergence fusionnelle lente persiste un certain temps après l'arrêt de la stimulation.

Le modèle de Schor précise également le rôle de la disparité de fixation dans le maintien de la fusion. Le stimulus pour l'initiation et le maintien de l'activité de la vergence fusionnelle rapide est la disparité rétinienne. Par conséquent, la fixation précise sur une cible diminue le stimulus de vergence fusionnelle rapide dont l'activité décroît. La présence d'une disparité de fixation permet de maintenir une stimulation de la vergence fusionnelle rapide : la disparité de fixation produit un signal d'erreur nécessaire pour maintenir la fusion.

Le modèle de Schor implique que le niveau de vergence tonique soit déterminé par la composante lente de vergence fusionnelle. La stimulation inhabituelle de la vergence fusionnelle rapide modifie l'activité de la vergence fusionnelle lente, afin de réajuster la position tonique, réduisant ainsi l'effort de vergence fusionnelle rapide pour maintenir la fusion. De plus, la réponse de vergence fusionnelle lente diminuant lentement, le niveau d'innervation tonique persiste un certain temps après l'arrêt de la stimulation. Ceci rend compte des modifications prolongées de la vergence tonique après exposition aux prismes bases opposées.

Le niveau de vergence tonique est déterminé par la composante lente de vergence fusionnelle. Les modifications de vergence tonique se développent en réponse à une demande soutenue en vergence fusionnelle. Le lent déclin de la composante lente de vergence fusionnelle permet d'expliquer les modifications persistantes des phories et de la dark vergence après exposition prolongée aux prismes bases opposées.

[6] Pour une description du modèle, voir section 1.2.4.3 de la première partie

1.2.3 VERGENCE PROXIMALE

La vergence proximale est stimulée par la distance perçue de l'objet. Cette composante est difficile à mettre en évidence directement (Hokoda & Ciuffreda, 1983, pour revue). Elle est le plus souvent reflétée par la différence entre le rapport AC/A mesuré par interposition de lentilles et le rapport AC/A mesuré par variation de la distance physique de la cible. Judge (1991) a suggéré que cette composante soit induite par des indices de profondeur tels que le changement de taille de l'objet (McLin, et al., 1988) ou la parallaxe de mouvement, plutôt que par la « connaissance de la proximité » *per se*. La vergence proximale initierait la réponse en vergence lors de variations de fixation importantes, ramenant la cible dans une gamme de disparités qui peut être traitée par la vergence fusionnelle.

1.2.4 INTERACTION AVEC L'ACCOMMODATION ET MODÈLES D'INTERACTION

L'accommodation correspond à la mise au point de l'objet sur la rétine par modification de la puissance réfractive du cristallin par les muscles ciliaires (Ciuffreda, 1991). Même si le stimulus principal pour l'accommodation est le flou rétinien (Phillips & Stark, 1977), l'accommodation peut être également induite par la disparité binoculaire (Fincham & Walton, 1957), par une stimulation proximale (Hokoda & Ciuffreda, 1983) et par le tonus des muscles ciliaires (Leibowitz & Owens, 1978). Le niveau de repos de l'accommodation (accommodation tonique) est de 1,5 D environ (Owens & Leibowitz 1983). Schor et al. (1986) ont montré que cette composante était adaptable.

Vergence et accommodation sont liées par la vergence accommodative mais également par l'accommodation de vergence. Vergence et accommodation sont également associées à des variations du diamètre pupillaire, réalisant la triade de près (Howard, 2002; Mays & Gamlin, 1995, pour revue). Certains neurones de la réticulée mésencéphaliques (« near-response cells ») semblent jouer un rôle dans le couplage entre vergence et accommodation (Judge & Cumming, 1986).

1.2.4.1 VERGENCE ACCOMMODATIVE

L'accommodation suscitée lors de la mise au point sur un objet entraîne une réponse en vergence : la vergence accommodative (Alpern, et al., 1959). La vergence accommodative est classiquement définie par l'amplitude de la réponse en vergence associée à une unité de

changement de l'accommodation. Cette fraction représente le rapport AC/A, exprimé en DP/D.

La vergence accommodative a des caractéristiques dynamiques inférieures à celles de la vergence fusionnelle (Krishnan, et al., 1973). La dynamique de la vergence est par ailleurs peu altérée lorsque l'accommodation est en boucle ouverte (Semmlow & Wetzel, 1980). Helmholtz (1910) pensait que la relation entre accommodation et vergence était apprise mais la théorie dominante jusqu'à récemment proposait que le rapport AC/A soit fixe et non modifiable par l'expérience (Alpern, 1969). Des études plus récentes ont cependant mis en évidence la possibilité de modification adaptative du rapport AC/A (Judge & Miles, 1985; Miles, et al., 1987).

1.2.4.2 ACCOMMODATION DE VERGENCE

La stimulation du système de vergence par la disparité binoculaire entraîne une réponse accommodative, indépendamment du flou : l'accommodation de vergence (Fincham & Walton, 1957). L'accommodation de vergence est reflétée par le rapport CA/C, exprimé en D/DP. Ce rapport est également modifiable (Miles, 1985; Miles, et al., 1987).

Le rôle fonctionnel de l'accommodation de vergence a été discuté par Miles (1985), qui suggère son importance dans l'initiation rapide de changements accommodatifs. Krishnan et al. (1977) ont mis en évidence une latence de l'accommodation plus courte en vision binoculaire (270 ms environ) qu'en vision monoculaire (370 ms environ), suggérant une plus courte latence pour l'accommodation de vergence. Miles souligne également que le flou n'est pas très efficace pour une cible excentrée par rapport à la fovéa et qu'un flou supérieur à 2 D peut ne pas entraîner de réponse accommodative chez certains sujets.

1.2.4.3 MODÈLES D'INTERACTION ENTRE ACCOMMODATION ET VERGENCE

Plusieurs modèles d'interaction entre vergence et accommodation ont été proposés, chacun soulignant un aspect particulier de l'interaction : les biais et le comportement statique (Hung & Semmlow, 1980), les réponses dynamiques et l'adaptation tonique (Hung, 1992; Rosenfield & Gilmartin, 1988; Schor & Kotulak, 1986). Le modèle présenté ci-dessous (Schor & Kotulak, 1986) est l'un des plus couramment utilisés.

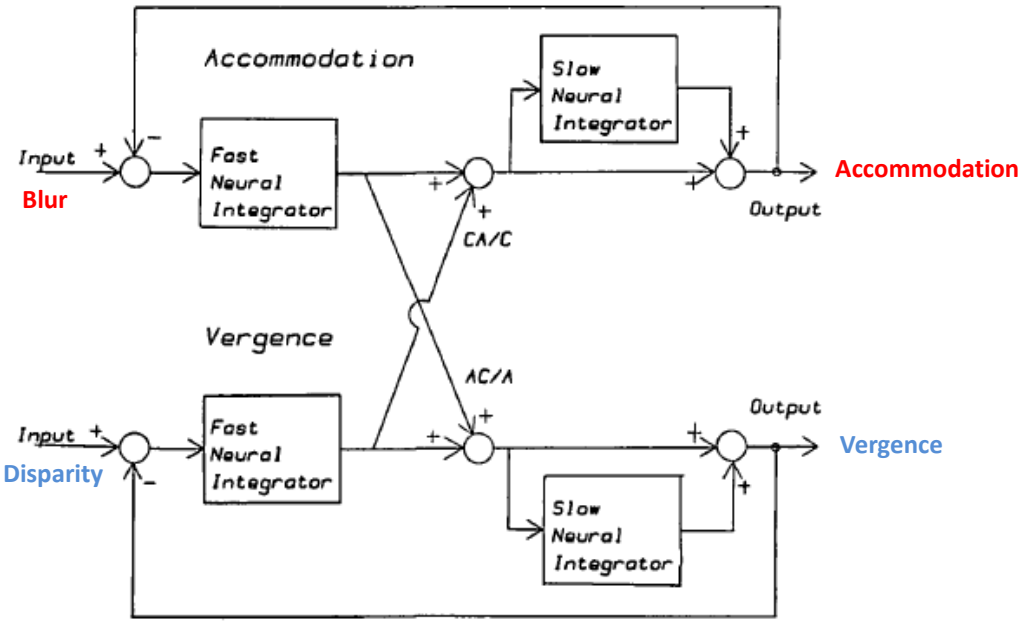


Figure 4. Modèle de Schor simplifié, d'après Kotulak & Schor (1986).

L'entrée du système de vergence est la disparité, sa sortie est la vergence. L'entrée du système accommodatif est le flou visuel, sa sortie est l'accommodation. Chaque système comporte un intégrateur lent placé en série avec un intégrateur rapide. Des liens croisés d'accommodation de vergence (CA/C) et de vergence accommodative (AC/A) relient les deux systèmes entre eux.

Ce modèle s'appuie sur des modèles plus anciens (Krishnan & Stark, 1977; Schor, 1979b). Il comporte deux boucles avec rétrocontrôle (système accommodatif et système de vergence) qui interagissent, deux entrées (flou et disparité rétinienne) et deux sorties (accommodation et vergence). Les composants de ce système sont contrôlés par des éléments de type phasique et de type tonique. Les éléments phasiques fonctionnent en feed-forward. Ils permettent une réponse transitoire et rapide aux stimulus externes tels que le flou et la disparité pour produire une image nette et unique. Les éléments toniques répondent aux stimulus intrinsèques (innervation phasique directe et liens croisés), afin de réduire une demande continue placée sur l'élément phasique. L'élément lent (tonique) de vergence fusionnelle répond ainsi à la sortie (ou à l'effort) du mécanisme de contrôle de la vergence fusionnelle rapide (phasique) (Schor, 1980). Les éléments toniques sont responsables de phénomènes adaptatifs à long terme (Wann & Mon-Williams, 2002). Le composant tonique de la vergence rend compte du post-effet observé sur la vergence en boucle ouverte lors d'un effort de convergence prolongé (plus de 30 s) et montre une relaxation incomplète après l'occlusion d'un œil.

Les sorties des deux contrôleurs phasique et tonique s'additionnent linéairement. Cette somme est limitée par un rétrocontrôle négatif. Le développement de l'adaptation de

l'élément tonique supprime progressivement la réponse de l'élément phasique. Le rétrocontrôle négatif pour l'accommodation peut être inhibé en supprimant les informations de flou (vision à travers un trou sténopéïque augmentant la profondeur de champ) et le rétrocontrôle négatif pour la vergence peut être inhibé en supprimant les informations de disparité binoculaire (vision monoculaire).

La synchronisation de la réponse visuelle est assurée par les liens croisés entre accommodation et vergence : vergence accommodative (Alpern, et al., 1959) et accommodation de vergence (Fincham & Walton, 1957). Les liens croisés sont stimulés par les éléments phasiques et ne répondent pas directement aux composants toniques. Schor a introduit ultérieurement la possibilité de modification du gain de ces liens croisés (Schor, 1999).

Le flou et la disparité rétinienne sont des stimulus efficaces sur de faibles distances. Les grands changements sont initiés par les indices proximaux (ou spatiotopiques). La fixation précise est ensuite assurée par les indices de flou et/ou de disparité (Wann & Mon-Williams, 2002). Schor a introduit les indices proximaux dans une version ultérieure de son modèle (Schor, 1992). Le contrôle oculomoteur par les indices proximaux (comme par les liens croisés) s'effectue en boucle ouverte, alors que le contrôle par le flou et la disparité s'effectue en boucle fermée.

1.2.5 VERGENCE VERTICALE ET CYCLOVERGENCE

Il est possible de fusionner dans un stéréoscope des cibles de localisation verticale légèrement différentes. Kertesz et al. (1983) ont montré que la fusion verticale était accomplie par des mouvements de vergence verticale. Ces mouvements sont plus lents et d'amplitude plus limitée que les mouvements de vergence horizontale (Perlmutter & Kertesz, 1978). Cependant, l'introduction progressive de la disparité verticale augmente considérablement l'importance des disparités verticales pouvant être fusionnées (Ellerbrock, 1949, 1952), induisant alors des modifications des phories verticales.

La cyclovergence contrôle l'équilibre torsionnel. La faible rotation d'une cible présentée à un œil par rapport à l'autre n'empêche pas la fusion. Si ces cibles sont assez larges, des mouvements de cyclovergence sont observés (Kertesz, 1983). Ferman et al. (1987) ont montré que les mouvements de torsion étaient contrôlés moins précisément que les mouvements de vergence horizontale et verticale.

1.3 LA VERGENCE COMME INDICE DE DISTANCE

L'étude du rôle de la vergence comme indice de distance a essentiellement utilisé les méthodes de psychophysique. Parallèlement, les données neurophysiologiques de la perception binoculaire des distances sont peu nombreuses (Berryhill, et al., 2009; Burgess, 2008; Genovesio & Ferraina, 2004; Mon-Williams, et al., 2001; Quinlan & Culham, 2007; Trotter, et al., 1992; Van Pelt & Medendorp, 2008), le codage de la direction d'une cible ayant été largement plus étudié que le codage de sa distance. Il en est de même pour les aspects de modélisation (Foley, 1980; Mon-Williams & Tresilian, 1998; von Hofsten, 1976).

1.3.1 ESTIMATION DES DISTANCES FONDÉE SUR LA VERGENCE

La direction d'un objet par rapport aux deux yeux ainsi que la distance entre les deux yeux étant connues, un simple calcul donne la distance égocentrique de l'objet. La question de savoir si la vergence est utilisée comme indice de distance est ancienne. Selon Descartes (1637, 1664), les yeux « sentiraient » la distance grâce à la convergence des axes oculaires, par un sens inné et inconscient de la géométrie. Sans avoir une idée précise du mécanisme accommodatif, Descartes a proposé que celui-ci, tout comme la vergence, participe à la perception des distances. Berkeley (1709) a suggéré que la distance égocentrique perçue d'un objet isolé dépende de la sensation musculaire liée à la convergence et, à des distances proches, du flou visuel et de la tension des muscles ciliaires, plutôt que d'une idée innée de la géométrie. Le débat portait alors sur l'origine du signal de distance issu de la vergence et sur sa nature innée ou acquise. A la fin du 19ème siècle, l'existence du signal de distance dérivé de la vergence a été remise en question par les résultats expérimentaux avec la mise en évidence d'erreurs systématiques et d'une grande variabilité dans la perception des distances fondée sur la vergence (Baird, 1903; Bappert, 1923; Helmholtz, 1910; Hillebrand, 1893; Wundt, 1862).

La revue de la littérature présente les éléments en faveur de l'existence du signal de distance dérivé de la vergence et tente d'expliquer les principaux mécanismes sous-tendant les déformations (et les imprécisions) de cette estimation des distances : limitations physiologiques du signal de vergence, aspects méthodologiques liés à sa mesure et nature du signal de distance dérivé de la vergence.

1.3.1.1 RELATION ENTRE ANGLE DE VERGENCE ET DISTANCE DE FIXATION

La relation entre l'angle de vergence γ_1 (en rad) sous-tendant la fixation d'un point A et la distance égocentrique D du point A est exprimée par :

$\tan(\gamma_1/2) = i/2D$, i étant l'écart interpupillaire

Pour de petits angles, tan γ_1 est approximativement égal à γ_1 :

$\gamma_1 = i/D$ ou $\gamma_1 = 57{,}3 * i/D$ pour γ_1 exprimé en degrés (Collewijn & Erkelens, 1990)

La relation entre vergence et distance est illustrée figure 5. Cette relation suggère que le signal de distance dérivé de la vergence n'est efficace qu'aux faibles distances de fixation. En fait, les limites larges d'efficacité du signal de vergence sont comprises entre le punctum proximum de convergence, situé aux alentours de 10 cm, et la configuration proche du parallélisme des axes oculaires, pour des distances supérieures à 6 m (Mon-Williams & Tresilian, 1999b). Entre ces limites, l'information donnée par la vergence diminue avec la distance de fixation, cette information disparaissant au-delà de 6 m. Cette distance correspond à une limite large. A une distance de 2 m, une variation de 0,5° de vergence correspond à une variation de distance supérieure à 1 m.

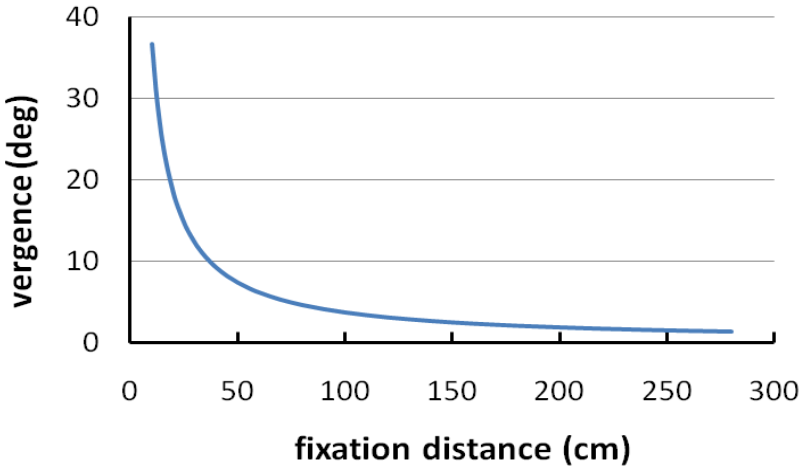


Figure 5. Relation entre distance de fixation (en cm) et angle de vergence (en degrés).
Cette relation est établie pour une distance interpupillaire de 6,4 cm.

1.3.1.2 ASPECTS MÉTHODOLOGIQUES

1.3.1.2.1 MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA PERCEPTION DES DISTANCES

Une distinction est faîte entre les tâches de localisation absolue et relative. Lors d'une tâche d'estimation relative, une cible visible est jugée par rapport à une autre. Les deux cibles peuvent être présentées simultanément ou pas. Lors d'une tâche d'estimation de distance relative, l'observateur doit juger ou ajuster la position d'éléments les uns par rapport aux autres. La tâche de bissection consiste à placer un stimulus à mi-distance d'un stimulus fixe (Foley, 1967; Viguier, et al., 2001). Le stimulus peut être également placé à double distance du stimulus fixe (Viguier, et al., 2001). Dans une tâche d'estimation absolue, la localisation d'une cible ou la position entre deux cibles est jugée par rapport à une représentation interne de l'espace. Les jugements absolus de distance et de direction sont généralement mesurés par rapport à un point situé à mi-distance entre les deux yeux correspondant à l'œil cyclopéen ou centre égocentrique visuel (Foley, 1991; Ono, 1991).

Diverses méthodes permettent l'évaluation de la perception des distances (Howard & Rogers, 2002) et sont présentées ci-dessous, en développant particulièrement les méthodes investiguant l'espace de préhension, qui est l'espace couvert par nos études.

L'estimation verbale permet le jugement direct de la distance perçue. Ces estimations numériques impliquent que l'observateur ait intériorisé l'unité de mesure.

L'estimation des distances peut être également exprimée à l'aide d'un comportement moteur comme le pointage en boucle ouverte (i.e., sans retour ou « feedback » visuel) dans l'espace de préhension, la marche en aveugle (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 2001) ou le déplacement passif en aveugle vers une cible précédemment observée (Israël, et al., 1993). La première méthode est limitée à l'espace de préhension. Les deux dernières procédures sont utilisées pour étudier les distances moyennes ou lointaines et ne seront pas développées ici.

Une approche alternative à l'estimation directe des distances consiste à mesurer indirectement la perception des distances en utilisant des variables perceptives reliées à cette dernière. Ainsi, l'estimation de la distance d'un objet peut-elle être indirectement indiquée par l'estimation de sa taille, selon le principe de l'invariance taille-distance (Gilinsky, 1951). Ces estimations se font le plus souvent par la comparaison (et/ou l'ajustement) de la taille d'un test à celle de l'objet (Gogel, et al., 1985; Wallach & Floor, 1971). Wallach et al. (Wallach & Frey, 1972a; Wallach, et al., 1972; Wallach & Smith, 1972) ont ainsi largement utilisé les estimations de taille comme mesure indirecte de la distance perçue. Les sujets devaient ajuster

(ou choisir) la longueur d'une baguette pour qu'elle corresponde à la taille de l'objet. La seconde procédure d'estimation indirecte des distances proposée par Gogel et al. (1976; 1985) se base sur le principe de parallaxe du mouvement, lorsque l'observateur fixe un point situé à une distance de référence.

Selon Gogel, ces variables perceptives directement reliées à la distance égocentrique (taille, mouvement perçu) sont moins sujettes aux biais cognitifs que les estimations directes verbales de cette distance. Un exemple de biais cognitif associé à l'estimation verbale des distances est l'influence de la taille de l'objet. Ce biais est mis en évidence par le paradoxe taille-distance décrit initialement par Ono et al. (1974) : lorsque deux cibles sous-tendant le même angle visuel sont observées à deux distances différentes en environnement pauvre, la cible la plus proche est perçue plus petite et plus loin que l'autre cible, comme si les sujets utilisaient l'indice de taille erroné plutôt que l'indice de vergence. Ce paradoxe est observé uniquement lors de l'estimation verbale et ne se retrouve pas lors de l'estimation par pointage (Mon-Williams & Tresilian, 1999a). L'influence de la taille perçue sur la perception des distances serait donc restreinte aux jugements perceptifs conscients et ne concernerait pas les jugements basés sur l'action (Mon-Williams & Tresilian, 1999a).

Le pointage serait principalement sensible aux caractéristiques du stimulus et relativement robuste aux indices cognitifs (Foley & Held, 1972). La variabilité de l'estimation de la distance par pointage est inférieure de moitié à celle de l'estimation verbale (Bingham & Pagano, 1998; Foley, 1977).

Ces différences entre estimations verbale et par pointage sont à rapprocher du traitement dual de l'information visuelle. L'estimation verbale des distances implique majoritairement la voie ventrale, alors qu'une réponse par pointage implique essentiellement la voie dorsale (Goodale & Milner, 1992; Goodale, et al., 1991). Cette distinction franche a cependant été nuancée par des études récentes (Goodale, 2010; Milner & Goodale, 2008), notamment pour le traitement de la profondeur (Coello, et al., 2003).

L'estimation verbale et le pointage sont les méthodes d'évaluation de la distance perçue les plus couramment utilisées, notamment dans l'espace de préhension. La variabilité de l'estimation de la distance par pointage est inférieure de moitié à celle de l'estimation verbale (Bingham & Pagano, 1998; Foley, 1977).

1.3.1.2.2 CONTRAINTES LIÉES À L'ISOLEMENT DE LA VERGENCE

L'étude des relations entre vergence et distance perçue pose le problème de l'élimination des autres indices de distances, notamment la taille et l'accommodation (éventuellement la luminance). La plupart des études ont réduit l'influence de ces indices.

Il s'agit donc de faire varier la demande en vergence tout en maintenant constants ou ineffectifs les autres indices de distance. Cependant, l'absence de variation de la demande accommodative ou de la taille angulaire lors d'une variation de vergence signifierait que la distance ne change pas et pourrait interférer avec les jugements de distance fondés sur la vergence (Howard & Rogers, 2002). Ce problème peut être surmonté en faisant varier aléatoirement la taille et l'accommodation sur la cible, afin que ces indices soient dissociés de la distance de la cible. Une meilleure solution est de réduire/éliminer le stimulus accommodatif par l'utilisation de points lumineux (Morrison & Whiteside, 1984; Owens & Leibowitz, 1975) ou de trous sténopéïques. L'usage d'un point lumineux offre en outre l'avantage d'éliminer l'indice de taille.

La disparité binoculaire a pu être utilisée comme indice de distance (relative) dans un certain nombre d'études (Morrison & Whiteside, 1984; von Hofsten, 1976). Par ailleurs, l'addition d'un seul point lumineux binoculaire distant et stable modifie la perception des distances égocentriques (Souza, et al., 2010). Selon Collewijn et Erkelens (1990), l'élimination des disparités se fait par la présentation de stimulus successifs avec un intervalle de temps et une durée de présentation suffisants.

L'accommodation, indice monoculaire de distance, est étroitement couplée à la vergence et participe donc à la perception binoculaire des distances. Afin de situer le rôle de la vergence dans la perception binoculaire des distances, les points essentiels concernant le rôle de l'accommodation et de la disparité binoculaire comme indices de distance absolue et relative sont présentés ci-dessous.

1.3.1.2.2.1 L'ACCOMMODATION COMME INDICE DE DISTANCE

Le rôle de l'accommodation dans la perception des distances a été suggéré par Descartes (1664) et Berkeley (1709). Les premières études expérimentales ont amené à la conclusion que la distance d'un objet ne pouvait être estimée sur la base de l'accommodation mais que les changements d'accommodation permettaient d'estimer des différences de profondeur (Baird, 1903; Dixon, 1895). Les stimulus utilisés dans ces études étaient parfois pauvres et la réponse accommodative n'était pas contrôlée, certains sujets pouvant donc ne pas accommoder sur la cible. En utilisant des cibles de fort contraste, Fisher et Ciuffreda (1988)

ont montré une relation linéaire entre la distance perçue et la réponse accommodative (mesurée par un optomètre) chez seulement 25% des sujets. Cela signifie que seuls certains sujets sont capables d'utiliser l'information donnée par l'accommodation pour estimer les distances.

Reprenant l'expérience de Fisher et Ciuffreda (1988), Mon-williams et Tresilian (2000) ont montré une faible corrélation entre la distance perçue et la distance réelle, chez un tiers des sujets seulement. Ce résultat pourrait être expliqué par le fait que l'accommodation donne un signal ordinal et non pas quantitatif de distance (Mon-Williams & Tresilian, 1999b, 2000). Le changement d'accommodation entre deux cibles donnerait des informations sur leur profondeur relative. Par ailleurs, l'information ordinale de distance induite par l'accommodation serait liée au signal de vergence accommodative, plutôt qu'au signal accommodatif en soi (Mon-Williams & Tresilian, 2000).

Quel que soit son rôle précis, l'efficacité de l'accommodation se situe à une distance inférieure à 2 m (Fisher & Ciuffreda, 1988) et couvre donc l'espace de préhension.

1.3.1.2.2.2 LA DISPARITÉ BINOCULAIRE COMME INDICE DE DISTANCE

Un des avantages de la vision binoculaire est la présence de disparités horizontales et verticales du fait de la distance interoculaire. La disparité verticale survient lors de la fixation asymétrique d'un point et correspond à la différence entre les angles d'élévation de ce point pour chaque œil. Les disparités verticales peuvent fournir des informations de distance absolue (Bishop, 1989; Mayhew & Longuet-Higgins, 1982; Rogers & Bradshaw, 1993). Des revues de la littérature sur les disparités verticales et la perception spatiale ont été effectuées par Howard & Rogers (2002) et Devisme (2008). Cependant, on peut s'affranchir des informations de disparités verticales en plaçant les cibles visuelles dans le plan sagittal médian.

La suite du paragraphe concerne la disparité horizontale. L'appariement des images rétiniennes disparates donne lieu à deux phénomènes perceptifs. Comme décrit dans la section 1.2.1, dans le cas de la fusion la disparité absolue est annulée afin d'obtenir la perception d'un élément unique. Lorsque la fusion ne peut pas être acquise, il y a diplopie. La valeur de la disparité et son signe (croisée ou directe) donnent également lieu à la perception de profondeur relative par rapport au point de disparité nulle : c'est la stéréopsie.

Comme représenté sur la figure 3, la disparité absolue δ_A de A par rapport au point de fixation P est reliée à la distance de fixation par la relation :
$\delta_A = \gamma_A - \gamma_P \approx i*d/D^2$, i étant l'écart interpupillaire, γ_A la parallaxe binoculaire de A, γ_P l'angle de vergence, d la distance entre A et P, et D la distance de fixation. La distance AP peut donc être théoriquement traitée soit à partir de la disparité horizontale, soit à partir de la différence de vergence entre A et P.

En effet, le sujet peut estimer la distance AP sur la base de la disparité δ_A, combinée à des informations sur la distance de fixation D, en l'absence de tout mouvement de vergence. Rogers & Bradshaw (1995) ont montré que les informations de vergence et de disparités verticales sont combinées pour interpréter les disparités horizontales. Trotter et al. (1992, 1996) ont ainsi montré que l'interaction entre informations rétiniennes et extra-rétiniennes participe au codage neural de la distance absolue. La discrimination en profondeur de cibles présentées successivement sur la base de la disparité absolue est possible, avec des seuils supérieurs à ceux nécessaires à la discrimination de disparités relatives.

Alternativement, le sujet peut fixer A et utiliser les différences de vergence $\gamma_A - \gamma_P$ pour estimer la distance AP.

Ainsi, deux signaux de profondeur sont présents lors d'un changement de fixation : la disparité et les signaux extra-rétiniens (vergence). La profondeur perçue est déterminée par le plus grand des deux signaux. Pour des disparités faibles, le signal de profondeur est déterminé par le signal de disparité. Lorsque les disparités sont larges et que le sujet fixe alternativement les cibles, la profondeur perçue est déterminée par la différence des signaux extra-rétiniens (Foley, 1991). Toutefois, pour de larges cibles ou des cibles présentées en environnement visuel riche, la disparité absolue est utilisée exclusivement pour le contrôle de la vergence et ne donne pas lieu à une sensation de profondeur (Collewijn & Erkelens, 1990).

Au contraire, la disparité relative est un puissant indice de distance relative ou de profondeur (Collewijn & Erkelens, 1990, pour revue). La disparité horizontale étant inversement proportionnelle au carré de la distance de fixation, l'efficacité de la disparité binoculaire comme indice de distance relative est maximale pour un champ proche et diminue avec la distance (Cutting & Vishton, 1995). Cet indice serait néanmoins utile jusqu'à des distances d'observation de l'ordre de 20 m minimum (Allison, et al., 2009).

1.3.1.3 RÉSULTATS DES PRINCIPALES ÉTUDES SUR LA PERCEPTION DES DISTANCES FONDÉE SUR LA VERGENCE

1.3.1.3.1 ERREURS CONSTANTES ET VARIABLES

Avant de donner quelques résultats concernant ces études, précisons que les erreurs systématiques (ou constantes) décrivent la position moyenne des estimations par rapport à la position réelle de la cible. Elles permettent de révéler un biais systématique. Les erreurs relatives (ou variables) décrivent la dispersion des estimations autour de la position moyenne, indépendamment de la position de la cible.

Le rôle de la vergence dans l'estimation des distances a été mis en doute chez certains auteurs (Ogle, 1962) par la mise en évidence d'erreurs dans la perception des distances fondée sur la vergence. Les résultats de ces études sont présentés dans le tableau 1 ci-dessous.

Trois facteurs expérimentaux peuvent ainsi affecter l'étude de la vergence comme indice de distance : la méthode d'estimation par pointage ou estimation verbale (la méthode par pointage induisant moins de variabilité dans les réponses), les distances explorées (la précision de la vergence diminuant avec la distance d'observation[7]) et la réduction des indices de disparité et accommodatif. De plus, une surestimation des distances courtes et une sous-estimation des distances longues est souvent observée (Mon-Williams & Tresilian, 1999b; Morrison & Whiteside, 1984; Viguier, et al., 2001).

[7] Voir section 1.3.1.1

Etude	Méthode d'estimation	Aspects méthodologiques	Distances explorées	Résultats
Swenson (1932)	pointage	présentation haploscopique d'un disque lumineux de taille et luminance constantes	25 à 40 cm	erreurs constantes < 1 cm
Foley & Held (1972)	pointage	présentation haploscopique d'un point lumineux (absence d'indice accommodatif)	10 à 40 cm	hypermétrie systématique avec erreur médiane de 25 cm
Mon-Williams & Tresilian (1999b)	pointage	variation de la parallaxe binoculaire d'un point lumineux par introduction de prismes	20 à 50 cm	erreur variable moyenne inférieure à 2 cm, surestimation des distances les plus courtes et sous-estimation des plus longues
Ebenholtz (1981)	pointage (contraint)	variation de la distance physique d'une cible composée de 7 points lumineux	28 à 50 cm	surestimation constante de 3,4 cm (pour la cible la plus proche) à 8,4 cm (pour la cible la plus lointaine)
Viguier et al. (2001)	verbale	variation de la distance de cibles placées sur une rampe, taille angulaire et luminance constantes	20 à 120 cm	estimations de distances correctes jusqu'à 40 cm, sous-estimation au-delà de 60 cm
Morrison & Whiteside (1984)	verbale	variation de la distance physique d'un point lumineux de luminance constante	0,5 à 9 m	surestimation des distances jusqu'à 4 m et sous-estimation au-delà, surestimation atteignant 100 % jusqu'à 2 m
Foley (1977)	pointage ou verbale	idem Foley & Held (1972)	11 à 39 cm	écart-type des réponses divisé par 2 lors de l'estimation par pointage par rapport au verbal
Gogel (1961a)	comparaison de distance	ajustement de la distance d'une cible monoculaire (incluant des indices de taille et de perspective) à la distance de la cible test	90 cm à l'infini	amplitude de changement de la parallaxe binoculaire sous-estimée : mouvement perçu de 76 cm pour un déplacement réel de 244 cm
Viguier et al. (2001)	comparaison de distance	variation de la distance de cibles placées sur une rampe, taille angulaire et luminance constantes, estimation de mi-distance et de double distance	20 à 120 cm	surestimation des mi-distances jusqu'à 40 cm et sous-estimation pour 120 cm, surestimation des doubles distances de références jusqu'à 40 cm

Tableau 1. Erreurs constantes ou variables obtenues lors des principales études sur la perception des distances fondée sur la vergence.

Lors des estimations par pointage, seule l'étude d'Ebenholtz (1981) comportait une contrainte dans la direction sagittale (i.e., pointage sur un rail).

1.3.1.3.2 RELATION ENTRE DISTANCE PERÇUE ET DISTANCE RÉELLE

La courbe reliant la distance perçue à la distance réelle est une courbe à concavité inférieure lorsque ces variables sont exprimées en unités de distance (Foley, 1977). Les fonctions proposées pour décrire cette relation sont la fonction puissance (Baird, 1970; Künnapas, 1960) et la fonction hyperbole (Foley, 1980; Gilinsky, 1951; von Hofsten, 1976). La fonction puissance est particulièrement utilisée pour décrire cette relation pour de grandes distances d'observation (Künnapas, 1960; Teghtsoonian & Teghtsoonian, 1970).

Lorsque ces deux variables sont exprimées en unités angulaires (inverse de la distance ou vergence de la cible), la fonction reliant ces deux variables devient linéaire (Foley, 1977; von Hofsten, 1979). On peut toutefois faire la remarque que les cibles utilisées par von Hofsten (1979) ne couvraient qu'une gamme très étroite de distances (de 4 à 6° et 9 à 12°). La comparaison des estimations verbales et par pointage de cette fonction a montré une pente moyenne moins importante pour les estimations par pointage que pour les estimations verbales (Foley, 1977). Ces données étaient obtenues pour des cibles proches, situées de 11 à 39 cm. L'estimation des distances nécessite plusieurs étapes selon Foley (1977) : la transformation d'un signal physiologique en un signal de distance puis la transformation du signal de distance en une réponse (verbale ou de pointage). Cette dernière transformation diffère selon la méthode d'estimation.

D'autres auteurs ont utilisé un ajustement linéaire entre distance perçue fondée sur la vergence (exprimée par pointage) et distance physique. On peut faire la remarque que les ajustements hyperbolique/puissance et linéaire ne donnent pas des résultats drastiquement différents sur le segment de l'espace que représente l'espace de préhension. Mon-Williams & Tresilian (1999b) ont retrouvé la relation suivante entre distance perçue D' et distance physique D :

$D' = c + m*D$ avec $0,5 < m < 0,9$ et $5 \text{ cm} < c < 20 \text{ cm}$.

Ebenholtz (1981) a également appliqué un ajustement linéaire aux estimations moyennes de distance par pointage dans l'espace de préhension, de 28 à 44 cm ($R^2 = 0,996$). Les paramètres retrouvés étaient $m = 1,32$ et $c = -5,27$ cm. Le pointage était contraint à la direction sagittale (déplacement d'un curseur sur un rail). L'auteur a proposé que cette méthode ait pu diminuer les erreurs constantes, retrouvées dans certaines études utilisant un pointage non contraint, telle que l'étude de Foley & Held (1972).

1.3.1.3.3 VARIABILITÉS INTER- ET INTRA-INDIVIDUELLE

L'utilisation du signal de vergence pour l'estimation des distances est très variable selon les individus. Cette variabilité interindividuelle s'observe même pour des distances proches et pour les deux méthodes d'estimation. Foley (1977) a ainsi retrouvé un facteur 2 entre les pentes extrêmes des sujets, pour les estimations verbales comme pour les estimations par pointage. Gogel (1961a, 1961b) a de plus montré que la moitié des sujets seulement utilisaient le signal de distance dérivé de la vergence.

Foley (1977) a observé une variabilité intra-individuelle (exprimée par l'écart-type intra-individuel moyen) systématiquement inférieure pour les estimations par pointage que pour les estimations verbales. La variabilité des estimations verbales augmentait avec la distance, ce qui n'était pas le cas pour le pointage. Gogel & Tietz (1979) ont retrouvé de la même façon une dérive de la variabilité pour les estimations verbales. La variabilité de ces estimations reflète à la fois la variabilité du signal de distance lié à la vergence mais aussi celle liée à la réponse (transformation de la distance perçue en réponse).

Au vu de cette revue de la littérature mettant en évidence la déformation de la perception des distances fondée sur la vergence, la question de la nature et de l'efficacité du signal extra-rétinien de vergence se pose.

1.3.2 NATURE ET PRÉCISION DU SIGNAL EXTRA-RÉTINIEN DE VERGENCE

Selon von Hofsten (1976), la perception des distances égocentriques dans l'espace binoculaire est déterminée par des différences de vergence, et non par les angles absolus de vergence, comme on pourrait le déduire d'une interprétation trigonométrique[8]. Brenner & van Damme (1998) ont repris cette hypothèse en proposant que le signal extra-rétinien lié à la variation de vergence soit interprété en combinaison avec les informations sur l'orientation des yeux précédant le changement de fixation, tout en relativisant le rôle de l'indice de vergence en environnement visuel riche.

Les différences de vergence peuvent être enregistrées grâce aux sensations proprioceptives liées à la vergence des axes oculaires sur le stimulus mais aussi par l'enregistrement au niveau central de la commande motrice efférente responsable du mouvement de vergence (Owens &

[8] Voir section 1.3.1.1

Leibowitz, 1980). La contribution de ces deux mécanismes est sujette à débat, notamment concernant le rôle de la proprioception extra-oculaire. Le rôle de la proprioception a néanmoins été mis en évidence lors de tâches de localisation impliquant des phénomènes oculomoteurs lents (Gauthier, et al., 1990a, 1990b; Velay, et al., 1994), dont la vergence (Steinbach, 1987; Steinbach & Smith, 1981). Par ailleurs, deux types de récepteurs présents dans les muscles extra-oculaires sont susceptibles de véhiculer des informations proprioceptives sur la position et la dynamique de l'œil : les fuseaux neuro-musculaires et les terminaisons palissades (Donaldson, 2000, pour revue). Morrison & Whiteside (1984) ont montré que l'estimation de la distance d'un point lumineux restait correcte même lorsque la cible était présentée par flash de 200 ms, c'est-à-dire pour une durée trop courte pour induire un mouvement de vergence. Ces auteurs ont suggéré que l'estimation de distance dérive dans ce cas de l'enregistrement au niveau central de l'innervation motrice responsable de l'initiation du mouvement de vergence (efférence) par la brève stimulation de points disparates, calibrée par la référence de distance égocentrique fournie par la vergence de repos.

En s'affranchissant des transformées liées à la méthode de réponse, Foley (1985, 1991) a mis en évidence des erreurs systématiques sur la courbe de parallaxe de référence, avec une pente proche de 0,4. Foley a attribué ces erreurs à la perception du signal égocentrique lié à la vergence. Foley (1977) a alors émis l'hypothèse que le gain du signal de distance lié à la vergence soit inférieur à 1, c'est-à-dire qu'il varie moins en fonction de la distance que le signal de vergence. Cette hypothèse a été reprise ultérieurement par Blohm et al. (2008). Une des origines de l'erreur dans le signal égocentrique de distance serait liée selon Foley (1985) à la diminution de l'efférence nécessaire pour modifier la vergence lors de la croissance, le signal de vergence associé à cette efférence sous-estimant le changement effectif de vergence.

Grâce à la comparaison de différentes tâches de fractionnement (mi-distance, double-distance), Viguier et al. (2001) ont par ailleurs proposé que le plan égocentrique de référence pour l'estimation des distances soit situé à 10,4 cm des yeux, correspondant au Punctum Proximum de Convergence (PPC). L'introduction d'un tel biais modifie le gain de la distance estimée sur la base de la vergence.

En condition d'illumination réduite, les courtes distances ont tendance à être surestimées et les longues distances sous-estimées (Foley, 1980). Gogel et al. (Gogel, 1969, 1978; Gogel & Tietz, 1973) ont étudié ce phénomène et mis en évidence la tendance à percevoir les objets à une distance intermédiaire en l'absence d'indices de profondeur. Ce biais perceptif, appelé « specific distance tendency » (SDT), représenterait une métrique fondamentale pour la

perception spatiale (Gogel, 1969; Gogel & Tietz, 1973). La SDT est la tendance pour un observateur à préférer une certaine distance (Gogel, 1969). Gogel a mesuré la SDT en l'absence de tout indice de distance, par une méthode basée sur la parallaxe de mouvement. Dans ces conditions, la distance d'un point lumineux immobile monoculaire est perçue de 30 cm à 8 m, avec une distance moyenne de 2 m environ (Gogel & Tietz, 1973).

Gogel & Da Silva (1987) ont suggéré que la SDT soit un phénomène perceptif et pas simplement une réponse par défaut en l'absence d'indices de distance pertinents. Cette hypothèse est appuyée par les résultats d'Owens & Leibowitz (1976; 1980) qui ont montré que la SDT était corrélée à la dark vergence ($R = 0,76$; $p < 0,01$), suggérant une explication physiologique à la SDT. Gogel (1972) a proposé que lorsque des indices de distance sont présents la distance perçue se situe à une distance intermédiaire entre la SDT et les indices de distance présents. Selon cette hypothèse, les estimations de distance en environnement pauvre résulteraient conjointement de la SDT (corrélée à la dark vergence) et de l'information de vergence (Foley & Held, 1972). Lorsque la distance séparant l'observateur de l'objet dépasse la SDT, l'observateur aurait tendance à sous-estimer la distance et inversement. Cette hypothèse a été formulée de façon similaire par Foley (1991). La distance perçue dépendrait de l'effort nécessaire pour fusionner sur la cible, cet effort étant déterminé par la différence entre la vergence de la cible et la vergence tonique.

Le système visuel se basant sur l'enregistrement des différences de vergence, la calibration de l'échelle de distance égocentrique s'effectuerait grâce aux indices monoculaires en environnement riche et par la distance de référence associée à la vergence tonique en environnement visuel pauvre. La vergence tonique représente le point de départ pour les mouvements de vergence, et le point de référence pour calibrer les effets de la vergence sur la perception de l'espace.

Par ailleurs, le phénomène de SDT survient lorsque l'estimation des distances est obtenue à partir d'un nombre très limité d'indices et se réduit si l'environnement visuel s'enrichit (Gogel & Tietz, 1973; Philbeck & Loomis, 1997). Mon-Williams & Tresilian (1999b) ont alors émis l'hypothèse que la SDT soit un exemple de « biais de contraction » (Poulton, 1981), c'est-à-dire une tendance générale des jugements vers le centre de la gamme des réponses possible. Ces biais de contraction s'observeraient pour toute tâche d'estimation en

condition d'incertitude, influençant l'estimation des distances en environnement pauvre (Mon-Williams, et al., 2000; Tresilian, et al., 1999).

Les erreurs systématiques dans l'estimation des distances fondée sur le seul indice de vergence peuvent être expliquées par les diverses théories décrites précédemment. L'imprécision (erreur variable) de l'estimation des distances fondée sur la vergence est discutée par certains auteurs (Blohm, et al., 2008). Le signal de localisation dérivé de la vergence est généralement considéré comme un signal bruité, son imprécision étant supérieure au signal de la version (Blohm, et al., 2008). Cette imprécision n'est pas liée à la résolution angulaire du signal de vergence par rapport au signal de version, mais au fait qu'une erreur angulaire donnée se traduise par une erreur métrique plus large en profondeur qu'en latéral. On peut faire la remarque que deux facteurs sont susceptibles de jouer sur la précision du signal de vergence. Le premier facteur, non spécifique à la vergence, est l'utilisation de l'estimation verbale qui est une méthode induisant une variabilité importante. Le second facteur est lié à la diminution de l'efficacité du signal de vergence avec la distance.

Sans entrer dans la discussion du rôle de la vergence en environnement visuel riche (et donc en environnement naturel), il faut mentionner que le poids de la vergence varie en fonction de deux facteurs. Le poids de la vergence diminue avec l'augmentation de la distance de fixation (Tresilian & Mon-Williams, 2000; Tresilian, et al., 1999) et en cas de discordance avec d'autres indices de distance (Tresilian, et al., 1999). Ces observations sont en accord avec l'hypothèse communément admise de variation du poids d'un indice en fonction de la confiance qui lui est accordée, celle-ci étant déterminée par sa précision (Landy, et al., 1995; Maloney & Landy, 1985). Les erreurs dans l'estimation des distances fondée sur la vergence sont considérablement réduites en environnement visuel riche et structuré (Magne & Coello, 2002).

Il existe bien un signal extra-rétinien efficace dans l'espace de préhension. L'imprécision du signal de vergence observée dans certaines études est en partie liée à la variabilité de la méthode utilisée (estimation verbale des distances) et à l'utilisation de distances de fixation supérieures à 2 m. L'estimation de la distance en environnement pauvre montre également une compression de l'espace qui pourrait être liée à un biais de contraction fréquemment observé en situation d'incertitude, mais aussi à un gain du signal de distance dérivé de la vergence inférieur à 1.

1.3.3 EFFETS PERCEPTIFS DES MODIFICATIONS DE LA VERGENCE TONIQUE

Trois auteurs se sont particulièrement intéressés aux modifications de la perception des distances liées aux modifications de la vergence tonique. Ces théories décrivent le même phénomène, bien que formulé en des termes et concepts différents. Leur description succincte et leur comparaison illustre l'évolution des connaissances, notamment sur le contrôle oculomoteur.

Selon von Hofsten (1976), le système visuel utilise les différences de vergence pour l'estimation des distances. La distance perçue est donc liée à l'écart entre la réponse de vergence et la vergence de repos (associée à la dark vergence), déterminant l'effort nécessaire à la fusion binoculaire. Toute modification de la vergence de repos altère donc l'effort de fusion, pour toutes les distances de fixation, introduisant ainsi des modifications systématiques dans la perception des distances. Une modification de la vergence de repos vers une distance proche entraîne un effort de convergence réduit et un effort de divergence accru, induisant ainsi une surestimation des distances. L'inverse se produit lors de l'éloignement de la vergence de repos.

Ebenholtz et al. (Ebenholtz, 1974; Ebenholtz & Wolfson, 1975; Paap & Ebenholtz, 1976, 1977) ont interprété les modifications de la perception des distances liées aux modifications de vergence tonique par un mécanisme de potentiation musculaire extra-oculaire (eye muscle potentiation, EMP). Ils ont observé que la fixation prolongée à une distance inférieure à 30 cm induisait consécutivement une surestimation des distances, alors que la fixation prolongée à une distance supérieure à 30 cm induisait une sous-estimation des distances. La fixation prolongée à 30 cm ne produisait aucun effet. La distance de 30 cm correspondrait au point d'équilibre entre l'action des muscles droits internes et externes, appelée « physiological position of rest » ou PPR. Une fixation soutenue à une distance plus proche augmente de façon prolongée la vergence tonique (le tonus des muscles droits internes). En effet, la contraction d'un muscle soumis à une innervation soutenue persiste de façon réflexe pendant un certain temps après la relaxation volontaire (Kohnstamm, 1915). Un effort supplémentaire de divergence (augmentation de l'innervation des droits externes) est alors requis pour compenser l'augmentation de vergence tonique (potentiation des droits internes), afin de maintenir la fusion d'une cible. La modification de l'effort de vergence produit un signal erroné de la position de l'œil, interprété comme une cible plus lointaine. L'effet inverse se produit lors de la potentiation des muscles droits externes.

Ebenholtz et al. (Ebenholtz, 1981; Ebenholtz & Fisher, 1982) ont ultérieurement utilisé les modèles de contrôle de l'accommodation et de la vergence développés par Krishnan & Stark (1977) et Schor (1979b, 1980) afin de préciser la théorie de potentiation musculaire extra-oculaire. Ces modèles attribuent le contrôle du niveau de vergence tonique à la composante lente de vergence fusionnelle. Ebenholtz et al. (Ebenholtz, 1981; Ebenholtz & Fisher, 1982) ainsi qu'Owens et al. (Owens, 1986; Owens & Leibowitz, 1983) ont également introduit la notion de distance de référence. A la position de vergence tonique est associée une distance de référence égocentrique. L'adaptation aux prismes bases externes induit une modification convergente de la vergence tonique, déplaçant ainsi la distance de référence vers l'observateur. Le déplacement de la vergence tonique vers la convergence entraîne un plus grand effort de divergence pour les stimulus lointains et un plus faible effort de convergence pour les stimulus proches, induisant une surestimation des distances.

Paap & Ebenholtz (1977) ont montré que les post-effets de distance étaient accompagnés de post-effets opposés pour les directions visuelles monoculaires. Les post-effets de distance perçue et de direction apparente étaient cohérents avec la potentiation des droits internes après une fixation prolongée de près, et avec la potentiation des droits externes après une fixation prolongée au loin. Les post-effets de distance étaient cependant inférieurs à la somme des post-effets de direction sur chaque œil.

Ebenholtz & Wolfson (1975) ont observé un post-effet de distance lorsque la distance de fixation variait dans une gamme située soit au-delà soit en-deçà de la PPR. Le développement de la potentiation musculaire ne nécessite donc pas un angle de vergence constant. La variation de fixation réduit cependant l'amplitude du post-effet. Les auteurs ont attribué ces résultats à l'effet de l'inhibition réciproque entre paires de muscles agoniste/antagoniste. Lors des mouvements de divergence, les droits internes sont inhibés et les droits externes innervés, l'inverse se produisant lors de la convergence. Les variations de fixation tendraient à diminuer la potentiation des droits internes à cause de la relaxation et de l'inhibition de ceux-ci lors des mouvements de divergence.

Les modifications de la vergence tonique induisent des modifications de l'effort de fusion et par voie de conséquence des modifications de la perception des distances.

2 CHAPITRE 2 : ADAPTATION VISUOMOTRICE À UNE ALTÉRATION DE LA DIRECTION VISUELLE PAR PRISMES LATÉRAUX

En conditions normales, les informations spatiales provenant de modalités sensorielles différentes sont congruentes. La coordination entre les différentes modalités sensorielles peut être modifiée par des dispositifs optiques et mécaniques. Confronté à un conflit inter-sensoriel entraînant par ailleurs le plus souvent un conflit sensorimoteur, l'observateur humain est capable d'une modification semi-permanente de sa perception et/ou de son comportement sensorimoteur afin de réduire ou d'éliminer le conflit.

L'être humain est capable de s'adapter, au moins partiellement, à de nombreuses distorsions visuelles (Kornheiser, 1976; Welch, 1974, 1986). La très grande majorité des études utilise cependant des prismes décalant latéralement le champ visuel. Si l'on pensait initialement que les résultats obtenus avec les prismes étaient applicables aux autres formes de distorsion visuelle, des études ultérieures ont finalement montré que les modifications perceptives sous-tendant les modifications visuomotrices variaient selon la nature de la distorsion. La majorité des connaissances sur les mécanismes adaptatifs se fonde cependant sur les études utilisant des prismes latéraux (Kornheiser, 1976; Redding, et al., 1992; Welch, 1974; 1986, pour revue).

L'adaptation à la déviation latérale du champ visuel par prismes est ici présentée comme modèle d'approche pour nos études. Ce second chapitre débute par la présentation de la méthodologie classiquement utilisée pour les études sur l'adaptation. Vient ensuite la description des différents mécanismes adaptatifs, à court et long termes. La nature des mécanismes adaptatifs développés est très dépendante des conditions d'exposition. L'influence des conditions d'exposition sur le développement des composantes adaptatives est alors discutée. Ces différentes composantes adaptatives s'additionnent pour former l'adaptation sensorimotrice, selon le principe d'additivité des composantes qui est décrit. Enfin, sont présentées les grandes caractéristiques de l'adaptation : décours temporel, généralisation (aux zones de l'espace non explorées et à des mouvements différents de ceux effectués pendant l'exposition) et transfert (axio-proximal et inter-manuel).

2.1 DÉFINITIONS ET MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE

Les prismes latéraux dévient l'angle d'incidence des rayons lumineux, modifiant ainsi le siège de la stimulation rétinienne (figure 6) et induisant un conflit entre vision et proprioception lorsque la main est visible. Les effets des prismes latéraux ne sont pas limités au déplacement du champ visuel. On peut noter des aberrations chromatiques, la courbure des lignes verticales (essentiellement au niveau de l'apex) et une déformation du champ visuel (apparaissant compressé du côté de la base du prisme et dilaté du côté de l'apex du prisme) se manifestant par des déformations dynamiques de la scène visuelle (compression et expansion) lors des mouvements de la tête (Boff & Lincoln, 1988). La majorité des études présentées ci-dessous utilisent une exposition contrainte (le sujet est généralement assis, la tête immobile), permettant notamment de réduire ou de prévenir les effets « secondaires » des prismes latéraux cités précédemment.

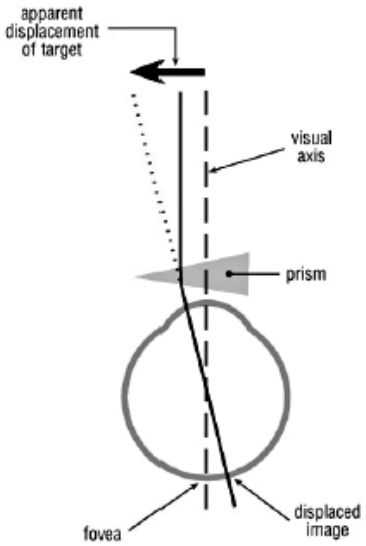


Figure 6. Illustration de la déviation latérale des images par un prisme base à droite.
Le prisme produit une rotation latérale du champ visuel vers la gauche. La cible située physiquement droit-devant est perçue visuellement déviée vers la gauche.

L'origine des travaux sur l'adaptation à une déviation latérale du champ visuel est souvent attribuée à Helmholtz (1910). Lorsqu'un sujet, porteur de prismes décalant son champ visuel, essaie de pointer rapidement vers un objet à portée de main, il commet une erreur à peu près égale à la déviation et pointe pratiquement vers l'image de l'objet. Il constate donc que sa main arrive à côté de l'objet. Si cette réponse de pointage rapide est répétée plusieurs dizaines de fois, le sujet constate que sa déviation se réduit progressivement à zéro. Cette réduction des

erreurs est appelée la réduction de l'effet. S'il retire les lunettes et essaie de pointer à nouveau vers l'objet, il constate au premier essai que sa main est déviée d'une quantité à peu près égale et opposée au déplacement qu'avaient induit les prismes : c'est ce que l'on appelle l'effet consécutif (ou post-effet) négatif.

Le paradigme expérimental utilisé par Helmholtz a servi de modèle pour la plupart des études ultérieures sur l'adaptation. Il implique une phase de pré-exposition, une phase d'exposition et une phase de post-exposition[9]. Durant les phases de pré et post-exposition, le sujet est testé sans distorsion perceptive et ne reçoit aucun feedback de sa performance. En phase d'exposition, le sujet interagit avec l'environnement modifié et reçoit le feedback de ses actions. L'adaptation est mesurée en termes de différence entre les réponses des phases de post- et de pré-exposition. Si une adaptation est survenue, une modification compensatoire de la réponse est observée, dénommée effet consécutif (ou post-effet)[10] car mis en évidence une fois le dispositif optique retiré.

Deux formes de procédure d'exposition contrainte sont utilisées : les expositions « continues » et « terminales ». Le sujet voit sa main en mouvement de façon continue lors d'une exposition « continue » (Held & Gottlieb, 1958), alors qu'il ne voit sa main qu'une fois le mouvement terminé lors d'une exposition « terminale » (Welch, 1969).

L'étude de l'adaptation prismatique a connu plusieurs phases au début de la deuxième moitié du 20éme siècle avec les approches psychologiques de la Gestalt (Kohler, 1964; Rock, 1966), puis avec la mise en évidence du rôle actif dans l'adaptation sensorimotrice (Held, 1961; Held & Freedman, 1963; Held & Hein, 1958) et dans le développement (Held & Hein, 1963) au cours des années 1960 à 1980. La multiplicité des phénomènes adaptatifs (oculomoteurs, sensoriels, moteurs), survenant à des niveaux axiaux ou segmentaires, a freiné les approches neurophysiologiques (excepté Baizer & Glickstein, 1973). Ce sont les observations de Weiner et al. (1983) chez l'homme sur le rôle du cervelet, puis les effets indirects de l'adaptation sur des fonctions supérieures comme l'attention dans l'héminégligence (Rossetti, et al., 1998) qui ont relancé l'intérêt pour ce champ d'étude, avec des approches neurophysiologiques (Baizer, et al., 1999; Kurata & Hoshi, 1999), psychophysiques (Vetter, et al., 1999) couplées ou non avec la neuroimagerie (Clower, et al., 1996; Diedrichsen, et al., 2005; Luauté, et al., 2009).

---

[9] Les phases de pré- et post-exposition sont indifféremment dénommées phases de pré- et post-test

[10] Ces deux termes sont utilisés de façon indifférente dans ce travail de thèse

2.2 NATURE DES MÉCANISMES ADAPTATIFS

2.2.1 MÉCANISMES DE CORRECTION IMMÉDIATE

2.2.1.1 CAPTURE VISUELLE

Même au début de l'exposition au réarrangement optique, le sujet ne ressent que rarement le conflit entre modalités sensorielles. Si le conflit n'est pas trop important, le sujet perçoit sa main en une position unique, le plus souvent à proximité de la position dérivée de la vision : c'est le phénomène de capture visuelle (Hay, et al., 1965; Warren, 1980). Ses corrélats électrophysiologiques ont été mis en évidence récemment (Touzalin-Chretien, et al., 2010). La capture est quasiment complète pour de faibles discongruences visuo-proprioceptives (≤ 11°) (Welch, 1986, pour revue). En réduisant l'effet des prismes, la capture visuelle peut théoriquement retarder ou diminuer le processus adaptatif. Ce phénomène semble décroître parallèlement au développement de l'adaptation si les mouvements sont actifs (Warren & Cleaves, 1971; Welch, et al., 1979).

Le concept de capture visuelle est lié à la prévalence de la modalité visuelle (ou dominance visuelle) dans la perception de la position de la main observée sous prismes (Warren & Cleaves, 1971) et peut aboutir à la modification du sens de la position du membre (Hay, et al., 1965).

2.2.1.2 CORRECTION IMMÉDIATE PAR DÉVIATION DU DROIT-DEVANT VISUEL

Un objet situé dans un environnement structuré n'apparaît décalé que de 40 % environ du déplacement prismatique (Welch, 1986, pour revue). Cet effet de correction immédiate serait dû à l'interprétation par le sujet du droit-devant qui serait dévié par l'orientation apparente des axes principaux de l'environnement (Harris, 1974). Ce biais est limité aux jugements du droit-devant et peut être éliminé par l'absence de références visuelles durant l'exposition.

2.2.1.3 CORRECTION CONSCIENTE DES ERREURS DE POINTAGE

La troisième réponse immédiate au déplacement prismatique est la correction délibérée par le sujet des erreurs de pointage. Cette correction stratégique contribue rapidement (après seulement une à deux dizaines d'essais) à la réduction progressive de l'effet des prismes (Welch, et al., 1993).

Ce mécanisme cognitif lié à la connaissance du contexte et spécifique de la tâche effectuée lors de l'exposition ne se retrouve pas en post-test après retrait des prismes.

Les trois mécanismes de correction immédiate décrits ci-dessus participent largement à la réduction des erreurs pendant l'exposition, parallèlement au développement de l'adaptation. La déviation visuelle est ainsi généralement compensée rapidement et totalement. Ces mécanismes ne participant pas toutefois au post-effet, celui-ci est en général significativement inférieur au maximum théorique correspondant à la déviation visuelle (Redding & Wallace, 1997; Welch, 1986).

2.2.2 RÉPONSES ADAPTATIVES À MOYEN TERME

En parallèle des processus de correction immédiate, des processus adaptatifs se développent progressivement lors de l'exposition. Rappelons que les processus adaptatifs sont mis en évidence par l'effet consécutif (ou post-effet). Le processus d'adaptation sensorimotrice implique en fait des mécanismes à différents niveaux : sensoriel (modalités visuelle et proprioceptive) et motrice (Baraduc & Wolpert, 2002; Welch, 1986, pour revue). Harris (1965) est le premier auteur à avoir étudié le niveau de l'adaptation de façon systématique.

2.2.2.1 ADAPTATION PROPRIOCEPTIVE

Harris (1963; 1965b) a proposé qu'une des composantes de l'adaptation visuomotrice à une déviation prismatique était la recalibration de la position proprioceptive du membre en direction de cette déviation (figure 7). La résolution du conflit entre vision et proprioception s'effectue fréquemment par la modification du sens de la position du bras. Cette modification a été qualifiée de « contre-adaptation » par Wallach & Frey (1972c) dans la mesure où la modalité exacte a été recalibrée par la modalité altérée.

Les modifications du sens de la position du membre exposé consécutives à l'exposition peuvent être mises en évidence par différentes méthodes. La tâche la plus fréquente consiste à pointer à l'aveugle dans la direction droit devant soi (Harris, 1963; Redding & Wallace, 2001). La mesure du droit-devant sous-tend l'hypothèse d'une référence égocentrique se confondant habituellement avec l'axe sagittal du corps (Rossetti, 1997). D'autres méthodes ont été utilisées : pointage avec la main non exposée vers la main précédemment exposée

(Craske, 1966; Cressman & Henriques, 2009; Harris, 1965; Simani, et al., 2007; Welch, 1969), estimation de la distance entre main exposée et main non exposée (Harris, 1965), pointage vers une cible auditive (Harris, 1963; Hay & Pick, 1966), placement passif du bras étendu droit-devant (Baily, 1972b; Hatada, et al., 2006), placement d'un pointeur visuel au-dessus de la position sentie de la main et pointage vers le gros orteil d'un pied (Templeton, et al., 1974). Tous ces tests sont réalisés en boucle ouverte (la vision du membre est éliminée). L'utilisation d'une réponse motrice présente l'inconvénient de dépendre des afférences proprioceptives mais également des efférences (Cressman & Henriques, 2009; Rossetti, 1997). Le pointage droit-devant permet d'individualiser la composante proprioceptive à condition que le bras soit déplacé passivement (Hatada, et al., 2006), ou que le positionnement soit actif mais lent (Redding & Wallace, 1997).

A la fin de l'exposition, le sujet, une fois adapté, sent son bras là où il le voit à travers les prismes, c'est-à-dire décalé vers la droite (figure 7). Une telle modification du sens de la position du bras entraîne des changements adaptatifs dans la coordination main-œil mis en évidence dans le post-test après retrait des prismes. En post-test, lorsque l'on demande au sujet adapté de pointer droit-devant, il pointe vers la gauche car le droit-devant physique du bras est perçu vers la droite. Lorsque l'on demande au sujet de pointer avec sa main gauche non exposée vers sa main droite précédemment exposée, le pointage est décalé vers la droite. Enfin, lorsque le sujet pointe avec sa main droite adaptée vers une cible visuelle, les mouvements sont décalés vers la gauche.

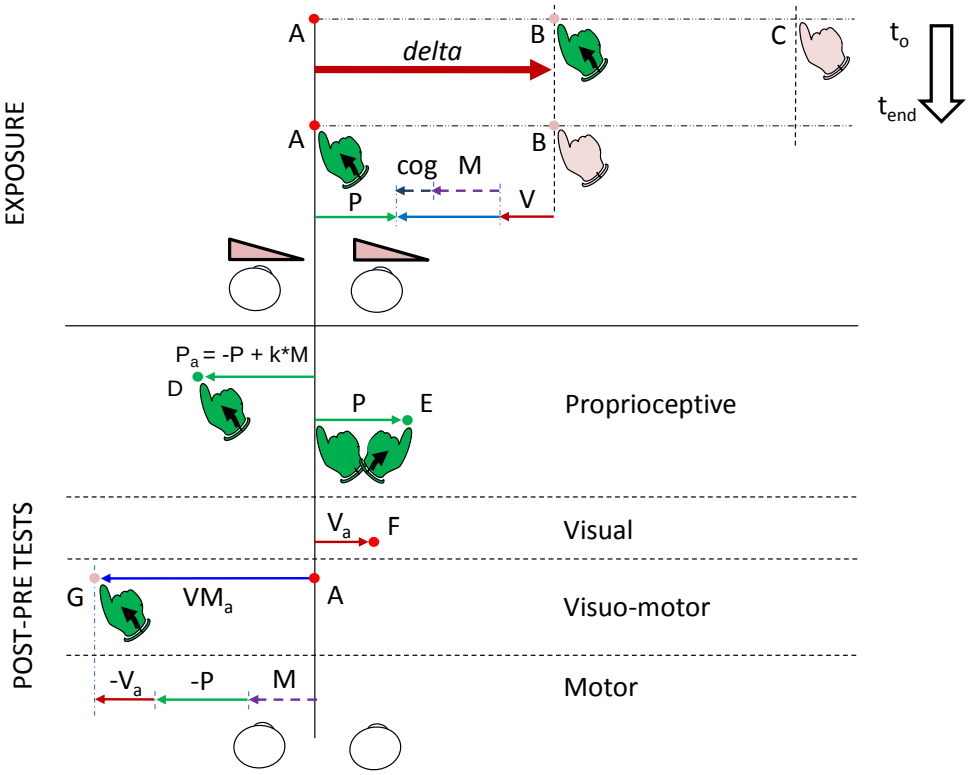


Figure 7. Composantes de l'adaptation visuomotrice à une déviation du champ visuel par prismes latéraux.

De haut en bas : période d'exposition aux prismes latéraux. Le sujet fixe un point A situé sur une ligne sagittale dans le plan frontal. Les prismes dévient vers la droite l'image de A en B. Lorsque le sujet pointe initialement vers A (vu en B) avec sa main droite, le sujet atteint B et voit sa main en C (main verte : position physique de la main ; main rose : position vue de la main). Après une dizaine d'essais, le sujet atteint A et voit sa main en coïncidence avec la cible en B. Cette réponse visuomotrice appropriée résulte de plusieurs mécanismes s'additionnant pour compenser la déviation prismatique. Le mécanisme nommé *cog* est lié à une correction cognitive (flèche en pointillé bleu foncé). Le mécanisme nommé *P* (flèche verte) est lié au déplacement de la position proprioceptive vers la droite. Le mécanisme nommé *V* (flèche rouge) résulte du déplacement vers la gauche de la position vue de la main. Le mécanisme nommé *M* (flèche en pointillé violet) est lié à la recalibration motrice. Après le retrait des prismes, le sujet subit plusieurs tests de coordination visuomotrice en l'absence de feedback visuel de la main. Les deux premiers tests mesurent l'adaptation proprioceptive. Le premier test consiste à pointer droit-devant avec la main droite. Le sujet adapté dévie son pointage vers la gauche (en D) d'un vecteur P_a (fonction de P et M) car le droit-devant physique du bras est perçu vers la droite. Le second test consiste à pointer avec la main gauche non exposée vers la main droite préalablement exposée située dans le plan sagittal. Le sujet adapté dévie son pointage vers la droite (en E) d'un vecteur P. Lors du test visuel, le sujet signale lorsqu'une cible visuelle déplacée latéralement dans le plan frontal apparaît droit-devant lui. Une cible placée en face du sujet adapté lui apparaît décalée vers la gauche. Par conséquence, le sujet indique donc comme droit-devant une cible F déviée vers la droite d'un vecteur V_a = -V. Le test visuomoteur consiste à pointer vers une cible visuelle A avec la main droite. Une réponse adaptée correspond à une déviation vers la gauche VM_a (flèche bleu ciel), vers le point G. VM_a est systématiquement inférieur au déplacement prismatique à cause de la disparition de l'effet cognitif après retrait des prismes. Enfin, la composante motrice est estimée par soustraction des post-effets visuel et proprioceptif à l'effet visuomoteur : $M = VM_a - (P + V_a)$.

2.2.2.2 MODIFICATION DE LA PERCEPTION DE LA DIRECTION VISUELLE

La seconde composante de l'adaptation visuomotrice aux prismes latéraux est la recalibration de la direction visuelle (Wilkinson 1971; Welch 1974). Celle-ci peut résulter d'une modification du signal de position de l'œil par rapport à la tête (Kalil and Freedman 1966; Craske 1967; Ebenholtz 1974) et/ou de la tête par rapport au tronc (Hamilton 1964; Harris 1965b; Kornheiser 1976).

2.2.2.2.1 RECALIBRATION DE LA PERCEPTION DE LA DIRECTION VISUELLE

La recalibration de la direction visuelle résulte de l'existence d'une discordance entre les informations spatiales (visuelle et proprioceptive du bras) habituellement concordantes et fusionnées (Craske & Crawshaw, 1975, 1978). Cette hypothèse, formulée par Wallach (1968) et Epstein (1975) sous le terme de discordance entre indices (« cue discrepancy ») rend compte de l'adaptation résultant de l'exposition à un conflit inter-sensoriel. Cette notion s'applique symétriquement à la proprioception mais est présentée dans ce paragraphe car elle a été initialement formulée pour la modalité visuelle. Ce concept de recalibration a été évoqué par différents auteurs sous des termes différents : recalage des différents systèmes perceptifs (Kornheiser, 1976) et réalignement spatial (Redding, et al., 2005; Redding & Wallace, 2006; Redding, et al., 1992), ces mécanismes survenant sur la seule base des informations sensorielles discordantes.

L'adaptation visuelle se met en évidence directement par des changements adaptatifs dans la direction droit-devant visuel (Wilkinson, 1971) : le sujet qui a la tête immobilisée doit juger quand une cible visuelle apparaît droit devant lui. Si la vision de la main est décalée vers la droite par les prismes, l'adaptation visuelle consiste en un décalage des représentations visuelles vers la position proprioceptive, c'est-à-dire vers la gauche. En post-test, une cible placée en face du sujet lui apparaît décalée vers la gauche. Par conséquence, le sujet indique donc comme droit devant une cible placée à droite (figure 7). De plus, lorsque le sujet pointe avec sa main droite vers une cible visuelle, les mouvements sont décalés vers la gauche.

Les informations concernant la position de l'œil pouvant être obtenues par la proprioception extra-oculaire (Steinbach, 1987; Steinbach & Smith, 1981) et/ou la commande efférente oculomotrice (Gauthier, et al., 1990a, 1990b), le processus de recalibration peut se situer à ces deux niveaux. Selon Cohen (1966), une partie de la recalibration visuelle pourrait être rétinienne, c'est-à-dire consisterait en une modification de l'interprétation de la position de l'image sur la rétine. Les résultats concernant la recalibration rétinienne sont cependant

contradictoires (Cohen 1966; Howard 1970; Crawshaw and Craske 1974). La recalibration rétinienne n'affecterait de plus que les valeurs spatiales rétiniennes périphériques et ne s'observerait pas en fixation fovéale (Howard, 1970; Howard, et al., 1974).

2.2.2.2.2 POTENTIATION MUSCULAIRE EXTRA-OCULAIRE

Selon Ebenholtz (1974), les modifications de la direction visuelle perçue résulteraient du maintien d'une position asymétrique lors de l'exposition aux prismes latéraux, plutôt que d'une recalibration perceptive. La déviation oculaire prolongée lors de l'exposition à la déviation prismatique tendrait à maintenir cette position de façon réflexe, même après relâchement de la fixation (phénomène de potentiation musculaire). L'efférence nécessaire pour ramener les axes oculaires de la déviation induite par la potentiation musculaire vers le droit-devant induirait des erreurs dans la perception de la direction, dans le sens opposé à la déviation prismatique. A titre d'exemple, après déviation prolongée des axes oculaires vers la droite, la position de repos de ceux-ci est décalée vers la droite. Un point lumineux situé vers la droite sera donc perçu comme droit-devant car aligné avec la position de repos des axes oculaires. Un point lumineux placé devant le sujet sera perçu vers la gauche à cause du mouvement de rotation vers la gauche des axes oculaires nécessaire pour le fixer (de la position de repos déviée vers la droite vers le droit-devant physique).

La potentiation musculaire est un exemple du phénomène décrit par Kohnstamm (1915) comme la contraction prolongée d'un muscle après la relaxation suivant une contraction soutenue. Ce phénomène est lié à la potentiation post-tétanique, c'est-à-dire à la tendance des unités motrices à manifester « … a long standing increased responsiveness following repetitive stimulation » (Hughes, 1958). Ce phénomène initialement décrit pour les muscles squelettiques (Kohnstamm, 1915; Matthaei, 1924) semble survenir également pour les muscles extra-oculaires. Les mouvements oculaires conjugués ou non sont concernés (Ebenholtz, 1974). Une façon de prévenir le phénomène de potentiation musculaire est de maintenir la position des yeux droit devant pendant l'exposition aux prismes (Willey, et al., 1978).

2.2.2.3 ADAPTATION MOTRICE

La troisième composante de l'adaptation à des prismes latéraux est motrice (Baily, 1972a; Morton & Bastian, 2004; Templeton, et al., 1974; Wallace & Redding, 1979). Cette

composante consiste en une recalibration des commandes motrices associées à une cible visuelle (Baraduc & Wolpert, 2002; Kitazawa, et al., 1997; Martin, et al., 1996).

Selon la théorie de Held (Held & Freedman, 1963; Held & Hein, 1958), l'adaptation motrice n'implique pas de signal d'erreur explicite, mais fait appel à la comparaison entre la copie efférente de l'ordre moteur et le signal visuel réafférent. C'est la résolution du conflit entre ces deux signaux qui génère l'adaptation motrice. Cette théorie a été reprise plus récemment en y introduisant la notion de modèle interne (Wolpert, 1997, pour revue) : l'adaptation est induite par le conflit entre sortie du modèle interne (copie efférente) et les réafférences observées (Diedrichsen, et al., 2005; Tseng, et al., 2007).

En complément de ces composantes ne faisant pas appel au signal d'erreur terminale de pointage, Magescas & Prablanc (2006) ont montré que le seul signal d'erreur terminale générait une adaptation motrice (en l'absence de tout conflit afférence-réafférence), à condition toutefois que l'erreur soit perçue comme étant d'origine endogène.

L'adaptation des efférences a souvent été rattachée à tord à l'adaptation proprioceptive. Certaines tâches comme le pointage rapide droit-devant ne permettent pas de distinguer les deux composantes. Chez le sujet sain, la détermination de la composante spécifiquement motrice de l'adaptation ne peut être mise en évidence qu'indirectement, par la soustraction des effets consécutifs proprioceptifs et visuels à l'effet consécutif visuomoteur (figure 7). La composante motrice de l'adaptation se manifeste cependant chez le patient totalement désafférenté (Ingram, et al., 2000).

2.3 RELATIONS ENTRE CONDITIONS D'EXPOSITION ET COMPOSANTES ADAPTATIVES

Le problème des conditions de l'adaptation a été particulièrement étudié par Held (Held & Hein, 1958). Les conditions expérimentales d'exposition aux prismes déterminent l'importance et la nature de l'adaptation obtenue. Les modifications obtenues sont extrêmement variables d'un type d'exposition à l'autre (exposition statique prolongée vs. exposition avec mouvement, feedback continu vs. feedback terminal, durée d'exposition).

Une des conditions nécessaires à l'adaptation est l'exposition à un conflit stable. Lorsque l'observateur est confronté à un déplacement prismatique qui fluctue, l'adaptation ne survient pas (Cohen & Held, 1960). L'exposition à un déplacement du champ visuel dont l'amplitude ou la direction varie (« sensory disarrangement ») a pour effet de diminuer la précision de la coordination visuomotrice (Cohen & Held, 1960).

2.3.1 FACTEUR ACTIF : DISCORDANCE SENSORIMOTRICE VS. DISCORDANCE INTER-SENSORIELLE

Deux situations expérimentales peuvent se rencontrer : l'exposition à une discordance sensorimotrice et l'exposition à une discordance inter-sensorielle. Dans cette dernière situation, aucune réafférence des mouvements n'est disponible. La grande majorité des travaux sur l'adaptation impliquait une discordance sensorimotrice. Par ailleurs, la plupart des études impliquant une discordance inter-sensorielle pure ont été menées afin de montrer si une adaptation pouvait survenir en l'absence de réafférences.

Selon Held & Gottlieb (1958), une condition clé pour l'adaptation visuelle et visuomotrice est l'interaction active de l'individu avec son environnement optiquement modifié. Held s'inspire de l'hypothèse de von Holst (1954) considérant comme essentielles les relations entre les mouvements volontaires et leurs conséquences visuelles. Von Holst et Mittelstaedt (von Holst, 1954; von Holst & Mittelstaedt, 1950) supposent que lorsqu'une commande motrice (« efférence ») est envoyée à l'effecteur, une copie du pattern moteur (« copie efférente ») est enregistrée. Dans le modèle proposé par Held et al. (Hein & Held, 1962; Held & Freedman, 1963; Held & Hein, 1958) appliquant l'hypothèse de von Holst à la commande du bras, la copie efférente de la commande motrice du bras est comparée aux réafférences visuelles. Son hypothèse implique que l'adaptation soit liée à une expérience visuomotrice active et par conséquent que les mêmes mouvements réalisés de façon passive ne donnent pas lieu au phénomène d'adaptation. Ainsi, selon la théorie de Held, l'adaptation sensorimotrice se développe par comparaison des signaux afférents et réafférents. Le mécanisme est différent d'un apprentissage par essais et erreurs car aucune information explicite des erreurs n'est requise (la condition d'exposition de Held ne comporte jamais de pointage d'une cible).

Ces observations ont été tempérées par des études ultérieures, mettant en évidence une adaptation lors de mouvements passifs, mais de niveau généralement inférieur à celui obtenu lors de mouvements actifs (Foley & Maynes, 1969; Pick & Hay, 1965).

On peut donc conclure que l'exposition visuomotrice active, si elle n'est pas nécessaire au processus adaptatif, le facilite néanmoins. L'exposition visuomotrice active augmenterait la discordance entre vision et proprioception, le mouvement actif amplifiant l'information au sujet de la position réelle du membre. Il est en effet montré que la position d'un membre déplacé activement est plus précise (Paillard & Brouchon, 1968). Par ailleurs, certains auteurs (Freedman, 1968; Howard & Templeton, 1966; Wallach, 1968) ont suggéré que l'efficacité de l'expérience active s'expliquerait par la quantité d'information sur le conflit sensorimoteur.

Le conflit efférence-réafférence ne serait qu'une de ces sources d'information. Cette hypothèse s'appuie sur le fait que l'adaptation aux prismes est induite ou augmentée par la correction de l'erreur (Coren, 1966; Welch & Abel, 1970; Welch & Rhoades, 1969). L'adaptation étant d'autant plus forte que le signal d'erreur terminal est plus important, la présence d'une cible durant l'exposition (absente durant l'étude de Held) faciliterait l'adaptation (Coren, 1966).

2.3.2 FEEDBACK VISUEL CONTINU VS. FEEDBACK VISUEL TERMINAL

La condition optimale pour l'obtention d'un post-effet proprioceptif est une vision continue du bras en mouvement. A l'inverse, l'exposition terminale conduit le plus souvent à la production d'un post-effet visuel (Redding, et al., 1992; Welch, 1974; 1986, pour revue).

Canon et Uhlarik (Canon, 1970; Uhlarik & Canon, 1971) ont proposé que l'adaptation survienne au sein de la modalité sensorielle à laquelle le sujet prête le moins d'attention. Ainsi, lors d'une exposition terminale, le sujet est forcé de guider le pointage par la proprioception car la vision n'est pas disponible pendant le mouvement. La modalité visuelle va donc s'adapter. A l'inverse, la vision « domine » si l'exposition est continue, entraînant une modification proprioceptive. Cette notion éclaire les concepts de dominance sensorielle (notamment visuelle) et de capture visuelle décrit précédemment.

Cohen (1967) et Redding & Wallace (1992) ont suggéré de façon similaire que l'adaptation se développe au niveau de la modalité sensorielle non utilisée (« guidée ») lors de l'exposition, en fonction du feedback disponible pendant l'exposition.

2.3.3 DURÉE D'EXPOSITION

La nature des composantes adaptatives aux prismes latéraux dépend de la durée d'exposition. La composante motrice se développe très rapidement, après quelques dizaines d'essais (Day & Singer, 1967; Hamilton, 1964; Martin, et al., 1996). L'adaptation proprioceptive survient progressivement durant la phase précoce de l'exposition (Harris, 1963). L'adaptation visuelle se développe beaucoup plus lentement (Hay & Pick, 1966). En dépit d'un comportement visuomoteur approprié au bout de quelques dizaines d'essais, les modifications sensorielles continuent à s'opérer au cours de l'exposition. Ainsi, la majeure partie de l'adaptation visuomotrice à court terme est attribuée aux composantes motrice et proprioceptive. Cependant, l'adaptation la plus appropriée à une altération visuelle

prismatique consiste en la ré-interprétation des informations visuelles conformément au monde physique, avec retour des autres modalités non altérées à leur état initial.

2.4 MODÈLES ADDITIFS

Les différents mécanismes adaptifs ne sont pas exclusifs mais spécifiques des conditions d'exposition et complémentaires. Hamilton (1964), Harris (1965), Templeton et al. (1974) ont été les premiers à suggérer une additivité des différentes composantes de l'adaptation. Les changements se produisant au niveau des différents segments corporels situés entre la main et l'œil s'additionneraient pour former la composante totale visuomotrice. L'hypothèse d'additivité des composantes a été retrouvée dans de nombreuses études (Simani, et al., 2007; Welch, 1974; 1986, pour revue). En fonction de la nature des composantes obtenues, des modèles à deux composantes (visuelle + proprioceptive) (Hay & Pick, 1966; Redding & Wallace, 1978; Templeton, et al., 1974; Wallace & Redding, 1979; Welch, et al., 1974; Wilkinson, 1971) ou à trois composantes (visuelle + proprioceptive + motrice) (Baily, 1972a; Templeton, et al., 1974; Wallace & Redding, 1979; Welch, et al., 1974) ont été proposés. L'additivité des composantes adaptatives est illustrée figure 7.

2.5 CARACTÉRISTIQUES DE L'ADAPTATION

2.5.1 DÉCOURS TEMPOREL

L'amplitude de la réduction de l'erreur et de l'effet consécutif augmente en fonction du temps d'exposition (ou du nombre d'essais) selon une fonction exponentielle. La réduction de l'erreur durant l'exposition est rapide et généralement complète. L'effet consécutif visuomoteur atteint plus lentement un niveau asymptotique, très inférieur en général au maximum théorique (Redding & Wallace, 1993). Les différences d'amplitude et de cinétique entre réduction de l'erreur et effet consécutif sont liées à des mécanismes distincts, avec l'intervention d'une composante cognitive agissant sur la seule réduction de l'erreur (Redding & Wallace, 1997). Les composantes de l'adaptation visuomotrice présentent également des fonctions d'établissement exponentielles (Redding, 1973; Welch, 1986), avec des constantes de temps variables. Cependant, il n'existe pas de données disponibles concernant l'établissement de l'adaptation proprioceptive.

Le niveau d'adaptation visuomotrice observé après la fin de l'exposition décline spontanément en l'absence de stimulation visuelle et visuomotrice (yeux fermés). Ce déclin suit une loi exponentielle en fonction du temps, de pente beaucoup faible que lors de l'acquisition (Dewar, 1971). Le déclin de la composante proprioceptive serait plus rapide que celui de la composante visuelle (Redding, 1973). Enfin, le déclin du post-effet visuomoteur est plus rapide si le sujet est ré-exposé à la vision normale (Hamilton & Bossom, 1964).

2.5.2 GÉNÉRALISATION DE L'ADAPTATION

L'adaptation prismatique peut se manifester sur des zones de l'espace non explorées durant la phase d'exposition au conflit. Le terme utilisé de généralisation recouvre des notions variées. La généralisation à des zones non exposées est rapportée tant au réalignement des cartes spatiales visuelle et proprioceptive (Bedford, 1989) qu'aux transformations sensorimotrices (Ghilardi, et al., 1995; Krakauer, et al., 2000; Pearson, et al., 2010). Un gradient de décroissance est généralement observé au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la zone explorée durant l'exposition (Tietz & Gogel, 1974). De plus, une généralisation à des modalités sensorielles non soumises au conflit telle qu'une cible acoustique désignée par pointage a été mise en évidence (Harris, 1963; Lackner, 1973; Michel, et al., 2007). Cet effet suggère une modification de la perception de l'espace supra-modalitaire de type axial.

Le terme de généralisation est également utilisé pour décrire le transfert de l'adaptation prismatique à des mouvements différents de ceux utilisés durant l'exposition (Harris, 1965). Cependant, l'amplitude de l'adaptation aux prismes décroît lorsque la tâche effectuée en post-exposition diffère de celle de l'exposition (Baraduc & Wolpert, 2002; Harris, 1965). Des travaux plus récents ont précisé les limites de ces généralisations en les restreignant aux synergies motrices. Baraduc et Wolpert (2002) ont ainsi observé une diminution du post-effet lorsque la posture initiale du mouvement était différente. Martin et al. (1996) ont montré qu'une adaptation au lancer de fléchettes sous prismes obtenue dans une certaine configuration posturale du membre supérieur ne se généralisait pas à un lancer dans la configuration posturale symétrique (i.e., lancer par dessus vs. par dessous l'épaule), suggérant une adaptation spécifique de synergies musculaires. De même, Field et al. (1999) ont observé l'absence de généralisation d'une adaptation par capture de balles à d'autres mouvements de capture. Par ailleurs, une spécificité des composantes temporelles de l'adaptation a été mise en évidence par Kitazawa et al. (1997). Le taux d'adaptation semblait dépendre de façon très spécifique du pattern moteur réalisé pendant l'exposition, les mouvements exécutés à la

même vitesse que ceux de l'exposition possédant le degré d'adaptation le plus élevé et les mouvements effectués à des vitesses différentes montrant un taux d'adaptation inférieur.

2.5.3 TRANSFERT AU MEMBRE CONTROLATÉRAL

Il est démontré que les composantes adaptatives proprioceptive et motrice ne transfèrent pas au membre contralatéral non soumis au conflit (Baraduc & Wolpert, 2002; Hamilton, 1964; Harris, 1965; Martin, et al., 1996; Prablanc, et al., 1975). Par contre, la composante visuelle due à la réinterprétation du signal de position de l'œil (et de la tête par rapport au tronc, c'est-à-dire du mécanisme axial postulé par Helmholtz) est indépendante de l'effecteur soumis à l'exposition et transfère donc à la main controlatérale (Helmholtz, 1910; Kalil & Freedman, 1966). Le transfert dit *axio-proximal* de l'adaptation visuelle de la main exposée à la main non exposée est total (McLaughlin & Bower, 1965; Wallace & Redding, 1979).

2.5.4 HIÉRARCHIE PROXIMO-DISTALE DE L'ADAPTATION

Le fait que l'adaptation de type axial (œil et tête) transfère aux deux membres supérieurs mais que l'adaptation d'un bras soit spécifique du bras exposé suggère l'existence de rapports hiérarchiques entre les adaptations des différents segments corporels. Cette notion de hiérarchie proximo-distale de l'adaptation a été développée par Hay (1970). Au niveau du membre supérieur, une expérience de Hay et Brouchon (1972) a montré que les mouvements d'adaptation réalisés au seul niveau de l'épaule transféraient au coude et au poignet tandis que l'adaptation obtenue au niveau du poignet ne transférait pas aux articulations plus proximales.

La nature et l'amplitude des composantes adaptatives dépendent étroitement des conditions d'exposition aux prismes latéraux. Les différents mécanismes ne sont pas exclusifs mais complémentaires (additivité des composantes). Durant l'exposition, un comportement visuomoteur approprié est obtenu par la combinaison de mécanismes de correction immédiate (notamment cognitif) et de mécanismes adaptatifs opérant à différents niveaux. Seuls les mécanismes adaptatifs se manifestent en dehors des conditions d'exposition. Les composantes proprioceptives et motrices sont restreintes au membre exposé. A l'opposé, la composante visuelle est indépendante de l'effecteur.

3 CHAPITRE 3 : ADAPTATION VISUOMOTRICE À UNE ALTÉRATION DES DISTANCES APPARENTES

Dans le premier chapitre, nous avons décrit le signal de distance dérivé de la vergence. La vergence est un indice quantitatif de distance bien que l'efficacité de cet indice diminue avec la distance et qu'elle soit soumise à un biais de contraction. L'altération optique du signal de vergence entraîne une modification de la perception des distances égocentriques. Ce troisième chapitre débute par la description des dispositifs optiques altérant les distances apparentes par modification du signal de vergence : prismes bases opposées et téléstéréoscope.

Les mécanismes de l'adaptation à une altération des distances apparentes sont mal connus, contrairement aux mécanismes d'adaptation à une altération de la direction visuelle par prismes latéraux décrits dans le chapitre 2. L'objectif majeur de ce travail de thèse est ainsi d'identifier les composantes de l'adaptation visuomotrice à l'altération des distances apparentes par prismes bases opposées et de comparer ces mécanismes adaptatifs à ceux observés lors de l'altération de la direction visuelle par prismes latéraux. La composante visuelle de l'adaptation est étudiée plus spécifiquement car elle sous-tend des mécanismes distincts rarement différenciés.

De plus, l'utilisation de deux dispositifs optiques (prismes bases opposées et téléstéréoscope) introduisant une demande en vergence différente selon la distance d'observation permet d'explorer certains aspects géométriques de la perception des distances fondée sur la vergence.

Au travers la revue de la littérature sur l'adaptation à l'altération des distances apparentes, les points clés non résolus sont soulignés et des méthodes pour y répondre sont proposées.

3.1 DÉFINITIONS ET PRÉSENTATION DES DISPOSITIFS ALTÉRANT LES DISTANCES APPARENTES

3.1.1 PRISMES BASES OPPOSÉES

Les prismes bases opposées dévient le rayon lumineux latéralement. Ils modifient donc la direction visuelle de façon symétrique et opposée pour chaque œil. La direction visuelle est déviée vers l'intérieur ou l'extérieur, en fonction de l'orientation de la base externe ou interne des prismes. En conséquence, la demande en vergence est modifiée d'une valeur constante pour toutes les distances de fixation. Les prismes bases externes augmentent la demande en vergence (figure 8), tandis que les prismes bases internes la diminuent.

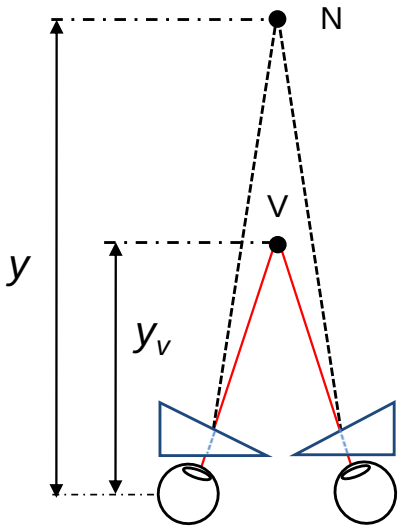


Figure 8. Altération des distances apparentes sous prismes bases externes.
Chaque axe visuel est dévié vers l'intérieur par le prisme base externe. La fixation du point N situé à une distance y requiert la convergence des axes oculaires sur le point V situé à une distance y_v représentant la distance spécifiée par la vergence. Les traits en pointillés représentent le trajet optique de la cible aux prismes. Les traits pleins rouges représentent les axes oculaires. La distance optique de l'œil à la cible est altérée de façon négligeable.

Les prismes utilisés dans nos études (2x5 DP) dévient chacun le rayon lumineux de 5 DP, augmentant la demande en vergence de 10 DP (5,71°), pour toutes les distances de fixation. Les effets sur l'accommodation sont négligeables (Miles, et al., 1987). Par ailleurs, les prismes bases externes entraîne une micropsie, c'est-à-dire une diminution de la taille apparente de l'objet (Howard & Rogers, 2002). Cette micropsie serait la conséquence du principe d'invariance taille-distance (Howard & Rogers, 2002) liée à la diminution de la distance apparente de l'objet, la taille de l'image rétinienne de l'objet restant constante.

3.1.2 TÉLÉSTÉRÉOSCOPE

Le téléstéréoscope augmente la distance interpupillaire apparente par deux jeux symétriques de miroirs parallèles (figure 9). La distance interpupillaire apparente peut être également diminuée au moyen d'un hypostéréoscope (Jiang & Ramamirtham, 2005; Miles, et al., 1987). Le téléstéréoscope employé dans nos études décale les lignes de visée de chaque œil latéralement de h = 70 mm.

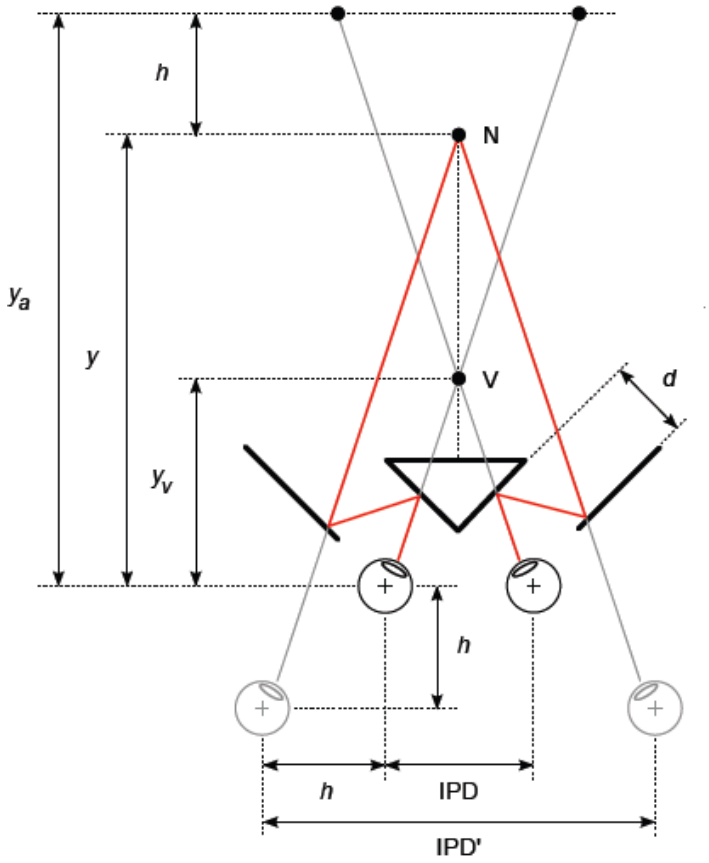


Figure 9. Altération des distances apparentes sous téléstéréoscope.

Les miroirs internes et externes sont parallèles deux à deux et orientés à 45° par rapport au plan sagittal. Ils sont séparés par une distance orthogonale d. IPD est la distance interpupillaire naturelle et IPD' la distance interpupillaire apparente sous téléstéréoscope. Les images des deux yeux par le téléstéréoscope sont représentées en gris et sont déplacées latéralement et en arrière d'une distance h = d√2. La fixation du point N, situé à une distance y, requiert la convergence des axes oculaires sur le point V, situé à une distance y_v. La ligne rouge représente le trajet optique de la cible. La distance optique de la cible à l'œil est y_a et reflète la demande accommodative. y, y_v et y_a correspondent respectivement à la distance physique de la cible, la distance spécifiée par la vergence et la distance spécifiée par l'accommodation. D'après Priot et al. (2010).

La demande en vergence (en DP) est multipliée par le facteur N = IPD'/IPD = 3,2 pour un sujet de 64 mm d'IPD[11]. L'augmentation de la demande en vergence varie donc avec l'inverse de la distance de fixation. Le téléstéréoscope augmente le trajet optique de la cible à l'œil, en éloignant l'image virtuelle des yeux de h = 70 mm. La demande en accommodation est donc légèrement diminuée. Il en résulte une augmentation du rapport entre les variations de la

[11] L'expression de la vergence en dioptrie prismatique n'est pas applicable aux distances proches. Il est plus exact mais moins usuel de dire que la tangente (en ° ou en rad) de la demande en vergence est multipliée par le facteur N sous téléstéréoscope. Pour une définition des unités de l'accommodation et de la vergence, voir annexe 1

vergence et de l'accommodation en fonction de la distance de fixation. La relation entre la distance spécifiée par la vergence sous téléstéréoscope (y_v) et la distance spécifiée par l'accommodation ou distance optique œil-cible (y_a) est donnée par : y_a/y_v = IPD'/IPD = N. Le téléstéréoscope modifie également les disparités verticales. Cet effet était négligeable dans nos conditions expérimentales (cibles visuelles dans le plan sagittal médian).

Les demandes en vergence et en accommodation en condition de vision naturelle, sous prismes bases externes et sous téléstéréoscope sont présentées figure 10.

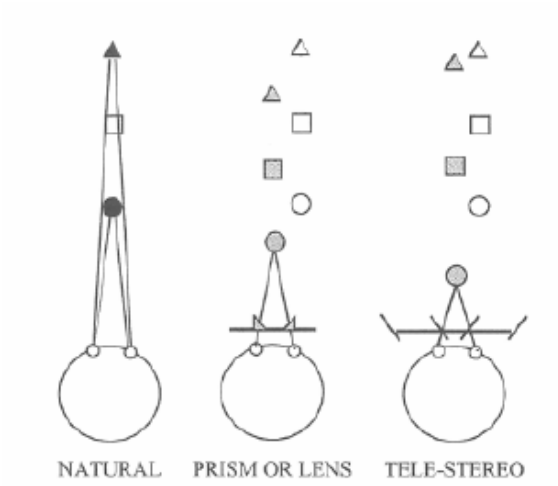


Figure 10. Demande en vergence et en accommodation en condition naturelle, sous prismes bases externes et sous téléstéréoscope.

Les cibles de forme différente représentent des cibles situées à différentes distances : cibles lointaines (triangles), cibles de distance moyenne (carré) et cibles proches (rond). En condition de stimulation naturelle, les demandes en vergence et accommodative sont congruentes. Dans les conditions d'observation au travers d'un dispositif optique, la demande en vergence est représentée sur la gauche par des cibles pleines et la demande accommodative est représentée sur la droite par des cibles vides. Sous prismes bases externes, la demande en vergence est augmentée d'une valeur constante pour toutes les distances de fixation. Sous téléstéréoscope, la demande en vergence (en DP) est multipliée par le facteur N de sur-écartement interpupillaire. La demande accommodative est légèrement diminuée. Le rapport entre les variations de la vergence et de l'accommodation en fonction de la distance de fixation est par conséquent augmenté. D'après Wann & Mon-Williams (2002).

Les effets optiques et perceptifs des prismes bases externes et du téléstéréoscope sont résumés dans le tableau 2.

Dispositif optique	Effets optiques et perceptifs
Prismes bases externes	• Augmente les disparités binoculaires et la demande en vergence (+ Δ DP) − diminue la distance apparente des objets − diminue la taille apparente des objets
	• Altère de façon négligeable la demande en accommodation
Téléstéréoscope	• Augmente optiquement l'écart interpupillaire (IPD'/IPD)
	• Augmente les disparités binoculaires et la demande en vergence (IPD'/IPD) − diminue la distance apparente des objets (≈ IPD'/IPD) − diminue la taille apparente des objets
	• Diminue légèrement la demande en accommodation

Tableau 2. Tableau récapitulatif des effets optiques et perceptifs des prismes bases externes et du téléstéréoscope.

3.2 COMPOSANTES DE L'ADAPTATION VISUOMOTRICE AUX PRISMES BASES OPPOSÉES

Les mécanismes de l'adaptation visuomotrice à une altération de la distance apparente par prismes bases opposées sont mal connus. La majorité des études réalisées jusqu'à présent a concerné exclusivement la composante visuelle de l'adaptation qui a été mise en évidence par différents auteurs (von Hofsten, 1979; Wallach & Frey, 1972a; Wallach, et al., 1972; Wallach & Smith, 1972). La nature de cette composante visuelle est discutée dans la section suivante.

La seule étude concernant les différentes composantes de l'adaptation aux prismes bases opposées a été réalisée par Wallach & Smith (1972). Ces auteurs ont obtenu des modifications de la perception visuelle des distances et de la coordination œil-main après 15 min d'exposition à un montage de prismes bases externes (5 DP chacun) et de lentilles positives (-1,5 D). L'utilisation conjointe de lentilles et de prismes permettait la congruence des informations accommodative et de vergence. Les sujets manipulaient des objets dans un environnement visuel riche pendant l'exposition. Les composantes adaptatives visuelle et visuomotrice étaient mesurées respectivement par une estimation indirecte de taille et par pointage en boucle ouverte. Les auteurs ont observé une composante visuomotrice supérieure à la composante visuelle. Si les auteurs ont interprété cette différence entre composantes visuelle et visuomotrice par le développement d'une composante proprioceptive, la contribution d'une composante motrice ne peut pas être écartée sur la base des tests réalisés.

Wallach et Smith ont estimé la contribution relative des composantes visuelle et proprioceptive/motrice à 2/3 et 1/3 respectivement.

L'analyse de la littérature (Welch, 1986, pour revue) montre que l'être humain est capable d'ajuster sa perception et/ou sa coordination sensorimotrice à toutes sortes de distorsions optiques (déviation du champ visuel, courbure du champ visuel, inclinaison optique, inversion droite-gauche ou haut-bas), à condition que celles-ci soient stables (Cohen & Held, 1960). La nature des ajustements varie notamment en fonction des conditions d'exposition. Seuls certains de ces ajustements, acquis progressivement pendant l'exposition, sont classiquement définis comme adaptatifs (c'est-à-dire « semi-permanents ») (Welch, 1986). Les autres ajustements (capture visuelle, correction cognitive…) ne participent qu'à la réduction de l'effet pendant l'exposition et ne se retrouvent pas en post-test. Certaines propriétés générales de l'adaptation doivent se retrouver quelle que soit la distorsion optique : additivité des composantes adaptatives (visuelle, proprioceptive et motrice), transfert axio-proximal de l'adaptation (i.e., transfert de l'adaptation visuelle à tous les effecteurs) et restriction de l'adaptation proprioceptive et motrice à l'effecteur exposé.

Le principe d'additivité des composantes a été appliqué à la déviation du champ visuel (Simani, et al., 2007; Welch, et al., 1974), à l'inclinaison optique (Day & Singer, 1967; Redding, 1975) et à l'altération des distances apparentes (Wallach & Smith, 1972).

Par ailleurs, il existe une grande analogie entre les déviations dans le sens latéral et les déviations dans le sens de la profondeur car elles concernent des altérations de la localisation spatiale (Vetter, et al., 1999). Il existe cependant des différences entre ces deux types de distorsion. La localisation visuelle (en environnement visuel pauvre) est assurée par la version pour la déviation latérale et par la vergence pour la déviation en profondeur. Sur la base des résultats concernant l'adaptation visuomotrice aux prismes latéraux, on peut faire l'hypothèse, pour les prismes bases opposées, d'une adaptation aux différents niveaux sensoriel (visuel et proprioceptif du membre) et moteur, en fonction des signaux d'erreurs disponibles.

3.3 ADAPTATION VISUELLE À UNE ALTÉRATION DES DISTANCES APPARENTES

De nombreuses études ont mis en évidence des modifications dans la perception des distances après quelques minutes d'exposition à des prismes bases opposées (Ebenholtz, 1981; Owens & Leibowitz, 1980; von Hofsten, 1979; Wallach & Frey, 1972a; Wallach, et al., 1972). L'explication de ce post-effet de distance est sujette à de vifs débats. Deux théories

s'affrontent. La première repose sur une modification du tonus oculomoteur liée à un phénomène de potentiation musculaire extra-oculaire (Ebenholtz, 1974, 1981; Ebenholtz & Fisher, 1982; Ebenholtz & Wolfson, 1975; Paap & Ebenholtz, 1977). La seconde repose sur la recalibration du signal de distance dérivé de la vergence.

Une condition nécessaire au processus de recalibration est la présence d'informations spatiales conflictuelles durant l'exposition. L'introduction de prismes bases opposées induit tout d'abord un conflit intra-sensoriel (visuel) entre signaux altérés de vergence et signaux monoculaires non altérés tels que la perspective linéaire, la parallaxe de mouvement ou la taille familière des objets (Wallach & Frey, 1972a; Wallach, et al., 1972). Les prismes bases opposées induisent également un conflit inter-sensoriel entre vision (par altération de la vergence) et proprioception du membre exposé (Wallach & Smith, 1972). Ces conflits représentent la base de l'adaptation perceptive (Epstein, 1975; Wallach & Frey, 1972c) et plus précisément de la recalibration de la relation entre le signal de vergence et la distance perçue (Wallach, et al., 1972).

Ebenholtz et al. (Ebenholtz, 1974, 1981; Ebenholtz & Fisher, 1982; Ebenholtz & Wolfson, 1975; Paap & Ebenholtz, 1977) ont proposé que les post-effets de distance décrits par Wallach en terme de recalibration résultent en fait des seuls effets perceptifs d'une vergence soutenue. Les conditions d'exposition de Wallach entraînaient en effet le maintien d'une convergence de près (à l'aide de prismes bases externes) ou de loin (prismes bases internes), induisant un phénomène de potentiation musculaire extra-oculaire (EMP)[12]. Contrairement à la recalibration, la potentiation musculaire extra-oculaire ne nécessite de conflit perceptif, se développant ainsi en l'absence d'indices secondaires de distances (Paap & Ebenholtz, 1977).

Wallach & Halperin (1977) ont répliqué aux arguments d'Ebenholtz en précisant que la majorité des distances de fixation sous prismes bases externes dans les études de Wallach et al. (1972) étaient supérieures à la distance de la PPR[12]. Dans ces conditions, le post-effet lié à l'EMP proposé par Ebenholtz aurait dû aller dans le sens inverse à celui obtenu. Cependant, les distances de fixation des sujets étant libres et non contrôlées, il est difficile de connaître les distances de convergence dans ces études et donc de trancher entre les hypothèses d'EMP et de recalibration.

[12] Voir chapitre 1, section 1.3.3

Potentiation musculaire extra-oculaire (EMP)

Si les études précédemment citées distinguent difficilement les deux théories, une étude de Paap & Ebenholtz (1977) a mis directement en évidence des post-effets de distance secondaires à la potentiation musculaire lors de l'exposition aux prismes. Toute composante de recalibration était exclue par l'absence d'indices secondaires de distances. L'amplitude et le sens du post-effet variaient selon le sens et la force des prismes utilisés. Par ailleurs, les résultats de Fisher & Ciuffreda (1990) appuient l'hypothèse de potentiation musculaire extra-oculaire. Leurs travaux ont mis en évidence des modifications simultanées de la perception des distances et de la vergence tonique après exposition de 30 min à un téléstéréoscope.

Vergence et indices secondaires de distance

Contrairement à l'hypothèse d'Ebenholtz, attribuant l'exclusivité des post-effets de distance à l'EMP, l'influence de la présence d'indices secondaires de distance a été suggérée par différents auteurs. Wallach et al. (1972) ont observé une diminution du post-effet de distance avec la réduction du nombre d'indices de distance monoculaires ou kinesthétiques lors de l'exposition, en faveur de l'hypothèse de recalibration de la relation vergence/distance perçue par les indices monoculaires. La théorie de recalibration est fondée sur la diminution du conflit entre indices, ce processus entraînant en général la recalibration de l'indice altéré par le(s) indice(s) non altéré(s). A l'opposé, la recalibration de l'indice non altéré par l'indice altéré est possible et qualifiée de « contre-adaptation » par Wallach & Frey (1972c).

Craske & Craswshaw (1974) ont proposé que la relation vergence/distance perçue puisse être recalibrée par un conflit entre vergence et proprioception des membres inférieurs. Ces auteurs ont en effet obtenu un post-effet de distance après observation des pieds à travers des prismes bases externes (2x10 DP). L'observation d'un disque lumineux au lieu des pieds n'entraînait pas de post-effet de distance dans un groupe contrôle, indiquant l'absence de potentiation musculaire oculaire. Paap & Ebenholtz (1977) ont fait remarquer que l'absence d'effet n'infirmait pas la théorie de l'EMP mais résultait de la proximité de la distance moyenne d'observation apparente (située à 26,8 cm) avec la PPR.

Effets de l'expérience visuomotrice active

Les conditions d'exposition entraînant l'adaptation de la perception des distances impliquent le plus souvent des activités visuomotrices : locomotion dans un environnement

naturel (Fisher & Ciuffreda, 1990; von Hofsten, 1979; Wallach & Frey, 1972b), activités manuelles comme le tennis de table (Owens & Leibowitz, 1980), jeu d'échecs, mikado (von Hofsten, 1979).

En s'inspirant des travaux de Held (1965) sur le facteur actif dans les processus d'adaptation, Owens et Leibowitz (1980; 1983) ont mis en évidence l'effet de l'activité visuomotrice active sur les post-effets de distance et les post-effets oculomoteurs. Ces auteurs ont observé une augmentation du post-effet de distance et des modifications de la dark vergence chez des sujets participant à des activités visuomotrices et locomotrices par rapport à des sujets lisant un texte. Les deux groupes de sujets portaient lors de l'exposition des prismes bases externes de 4 DP (associés à des lentilles de -1,5 D). Les conditions expérimentales manipulaient toutefois un nombre trop important de variables pour attribuer l'effet observé à l'activité visuomotrice active. La stimulation visuelle entre groupes différait en effet à la fois par l'activité visuomotrice, par la nature des indices visuels (indices monoculaires), par l'activité oculomotrice (distances de fixation et variation de la fixation) mais aussi par la stimulation accommodative.

Ebenholtz (1981) a observé de façon similaire un post-effet de distance associé à une augmentation des phories plus important chez des sujets évoluant sous prismes bases externes dans un environnement naturel (groupe « adaptation ») que chez des sujets observant directement une cible fixe proche (groupe « induction »). Cet auteur a proposé que les indices secondaires présents en environnement naturel aient induit une majoration de la potentiation musculaire extra-oculaire. Les indices secondaires offraient une stimulation visuelle binoculaire plus importante et donc un contrôle plus précis de la vergence. Le rôle précis de la stimulation binoculaire dans cette étude n'est cependant pas univoque. En effet, comme pour les études d'Owens et Leibowitz (1980; 1983), les conditions de stimulation visuomotrice, oculomotrice (distances de fixation et variation de la fixation) et accommodative différaient également dans les deux groupes. Par ailleurs, la présence d'indices monoculaires et proprioceptifs/moteurs des membres a pu entraîner une composante de recalibration de la relation vergence/distance perçue.

Les résultats de ces deux derniers auteurs ne sont donc pas concluants. Tous deux observent un post-effet augmenté lors de l'activité avec l'environnement. Cependant, les mécanismes sous-tendant ces résultats ne sont pas univoques car de nombreux paramètres variaient entre les deux conditions.

3.4 PARTICULARITÉ DE LA VISION SOUS TÉLÉSTÉRÉOSCOPE

La seule étude portant sur l'adaptation de la perception des distances sous téléstéréoscope a été réalisée par Fisher & Ciuffreda (1990). Les auteurs ont observé, au terme de 30 min d'exposition au téléstéréoscope dans un environnement naturel, une augmentation simultanée de la distance perçue (cible unique) et de la vergence tonique. Les auteurs ont attribué les modifications de l'estimation des distances à la seule augmentation de vergence tonique et l'éventualité d'une recalibration visuelle n'a pas été discutée.

L'utilisation d'une cible test à une distance unique restreint considérablement l'intérêt des études sur téléstéréoscope. Le téléstéréoscope modifiant le gain du signal de distance dérivé de la vergence, l'absence d'information sur la variation de cet effet en fonction de la distance limite l'interprétation de la recalibration de la relation vergence/distance perçue.

3.5 OBJET DES DÉVELOPPEMENTS EXPÉRIMENTAUX

Quatre points majeurs d'étude ressortent d'une analyse critique de la littérature. Le premier point concerne la mise en évidence des différents mécanismes adaptatifs à une altération des distances apparentes. Cette exploration de l'adaptation à une altération de la localisation visuelle selon la profondeur utilise les principes méthodologiques de l'adaptation à une altération en latéral de la localisation visuelle : restriction à l'espace de préhension, évaluation des performances par pointage en boucle ouverte et utilisation du paradigme de Helmholtz révélant l'adaptation par la différence de performances avant et après exposition. L'inspiration est également théorique : principes fondamentaux de transfert axio-proximal de l'adaptation (i.e., transfert de l'adaptation visuelle à tous les effecteurs) et de restriction de l'adaptation proprioceptive et motrice à l'effecteur exposé, additivité des composantes adaptatives. La manipulation des retours visuels permet d'induire potentiellement des processus adaptatifs aux niveaux sensoriels (visuel et proprioceptif) et moteur.

Le deuxième point crucial est l'étude de la nature de la composante visuelle de l'adaptation à une altération des distances apparentes. Deux mécanismes explicatifs ont été avancés, sans individualisation franche : la potentiation musculaire extra-oculaire (Ebenholtz, 1974, 1981; Ebenholtz & Wolfson, 1975; Paap & Ebenholtz, 1977) et la recalibration de la relation vergence/distance perçue par les indices monoculaires ou provenant de l'interaction avec l'environnement (Wallach & Frey, 1972a, 1972c; Wallach, et al., 1972).

Une raison majeure de la difficulté pour les auteurs précédents à individualiser EMP et recalibration est liée à l'importance du contrôle des distances de fixation, de la stimulation visuelle binoculaire et accommodative. L'individualisation de l'EMP et de la composante de recalibration est effectuée dans l'article 1 et dans l'article 3. L'adaptation visuelle est testée dans deux conditions d'exposition impliquant ou non un retour visuel. Dans tous les cas, les distances de fixation sont situées en deçà de la PPR, induisant potentiellement de l'EMP. Dans la première condition, aucun feedback n'est disponible pendant l'exposition, excluant tout processus de recalibration. Seule l'EMP peut se développer. Dans la seconde condition, le sujet reçoit un feedback visuel de sa main. Les deux conditions d'exposition diffèrent uniquement par la présence ou l'absence du feedback visuel. La demande oculomotrice (séquences de cible) et les stimulus visuels sont identiques. La contribution théorique de l'EMP est alors identique dans les deux conditions (et vérifiée par la mesure de la variation de vergence tonique). Ainsi, la différence de post-effet visuel entre les deux conditions reflète la contribution de la recalibration dans la seconde condition.

Le mécanisme visuel le moins étayé par les données de la littérature est l'EMP, ce processus étant le plus souvent ignoré et inclus dans les mécanismes adaptatifs visuels. Les relations entre EMP et modification de la vergence tonique (décours temporel, relation quantitative avec les modifications de vergence tonique) constituent le troisième point d'intérêt et sont étudiées dans l'article 2.

Le quatrième point d'intérêt concerne l'extension de l'étude de la composante visuelle à une forme particulière d'altération des distances apparentes, par téléstéréoscope. Le téléstéréoscope modifie le gain du signal de distance dérivé de la vergence. L'utilisation de cibles sur un continuum au sein de l'espace de préhension lors des tests permet d'explorer la dépendance du post-effet visuel vis-à-vis de la distance d'observation. Elle permet ainsi d'étudier les effets différentiels de la recalibration et de l'EMP sous téléstéréoscope et sous prismes bases externes.

Les développements expérimentaux sont décrits dans trois articles :

Article 1 : Priot, A.-E., Laboissière, R., Plantier, J., Prablanc, C., & Roumes, C. (in press). Partitioning the components of visuomotor adaptation to prism-altered distance. *Neuropsychologia*.

Article 2 : Priot, A.-E., Neveu, P., Plantier, J., Roumes, C., & Prablanc, C. (in preparation). Eye-muscle potentiation: tonic vergence determines perceived distance. *Journal of Neurophysiology*.

Article 3 : Priot, A.-E., Laboissière, R., Sillan, O., Roumes, C., & Prablanc, C. (2010). Adaptation of egocentric distance perception under telestereoscopic viewing within reaching space. *Experimental Brain Research*, *202*(4), 825-836.

Les principaux paramètres des expérimentations et leurs études correspondantes sont présentés dans le tableau 3.

	Article 1		**Article 2**	**Article 3**	
	Etude 1	**Etude 2**	**Etude 1**	**Etude 3**	**Etude 4**
Dispositif optique	prismes BE	prismes BE	prismes BE	téléstéréoscope	téléstéréoscope
Distances de fixation	353 à 500 mm	353 à 500 mm	353 à 500 mm	350 à 510 mm	350 à 510 mm
Distances de fixation apparentes	224 à 275 mm	224 à 275 mm	224 à 275 mm	129 à 179 mm	129 à 179 mm
Feedback visuel	boucle ouverte	boucle fermée	boucle ouverte	boucle ouverte	boucle fermée
Main utilisée durant l'exposition	MG	MG	MG	MD	MG
Composantes testées et méthodes	V : pointage MD vers cible visuelle	V : pointage MD vers cible visuelle	V : pointage MD vers cible visuelle	V : pointage MD vers cible visuelle	V : pointage MD vers cible visuelle
		VM : pointage MG vers cible visuelle	V contrôle : pointage MG vers cible visuelle		
		P : pointage MD vers MG			
		M : différence entre composantes visuomotrice et visuelle + proprioceptive			

Tableau 3. Récapitulatif des études et des articles correspondants.
Prismes BE signifie prismes bases externes. Les distances de fixation apparentes correspondent aux distances de fixation sous dispositifs optiques, spécifiées par la demande en vergence. MG signifie main gauche et MD signifie main droite. Les composantes de l'adaptation sont désignées par les abréviations suivantes : V (visuelle), VM (visuomotrice), P (proprioceptive) et M (motrice).

SECONDE PARTIE : CONTRIBUTION EXPÉRIMENTALE

1 ARTICLE 1: PARTITIONING THE COMPONENTS OF VISUOMOTOR ADAPTATION TO PRISM-ALTERED DISTANCE

Anne-Emmanuelle Priot, Rafael Laboissière, Justin Plantier, Claude Prablanc & Corinne Roumes

Neuropsychologia (in press)

Research highlights:

- Visual and motor effects are major components of adaptation to prism-altered distance, without limb proprioceptive adaptation
- Eye muscle potentiation accounts for half of the adaptive visual effect
- Recalibration of the vergence/distance mapping accounts for the other half
- The adaptive components to prism-altered direction and distance are different and may rely upon relative the accuracy of proprioception and vision for laterally and in-depth localization

Neuropsychologia 49 (2011) 498–506

Contents lists available at ScienceDirect

Neuropsychologia

journal homepage: www.elsevier.com/locate/neuropsychologia

Partitioning the components of visuomotor adaptation to prism-altered distance

Anne-Emmanuelle Priot[a,b,c,d], Rafael Laboissière[b,c,d], Justin Plantier[a], Claude Prablanc[b,c,d], Corinne Roumes[a,*]

[a] Institut de recherche biomédicale des armées (IRBA), BP 73, 91223 Brétigny-sur-Orge cedex, France
[b] INSERM, U864 Espace et Action, 16 Avenue du doyen Lépine, 69676 Bron cedex, France
[c] Biologie Humaine, Université Lyon 1, 69003 Lyon, France
[d] Institut Fédératif des Neurosciences de Lyon, IFR 19, 69003 Lyon, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 30 July 2010
Received in revised form
14 November 2010
Accepted 22 November 2010
Available online 30 November 2010

Keywords:
Adaptation
Prism
Reaching
Distance perception
Vergence
Cue weight

ABSTRACT

While the mechanisms of short-term adaptation to prism-altered apparent visual direction have been widely investigated, the processes underlying adaptation to prism-altered perceived distance are less well known. This study used a hand-pointing paradigm and exposure with base-out prisms to evaluate the relative contributions of sensory (visual and proprioceptive) and motor components of adaptation to perceived-distance alteration. A main experiment was designed to elicit adaptation at the sensory and motor levels, by giving subjects altered visual feedback. A control experiment without visual feedback allowed the effects of eye muscle potentiation (EMP) induced by sustained fixation through the prisms to be uncovered. In the main experiment, the aftereffects were partitioned into two-thirds visual and one-third motor, with no significant proprioceptive component. These results differ from the classical pattern of short-term adaptation to prism-altered apparent visual direction, which includes mainly proprioceptive/motor adaptive components, with a smaller visual component. This difference can be attributed to differences in accuracy between proprioception and vision for localization in depth or in lateral directions. In addition, a comparison of the visual aftereffects in the main and control experiments revealed two sub-components with equal contributions: a recalibration of the mapping between the vergence signal and perceived distance, and an EMP-related aftereffect. These findings indicate that "visual" adaptation actually involves a multiplicity of processes.

© 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Reaching forward to grasp an object or to point to a target requires an accurate estimation of their distance and direction. During development and throughout life, or after peripheral or central lesions, perception and action adapt to take into account changing optical and physiological signals, which convey information about the direction and distance of stimuli.

When viewing their moving hand through wedge prisms that displace the visual field laterally, subjects correct initial errors in reaching after a few tens of trials. When the prisms are removed and subjects are asked to reach for an object, they usually miss the target, with an error in the direction opposite to that of the displacement previously induced by the prism. This compensatory change in eye–hand coordination is called the 'visuomotor negative aftereffect' (see Kornheiser, 1976; Welch, 1986 for reviews). The classical prism paradigm pioneered by Helmholtz (1910) involves pre-exposure (baseline) measurement of visuomotor performance, exposure to prismatic displacement, and then post-exposure measurement. The visuomotor aftereffect is defined as the signed difference between pre- and post-exposure measures, and reflects visuomotor adaptation.

Visuomotor adaptation to prism-induced alteration of apparent visual direction involves various adaptive components (see Baraduc & Wolpert, 2002; Welch, 1986 for reviews). The first component, proprioceptive adaptation, is a change in the felt position of the limb relative to the body (Harris, 1963, 1965). The second component is motor adaptation (Baily, 1972; Morton & Bastian, 2004; Templeton, Howard, & Wilkinson, 1974; Wallace & Redding, 1979). It implies a reorganization of the muscle commands associated with a given visual goal (Baraduc & Wolpert, 2002; Kitazawa, Kimura, & Uka, 1997; Martin, Keating, Goodkin, Bastian, & Thach, 1996b). The third component, visual adaptation, is a change in apparent visual direction (Welch, Choe, & Heinrich, 1974; Wilkinson, 1971). It involves a recalibration of the felt direction of gaze (Craske, 1967; Helmholtz, 1910; Kalil & Freedman, 1966) and of the head-on-shoulder position (Hamilton, 1964; Harris, 1965; Kornheiser, 1976). Proprioceptive adaptation occurs in the early stage of prism

* Corresponding author. Tel.: +33 01 69 23 78 72; fax: +33 01 69 23 81 86.
E-mail addresses: aepriot@imassa.fr (A.-E. Priot), rafael.laboissiere@inserm.fr (R. Laboissière), jplantier@imassa.fr (J. Plantier), claude.prablanc@inserm.fr (C. Prablanc), croumes@imassa.fr (C. Roumes).

0028-3932/$ – see front matter © 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.
doi:10.1016/j.neuropsychologia.2010.11.028

exposure (Harris, 1963; Hay & Pick, 1966), whereas visual adaptation requires a longer time to develop (Hay & Pick, 1966). Motor adaptation, generally observed with fast movements, develops in the very-short term (Day & Singer, 1967; Martin et al., 1996b). Thus, all or most of the adaptive short-term changes in eye–hand coordination following prism-altered apparent visual direction have been attributed to proprioceptive and motor adaptation, with little or no visual adaptation. Note that in the studies cited above, the proprioceptive component usually included both motor recalibration and proprioceptive adaptation effects.

The mechanisms of visuomotor adaptation to prism-altered apparent visual direction have been widely investigated (see Redding & Wallace, 2006; Welch, 1986 for reviews). By contrast, little is known about the mechanisms underlying prism-induced alteration of perceived distance. While a lateral deviation of visual direction is produced by placing wedge prisms with the same orientation in front of both eyes (hereafter referred to as *lateral prisms*), opposite-base wedge prisms modify egocentric distance perception by manipulating the vergence required to fuse objects. The main purpose of the present study was to investigate visuomotor adaptation to prism-altered perceived distance and to isolate its components. A secondary goal was to compare these components with those classically described for prism-altered apparent visual direction under similar experimental conditions.

To partition the components of visuomotor adaptation to prism-altered perceived distance, two experiments were performed. The main experiment was designed to elicit adaptive components at various sensory and motor levels, by giving subjects altered visual feedback. During the exposure period, subjects pointed to visual targets while viewing through a pair of base-out prisms. Base-out prisms decrease vergence-specified egocentric distances (see Fig. 1a). This type of exposure initially causes a discrepancy between felt and seen hand position: the hand is seen as closer than indicated by proprioceptive information. This inter-sensory discrepancy induces an adaptive process to minimize the conflict between visual and proprioceptive information. This adaptive process should lead to a progressive increase in visually perceived distance and/or a foreshortening of proprioceptive distance. After removal of the prisms, a visual shift towards greater perceived distance (hereafter referred to as *visual recalibration*) and/or a proprioceptive shift towards a nearer position (hereafter referred to as *proprioceptive adaptation*) are therefore expected (see Fig. 1b). In addition, an inconsistency between the visual goal and the actual movement endpoint may drive a motor adaptation process, even without inter-sensory conflict (Magescas & Prablanc, 2006). Specifically, subjects are expected to under-reach the target at the beginning of exposure (see Fig. 1a). Thus, the adaptive response should consist of a progressive decrease in the under-reach error during exposure. After removal of the prisms, an over-reach motor response (hereafter referred to as *motor adaptation*) is expected (see Fig. 1b). In the current study, visual, proprioceptive and motor components of adaptation to prism-altered perceived distance were isolated through a series of coordination tests (Harris, 1965). In accordance with the additivity hypothesis, the *visuomotor aftereffect* was considered to be the sum of the visual, proprioceptive and motor components (see Redding & Wallace, 1992; Welch, 1974, 1986 for reviews).

Another source of changes in perceived distance, which is unrelated to inter-sensory conflict, is eye muscle potentiation (EMP). Sustained convergence through the prisms is sufficient to induce changes in extraocular muscles tonus (i.e., increased tonic vergence) and a subsequent increase in perceived distance (Ebenholtz, 1981; Owens & Leibowitz, 1980; Paap & Ebenholtz, 1977). To investigate the contribution of EMP to the visual aftereffects under study,

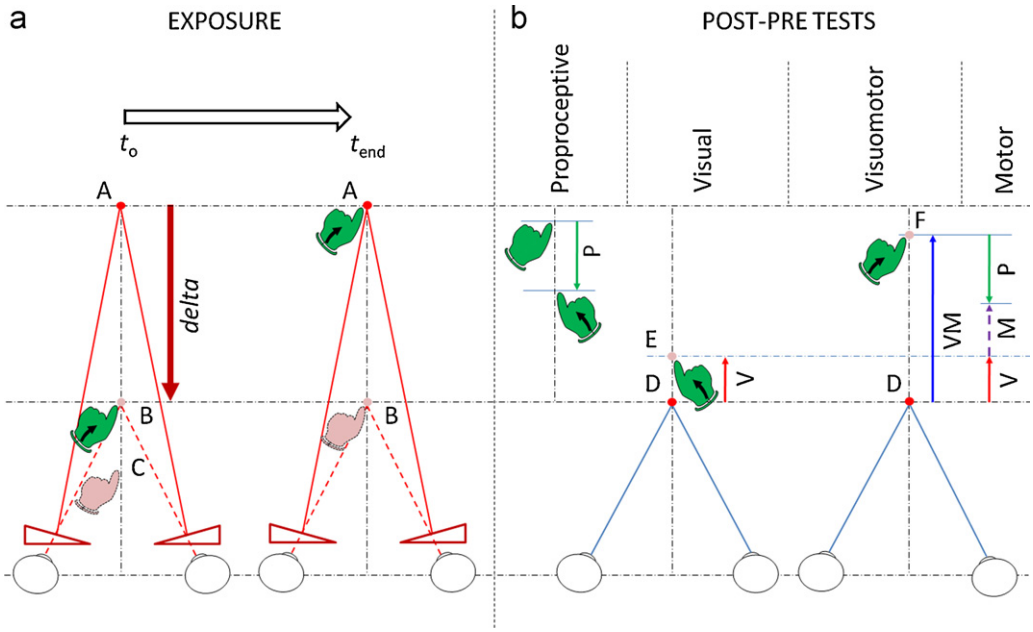


Fig. 1. Prism-induced alteration of perceived distance. (a) Course of the prism exposure period from t_o to t_{end}. The subject looks at a visual target A, located along a sagittal line. Fixation at A through the prisms requires the convergence of the two lines of sight onto B, causing A to appear at B. At the first attempt for the left hand to point towards A (seen at B), the subject reaches for B and sees his/her hand at C, closer to his/her eyes (green solid hand: physical position of the hand; rose dotted hand: seen position of the hand). After tens of iterative movements, the subject finally reaches for A, while both target and hand are seen at B. (b) Comparison between pre- and post-tests. After prisms removal, vision of either hand is occluded and the subject undergoes several tests. The proprioceptive test consists of pointing with the right (unexposed) hand to the left (exposed) hand (arrows indicate pointing hand) while keeping the eyes closed. When required to point in the dark with the right hand towards the left one located in the mid-sagittal plane, the subject points to a closer location, with an inward shift represented by a vector P. Then, a visual test consists of pointing with the unseen right hand to a visual target located at D. An adaptive response corresponds to an outward deviation towards E with a vector V. The last visuomotor test consists of pointing to visual target D with the unseen left hand. The adapted subject points outwards to F, with a vector VM. Even in the case of a fully adapted subject, VM is always smaller than the prism alteration *delta* due to the disappearance of the cognitive effect after prisms removal. The motor component M is inferred from the previous measures and is equal to $|VM| - (|P| + |V|)$. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of the article.)

a control experiment was performed. In this experiment, in contrast to the main experiment, visual feedback of the hand was not available during the exposure period. EMP-related aftereffects in the two experiments should be similar, as the target sequence and visual and oculomotor stimulation were exactly the same. Thus, by comparing visual aftereffects in the main and control experiments, it was possible to assess the visual recalibration component (Priot, Laboissière, Sillan, Roumes, & Prablanc, 2010).

2. Materials and methods

2.1. Subjects

Thirteen subjects, including 6 females and 7 males (ages ranging from 21 to 45 years, with a mean of 28 years), took part in the main experiment. All subjects except one were right-handed. All were screened for stereoscopic vision (TNO ≤ 60″), and none of them had a history of binocular disorders. All had normal or corrected-to-normal vision. Prescribed correction, if any, was worn during the experiments. All subjects provided informed consent prior to participation. The experiments were conducted in accordance with the Declaration of Helsinki and under the terms of local legislation.

2.2. Apparatus

During exposure, subjects wore a pair of 5-Δ base-out wedge prisms mounted on goggles. This optical arrangement displaces the lines of sight of each eye inwards, thereby increasing binocular convergence by 5.71° (Fig. 1a). This 5-Δ deviation was chosen because it is the value most commonly used in the literature (Ebenholtz, 1981; von Hofsten, 1979; Wallach & Frey, 1972; Wallach, Frey, & Bode, 1972). An immediate side-effect of the prisms was a reduction of the apparent size of objects (Howard & Rogers, 2002). The stimulus to accommodation was not altered by the prisms. Although adaptation to perceived-distance alteration induced by base-in prisms is also of interest, we decided against the use of base-in prisms in the current study because one of the goals of this study was to compare adaptation to alterations of apparent distance and visual direction under similar experimental conditions. Base-in prisms would change the range of registered vergence distances from 353–500 mm to 789–2272 mm. The latter includes distances that are outside of the range of hand pointing, and would have required a different test paradigm. We chose a hand-pointing paradigm so that our results would be comparable to those obtained in previous studies using lateral prisms, which have also used hand-pointing paradigms (see Welch, 1986 for review).

Fig. 2 shows the experimental setup. The visual stimulus was produced using a red light-emitting diode (LED) placed on a ramp located vertically above the subject's head. As the subject observed the target through a central half-silvered mirror tilted 45° with respect to the vertical fronto-parallel plane, the vertical ramp of the target appeared horizontal. There was neither finger-to-target masking nor any tactile feedback, as the target was a virtual image. Direct vision through the mirror could be prevented by an occluding screen placed behind the mirror. A mask with cross-hairs slits was placed in front of the target, which appeared as a luminous red cross. A diaphragm, disposed just in front of the target, could reduce the diameter of the cross to a 1-mm red luminous point. In both cases, the stimulus to accommodation was poor. The target could move on a motorized ramp along a horizontal axis in the sagittal plane at the ocular level. Head movements were restrained using forehead and chin rests.

Pointing movements were unconstrained. A 2-mm infrared-emitting diode (900-nm wavelength) was attached to both index fingertips, which 3D positions were recorded at 250 Hz with an Optotrak 3020, Northern Digital Inc. The apparatus was calibrated using the Optotrak. A LED marker was mechanically displaced until two experimenters on both right and left sides of the half-silvered mirror judged it to be coincident with the target image seen through the mirror. The accuracy of this procedure was smaller than 1 mm.

2.3. Procedure

A classical paradigm including three blocked conditions of pre-test, active exposure to base-out prisms and post-test was carried out in an otherwise dark room. The exposure involved closed-loop pointing with the left hand only; the right hand was out of view.

2.3.1. Pre- and post-tests

The tests for eye–hand coordination were performed during the pre- and post-tests of the main experiment. Prior to the experiment proper, subjects were given the opportunity to familiarize themselves with the pointing task, and they were trained to point to a visual target with each hand successively, first with visual feedback of their hand, then without such feedback.

Visuomotor aftereffect on the left exposed hand was assessed by measuring pre-to-post changes in open-loop pointing (i.e., pointing without visual feedback of the hand) to visual targets with the left (exposed) hand (Harris, 1965). Visual aftereffect was assessed by measuring pre-to-post changes in open-loop pointing

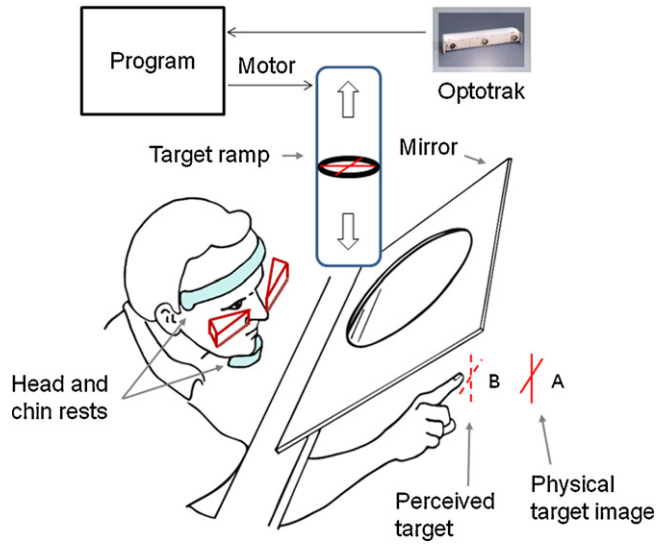


Fig. 2. Experimental setup: The subject is looking through the prisms while resting his/her head and chin. The pronated right (or left) hand points to the estimated position of the target behind the half-silvered mirror. The physical image of the LED target is shown as a red solid cross at A, in correspondence to the LED target along the vertical ramp. The vergence-specified location of the target seen through the prisms is represented as a red dashed cross at B. During pre- and post-tests, the subject does not see his/her hand due to the occluding screen placed behind the mirror. During exposure, the occluding screen is removed and the subject can see a green LED placed on his/her left fingertip (not shown). (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of the article.)

to visual targets with the right (unexposed) hand (Harris, 1965; Priot et al., 2010). The use of the right (unexposed) hand aftereffect to isolate the visual component of adaptation is supported by earlier findings showing complete visual transfer from the exposed to the unexposed hand (Kornheiser, 1976; McLaughlin & Bower, 1965; Wallace & Redding, 1979) and no proprioceptive or motor transfer (Hamilton, 1964; Harris, 1963, 1965; Kitazawa et al., 1997; Martin et al., 1996b; Prablanc, Tzavaras, & Jeannerod, 1975). Therefore, using the right unexposed hand for pointing underscores the complete visual component of adaptation, uncontaminated by short-term visuomotor adaptation of the left exposed hand. Subjects were instructed to avoid all contact between their left and right hands during the experiment in order to prevent any interlimb proprioceptive and/or motor transfer. For these tests, a red punctual target was displaced 270–495 mm from the subject's cornea in 5-mm increments, in a pre-determined random order common to all subjects. Each target location was presented once, resulting in 46 trials. A single target was lit at a time. A 2-s dark interval between the offset of a target and the onset of the next one was intended to reduce disparities between successive stimuli. A beep cued the beginning of each trial. Subjects were instructed to point their left-index fingertip (in the visuomotor test) or their right-index fingertip (in the visual test) as accurately as possible to the perceived location of the target, starting from a rest position close to the chest. They validated their response by pushing a button with their stationary hand and returned their pointing hand to the rest position. Each test lasted about 4 min.

Proprioceptive aftereffect on the left exposed hand was assessed by measuring pre-to-post changes in pointing to the left (exposed) fingertip with the right (unexposed) fingertip while keeping the eyes closed (Craske, 1966; Cressman & Henriques, 2009; Harris, 1965; Simani, McGuire, & Sabes, 2007; Welch, 1969). This method makes it possible to assess proprioceptive aftereffect without any motor contamination. This might not be the case for straight-ahead pointing, which has been suggested to involve recalibration of motor outflow, in addition to the passively measurable proprioceptive component (Hatada, Miall, & Rossetti, 2006; Lester, 1968). The subject's left-index fingertip was placed by the experimenter at the mid-distance of the testing range (380 mm from the subject's cornea). Subjects were instructed to point as accurately as possible with their right-index fingertip to the felt location of their left-index fingertip, keeping a frontal gap of a few cm between the two indexes to avoid contact. They validated their response by pushing a button with their left thumb and returned the right hand to the rest position. An interval of 3 s separated the response validation from the onset of the next trial, which was cued by a beep. Ten trials started with the rest position close to the chest (near-to-far pointing). For the following 10 trials, the starting position involved extending the arm (far-to-near pointing). The positions of the two indexes were recorded.

Motor aftereffect on the left exposed hand was estimated indirectly, by subtracting the visual and proprioceptive aftereffects from the visuomotor aftereffect, consistent with the additivity hypothesis. Similar methods have been used to esti-

mate the proprioceptive (Baily, 1972) and visual aftereffects (McLaughlin & Bower, 1965; McLaughlin, Rifkin, & Webster, 1966).

Before and after eye–hand coordination tests, far phoria, as a measure of tonic vergence (Judge & Bradford, 1988; Judge & Miles, 1985), was assessed using the Maddox-rod technique. Pre-to-post changes in phoria quantified the effects of EMP (Ebenholtz, 1981; Shebilske, Karmiohl, & Proffitt, 1983).

During pre-test, phoria measurements were performed first, followed by the proprioceptive test, followed by the visuomotor and visual tests, the order of the latter two tests being counterbalanced across subjects. During post-test, the visuomotor and visual tests were performed first (their order being counterbalanced across subjects), followed by the proprioceptive test, and finally the phoria test.

2.3.2. Prism-viewing exposure

The left hand was used for pointing during prism-viewing exposure. Visual feedback was allowed by removing the occluding screen behind the half-silvered mirror. Instead of directly seeing their left fingertip, subjects saw a green LED attached to their left-index fingertip in an otherwise dark room. This was intended to prevent the use of familiar hand- or finger-size cues, which could be altered by the prisms. Vergence (associated with horizontal disparity) was the only available visual cue to distance. Vertical disparities are unlikely to have played a role since targets were located along a horizontal axis in the sagittal plane at the ocular level and the fingertip LED was not seen during the major part of the movement, due to the restricted field of view through the apparatus. The stimulus was a red luminous cross (1-mm width, 3-mm height). This stimulus shape was selected to favor fusion, and to provide a stimulus different from that used during the pre- and post-tests, thus preventing size cues. The target was displaced 353–500 mm from the subject's cornea in 3-mm increments following a pre-determined random order, which was common to all subjects. Each target location was presented twice, resulting in 100 trials. Starting from a rest position close to the chest, subjects were instructed to point their left-index fingertip at the perceived location of the target and to adjust their movement until the fingertip LED visually coincided with the cross target. They validated their response by pushing a button with their right thumb and brought their left hand back to the rest position. The prism-viewing exposure phase lasted about 10 min.

2.4. Control experiment

Inclusion criteria and procedure for the control experiment were identical to those used in the main experiment, with the following exceptions. Fourteen right-handed subjects, including 10 females and 4 males (ages ranging from 18 to 34 years, with a mean of 24 years) took part in the control experiment. Five subjects participated in both the main experiment and the control experiment, with a delay of at least two months between the experiments. During exposure to base-out prisms, visual feedback of the left hand was not available while subjects were pointing to visual targets. Because the aim of this control experiment was to assess visual (EMP-related) aftereffect, pre- and post-tests involved only open-loop pointing to visual targets with the right (unexposed) hand.

2.5. Data analysis

For each trial, the fingertip position was averaged over the 40-ms interval following the onset of the validation-button push. Egocentric distance was measured as the distance along the *Y*-axis (horizontal) in the sagittal plane located at eye level (Mon-Williams & Tresilian, 1999), the origin of which was in the coronal plane tangential to the subject's cornea.

The functional relationship between actual and estimated target distances was analyzed using a linear model (Ebenholtz, 1981; Mon-Williams & Tresilian, 1999). For each subject and each condition, a linear model using a least-squares criterion was applied between the distance estimated by pointing (dependent variable) and target distance (independent variable). The *mean pointing distance* was defined as the value predicted by the linear fit at the mean target distance (382.5 mm). For pointing responses to visual targets, the aftereffect was defined as the signed difference between pre- and post-test mean pointing distances. Left- and right-hand pointing aftereffects represented the visuomotor and visual aftereffects, respectively. For each trial of the proprioceptive test in the main experiment, we computed the difference between the right and left fingertip positions along the *Y*-axis, which was the relative distance between both fingertips. Mean relative distances for both pre- and post-tests were then computed. The proprioceptive aftereffect was defined as the signed difference between these two mean distances. For each subject in the main experiment, the motor aftereffect was calculated by subtracting the visual and proprioceptive aftereffects from the visuomotor aftereffect. The visual recalibration component was obtained by subtracting the visual aftereffect in the control experiment from the visual aftereffect in the main experiment (Priot et al., 2010).

Any change in the adaptive direction was scored positive (see Fig. 1b). Our hypotheses related to the sign of the aftereffect justified the use of one-sided *t*-tests. The level of statistical significance was set at 0.05.

3. Results

3.1. Main experiment

3.1.1. Visuomotor aftereffect (left-hand pointing to a visual target) and visual aftereffect (right-hand pointing to a visual target)

In Fig. 3, distance estimation is plotted as a function of target distance for left- and right-hand pointing and for pre- and post-tests. The mean value for the exposed left-hand pointing aftereffect was 65.6 mm (SE = 10.7 mm) and was significantly larger than zero ($t[12] = 6.12$, $p < 0.001$, one-sided paired *t*-test). This was also the case for the mean value of 47.9 mm (SE = 6.7 mm) for the unexposed right-hand pointing aftereffect ($t[12] = 7.11$, $p < 0.001$).

3.1.2. Proprioceptive aftereffect (right-hand pointing to left hand)

The mean value of −1.2 mm (SE = 2.4 mm) for the proprioceptive aftereffect was not significantly larger than zero ($t[12] = -0.496$, $p > 0.3$, one-sided paired *t*-test).

3.1.3. Calculated motor aftereffect

The sum of the visual and proprioceptive aftereffects was significantly smaller than the visuomotor aftereffect ($t[12] = 3.1$, $p < 0.01$, one-sided paired *t*-test), which supports the existence of a motor component in the expected direction. The mean value for the computed motor aftereffect was 18.9 mm (SE = 6.1 mm).

3.2. Control experiment

Distance estimation as a function of target distance in the control experiment is represented in Fig. 4. The mean value for the aftereffect in the control experiment was 27.3 mm (SE = 5.9 mm) and was significantly larger than zero ($t[13] = 4.64$, $p < 0.001$, one-sided paired *t*-test).

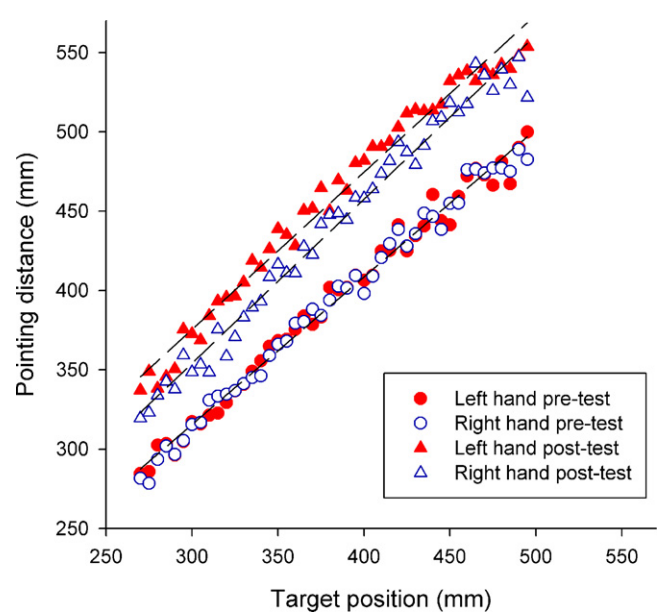


Fig. 3. Distance estimation as a function of target distance in the main experiment. Each point represents the mean value across subjects of the pointing distance (vertical axis) for each target position (horizontal axis), in each condition (red filled circles: left hand pre-test; blue open circles: right hand pre-test; red filled triangles: left hand post-test; blue open triangles: right hand post-test). Standard errors are not indicated for clarity. Regression lines are shown for each condition. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of the article.)

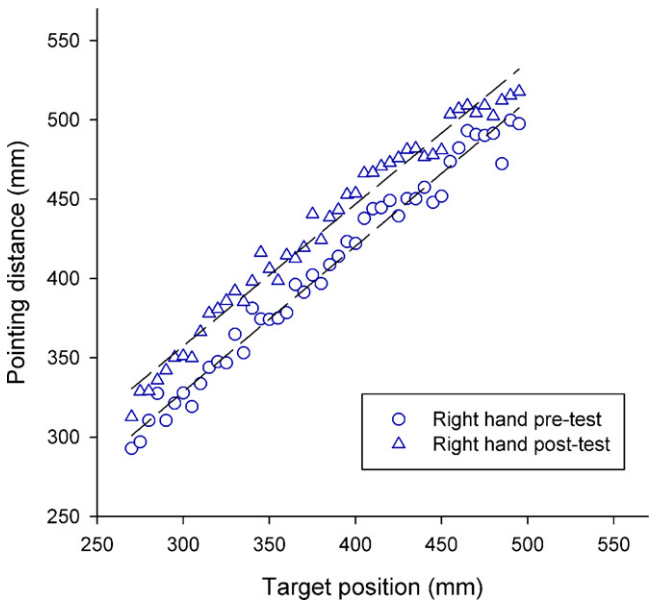


Fig. 4. Distance estimation as a function of target distance in the control experiment. Each point represents the mean value across subjects of the pointing distance (vertical axis) for each target position (horizontal axis), in each condition (blue open circles: right hand pre-test; blue open triangles: right hand post-test). Standard errors are not indicated for clarity. Regression lines are shown for each condition. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of the article.)

3.3. Comparison between the main and control experiments visual aftereffects

The difference between the visual aftereffects in the main and control experiments was assessed using a non-paired one-sided *t*-test. The aftereffect measured in the main experiment was 20.6 mm larger than the aftereffect measured in the control experiment, and this difference was significantly larger than zero ($t[25] = 2.3$, $p < 0.02$). The mean change in phoria during the control experiment was 1.6Δ (SE = 0.2Δ), which was also significantly larger than zero ($t[13] = 6.9$, $p < 0.001$, one-sided paired *t*-test). This indicates a change towards esophoria (i.e., a more convergent eye position). The mean change in phoria measured in the main experiment, 1.6Δ (SE = 0.4Δ), was also statistically significant ($t[12] = 3.9$, $p < 0.002$). Equal mean changes in phoria in the main and control experiments indicate an equal contribution of EMP to the visual aftereffects in both experiments. The 20.6-mm difference between the aftereffects measured in these two experiments corresponds to the visual recalibration component. Fig. 5 summarizes the partitioning of the components of visuomotor adaptation.

4. Discussion

The main finding of the present study is a particular pattern of visuomotor adaptation following exposure to prism-altered perceived distance. The results indicate that approximately one-third (29%) of the aftereffect measured in the main experiment reflected the contribution of a motor component. The remaining 71% (approximately two-thirds) of the aftereffect reflected a visual component. No significant contribution of a proprioceptive component was found. This pattern differs from the classical pattern of short-term visuomotor adaptation to prism-altered apparent visual direction, the main component of which is proprioceptive/motor, with little or no contribution from visual adaptation.

4.1. The nature of the visual component

It has been proposed that visual adaptation to prism-altered apparent visual direction results from changes in felt direction of gaze, which can be divided into two sub-components: eye muscle potentiation (EMP) (Ebenholtz, 1974), and a recalibration of visual direction (Craske & Crawshaw, 1975). A prolonged deviation of the eyes from their normal rest position tends to reflexively maintain this ocular position even after relaxing the eyes, a phenomenon referred to as eye muscle potentiation. The efference required to bring back the eyes from their EMP-induced deviation to straight-ahead induces a misperception of the felt direction of

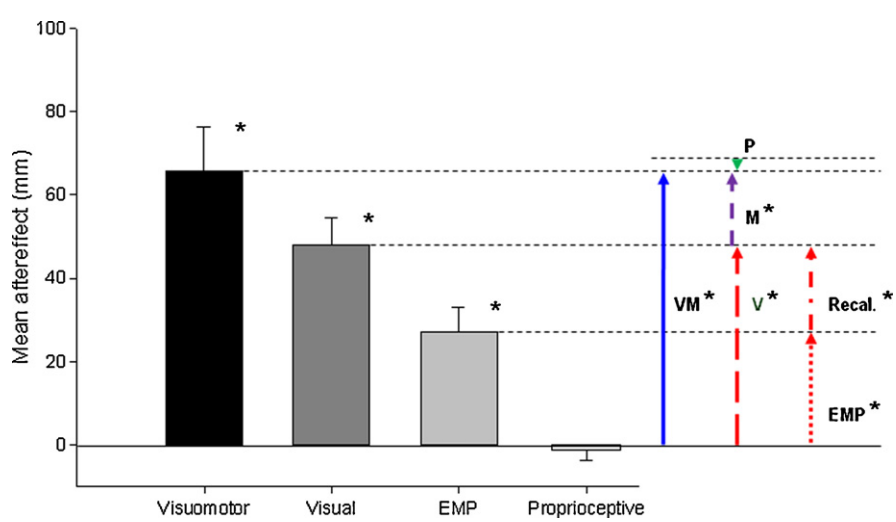


Fig. 5. Components of visuomotor adaptation to prism-altered perceived distance. On the left, measured components appear as vertical bars. The visuomotor, visual and proprioceptive aftereffects were obtained in the main experiment, while the EMP-related aftereffect was obtained in the control experiment. Standard errors are indicated by error bars. Positive values indicate changes in the adaptive direction. Asterisks indicate a significant aftereffect. On the right, partitioning of components is represented as vectors. The left blue solid arrow represents total visuomotor aftereffect labeled VM. The middle arrows represent the components of visuomotor aftereffect: the visual aftereffect labeled V (red long dashed arrow), the motor aftereffect labeled M (purple short dashed arrow) and the non-significant proprioceptive aftereffect labeled P (green arrow). The motor aftereffect exceeds the difference between the visuomotor and visual aftereffects as it is calculated by the subtraction of the visual and proprioceptive aftereffects from the visuomotor aftereffect. The right arrows represent the sub-components of the visual aftereffect: the recalibration component labeled Recal. (red dashed and dotted arrow) and the EMP-related aftereffect labeled EMP (red dotted arrow). (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of the article.)

gaze in the opposite direction (Ebenholtz & Wolfson, 1975). The recalibration of visual direction involves a remapping between eye deviation and the felt direction of gaze elicited by cue-discrepancy experience (Craske & Crawshaw, 1975, 1978). Whether the felt direction of gaze derives from an oculomotor efferent copy and/or an extraocular proprioceptive signal is still a matter of debate. There is however some evidence that both efferent and proprioceptive information combine to code eye position information during slow eye movements (see Donaldson, 2000 for review; Gauthier, Nommay, & Vercher, 1990a, 1990b; Steinbach & Smith, 1981). A change in retinal local sign could also potentially lead to a change in apparent visual direction (see Welch, 1986 for review). However, results about this hypothesis are both sparse and conflicting (Cohen, 1966; Craske & Crawshaw, 1974; Howard, 1970). Even though visual adaptation following exposure to prism-altered apparent visual direction appears to be a type of altered eye position sense, it can be considered as a change in vision because it has the same phenomenal consequences for visual perception (Welch, 1986).

Similarly to the visual component of adaptation to prism-altered apparent visual direction, the visual component of adaptation to prism-altered perceived distance studied here may be partitioned into two sub-components. The first is a distance estimation aftereffect resulting from an altered vergence effort following sustained convergence (Priot et al., 2010). This sub-component, which may be attributed to a change in extraocular muscles tonus (Ebenholtz, 1974, 1981; Ebenholtz & Wolfson, 1975; Paap & Ebenholtz, 1977), was obtained in our control experiment without any feedback during exposure. Sustained convergence below the physiological position of rest (PPR), which corresponds to a distance of 30 cm, is known to increase tonic vergence (Ebenholtz, 1974; Ebenholtz & Wolfson, 1975; Paap & Ebenholtz, 1977). When trying to keep fixation onto a target, a greater divergence effort is necessary to overcome the increased tonic vergence. This change in efference results in distance overestimation, as revealed by the EMP-related aftereffect in our control experiment (Ebenholtz, 1981; Ebenholtz & Fisher, 1982; Owens & Leibowitz, 1980; Shebilske et al., 1983). The second visual sub-component is an active visual-adaptation process induced by cue-discrepancy experience (Craske & Crawshaw, 1974; Wallach et al., 1972; Wallach & Smith, 1972). In contrast with the control experiment, in the main experiment, visual feedback of the hand was available during exposure. The conflict between altered vergence/disparity and unaltered limb proprioception/motor cues gave rise to a recalibration of the mapping between the vergence signal and egocentric perceived distance (herein referred to as *vergence/distance mapping*). A recalibration of the mapping between disparity and relative perceived distance is unlikely to have occurred. Indeed, aftereffects in perceived relative distance have been shown to derive from changes in vergence/distance mapping (Fisher & Ciuffreda, 1990; Fisher & Ebenholtz, 1986). As the vergence signal for distance depends upon either extraocular muscles proprioception and/or oculomotor efference copy (Collewijn & Erkelens, 1990; Owens & Leibowitz, 1980; von Hofsten, 1976), the recalibration of the vergence/distance mapping may have occurred at these two stages.

The visual aftereffect observed in the current study can account for approximately two-thirds of the visuomotor aftereffect. This is consistent with earlier findings (Wallach & Smith, 1972). Our results suggest that an interpretation of the visual aftereffect in terms of visual recalibration induced by cue-discrepancy experience is incomplete (see also Epstein, 1975). A significant component of the visual aftereffect appears to be related to neuromuscular mechanisms. The contributions of EMP to the visual and visuomotor aftereffects are far from being negligible: they amount to 55% and 30%, respectively. EMP is a rapid and efficient mechanism that reduces the impact of prism-altered perceived distance, thereby reducing the signal for visual and visuomotor recalibration within reaching space.

4.2. Sources of inconsistency subserving the different components of adaptation

Different sources of inconsistency during exposure, including spatial inconsistency and reaching errors, could have contributed to the different components of adaptation. The sources of inconsistency were: (1) a discrepancy between vision and fingertip proprioception (Craske & Crawshaw, 1974; Redding & Wallace, 1992); (2) an inconsistency between actual (visual) and expected (derived from the efferent copy) feedback of the fingertip, as suggested by Held's efference–reafference theory (1958) and (3) a terminal reaching error given by the relative fingertip-to-target disparity (Kitazawa, Kohno, & Uka, 1995; Magescas & Prablanc, 2006). Prism-altered apparent visual direction also involves the three sources of errors mentioned above.

In our main experiment, the recalibration of the vergence/distance mapping likely arose from inter-sensory inconsistencies (Wallach & Smith, 1972). The discrepancy between felt and seen limb position (item 1) may represent a primary source of adaptation for both apparent distance and direction alterations. Visual–proprioceptive discrepancy arises from the spatial distortion caused by the prisms, which results in translation or compression of the visual world. To a first approximation, lateral prisms produce only a translation alteration in the fronto-parallel plane. By contrast, opposite-base prisms produce a compression alteration. Compression alteration introduces velocity discrepancies, which are absent in translation alteration. Accordingly, a larger discrepancy in visual–proprioceptive information may induce a stronger visual–proprioceptive recalibration for distance alteration than for direction alteration. However, amplitude and velocity components likely played a minor role in the present experiment, as the hand was seen only in the deceleration phase of the movement.

The relative contributions of sensory adaptive components to prism-induced alterations of either distance or direction may be explained in terms of the relative accuracy of vision and proprioception. The accuracy of vergence sensing has been reported to be comparable to the accuracy of versional eye-position sensing (see Collewijn & Erkelens, 1990 for review). However, as predicted based on geometrical considerations, similar angular accuracies in vergence and version result in poorer distance estimation than direction estimation, when expressed in Cartesian coordinates (Brenner & Smeets, 2000). Moreover, when subjects fuse information from two different sensory modalities (for hand or target localization), the weights assigned to each signal are proportional to the accuracy in the respective modality, as has been shown in visual–auditory (Ghahramani, Wolpert, & Jordan, 1997), visual–haptic (Burge, Girshick, & Banks, 2010) and visual–proprioceptive (van Beers, Wolpert, & Haggard, 2002) adaptation experiments. In addition, the results of these experiments have shown that adaptation aftereffects are larger in the less accurate modality. Based on these results, one could expect a larger visual adaptation component in our main experiment than in adaptation experiments using lateral prisms. This is consistent with previous studies showing that visual information is less important for the control of movement distance than for the control of movement direction (Bagesteiro, Sarlegna, & Sainburg, 2006; Sarlegna et al., 2003). Moreover, the lack of a proprioceptive aftereffect in our main experiment may be explained by a stronger weight of limb proprioception compared to vision, when these modalities are used for localization in depth. This is consistent with the results of van Beers et al. (2002) in an adaptation paradigm to computer-alteration of apparent distance and direction: the visual component of adaptation was over twofold larger than the proprioceptive com-

ponent for distance alteration, whereas the reverse pattern was observed for direction alteration.

It is worth noting that regardless of the studied dimension (i.e., lateral vs. in-depth), reducing visual cues has been found to result in smaller weights assigned to visual information, while adding visual cues has been found to increase reliance on visual information (Mon-Williams, Wann, Jenkinson, & Rushton, 1997; Plooy, Tresilian, Mon-Williams, & Wann, 1998).

Similarly, the type of visual feedback (concurrent vs. terminal) during exposure also affects the nature of adaptive components to lateral prisms. Early visual feedback (concurrent exposure) during movement favors proprioceptive adaptation while delayed visual feedback (terminal exposure) at the end of movement favors visual adaptation (see Redding, Rossetti, & Wallace, 2005 for review). During concurrent exposure, the early and continuous availability of visual information likely increases the weight of vision. Conversely, visual feedback was almost restricted to the end of movement in our main experiment. These remarks concerning the amount of visual information and the type of visual feedback are consistent with reliability-based cue weighting models (see Ernst & Bülthoff, 2004 for review; Landy, Maloney, Johnston, & Young, 1995; Mamassian, Landy, & Maloney, 2002).

The last component of adaptation, motor recalibration, develops quickly from the efference–reafference conflict (item 2 above; Held & Hein, 1958) and/or from the terminal reaching error (item 3; see Kornheiser, 1976 for review). The salience of the efference–reafference conflict (item 2) is potentially lower for direction alteration than for distance alteration (Howard, 1970, 1971). Indeed, the motor outflow determines the amplitude, velocity and direction of arm movement. The two former aspects are not affected by lateral prisms. However, as for visual–proprioceptive discrepancy (item 1), the roles of amplitude and velocity components were limited to the deceleration phase of the movement. In addition, direction and distance alterations yield qualitatively different terminal reaching errors (item 3). In direction alteration, the pointing error is immediately specified by terminal fingertip-to-target errors on each retina. In distance alteration, the pointing error has to be computed from the fingertip-to-target disparity (Snijders, Holmes, & Spence, 2007). For a given amount of pointing error (in Cartesian coordinates), the (angular) retinal error is smaller for distance alteration than for direction alteration. This difference might lead to a smaller relative contribution of the motor component in our main experiment as compared to prism-altered apparent direction.

The different patterns of adaptation for distance and direction alterations may be related to neurophysiological findings in monkeys, and neuroimaging and clinical findings in humans. Recent fMRI (Quinlan & Culham, 2007) and clinical studies (Coello, Danckert, Blangero, & Rossetti, 2007; Danckert, Goldberg, & Broderick, 2009) have suggested that the control of movement in the sagittal plane differs from that of movement in the fronto-parallel plane. In a recent review, Ferraina, Battaglia-Mayer, Genovesio, Archambault, and Caminiti (2009) emphasized the role of the parietal cortex for coding action in depth. Bhattacharyya, Musallam, and Andersen (2009) have suggested that the parietal region encodes reach distance through a modulation of retinal disparity by vergence at the neuronal population level. Various subregions of the parietal cortex control distinct components of visuomotor behavior in the sagittal plane (see Ferraina et al., 2009 for review). Quinlan and Culham (2007) have shown preferential coding of moving stimuli in near vs. far space in the dorsal region of the parieto-occipital sulcus (dPOS), the near response being probably determined in large part by vergence. In addition, differential coding of movements towards and away from the body appears to involve area V6A of the monkey parietal cortex (Galletti, Fattori, Gamberini, & Kutz, 1999). Similarly, Danckert et al. (2009) reported that human movements in the sagittal plane are more impaired following right superior parietal damage than movements in the fronto-parallel plane. While the neural processes underlying adaptation to prism-altered apparent visual direction have been widely investigated (Baizer, Kralj-Hans, & Glickstein, 1999; Luauté et al., 2009; Martin, Keating, Goodkin, Bastian, & Thach, 1996a; Prevosto, Graf, & Ugolini, 2009; Weiner, Hallett, & Funkenstein, 1983), little is known about the neural processes underlying adaptation to prism-altered perceived distance. To our knowledge, the only data currently available on this issue relate to the EMP-related aftereffect. Morley, Judge, and Lindsey (1992) have suggested that the increase in tonic vergence observed after exposure to sustained vergence is mainly mediated by vergence-related neurons (near-response neurons, see Cumming & Judge, 1986) in the midbrain.

5. Conclusion

The present study showed a three-level adaptation to prism-altered perceived distance: (1) an EMP-related aftereffect in response to sustained increased vergence; (2) a recalibration of the mapping between the vergence signal and perceived distance; and (3) a motor recalibration. The first two levels are related to changes in visual perception common to both hand effectors, whereas the third is related to changes in the motor commands of the exposed limb only.

Contrary to the classical assumption that vision dominates the other senses, vision appears to be quite flexible under short-term exposure to inter-sensory discrepancy, while proprioception remains unchanged. Visual recalibration occurred in response to altered visual feedback, the weight of vision being lower than the weight of limb proprioception for localization in depth. EMP contributed to half of the observed visual aftereffect and to one-third of the observed visuomotor aftereffect. This component, which arises independently of any inter-sensory or sensorimotor discrepancies, should be appropriately quantified in adaptation studies involving unusual sustained eye positions.

Acknowledgements

This work was supported by Grant No. 07CO802 from the Délégation Générale pour l'Armement. The experiments described in this article were performed in the "Plateforme Mouvement et Handicap" HCL-IFNL (Lyon, France). The authors would like to thank Olivier Sillan for software and electronics development, Véronique Chastres for help with the statistical analysis, and James Danckert and an anonymous reviewer for helpful suggestions.

References

Bagesteiro, L. B., Sarlegna, F. R., & Sainburg, R. L. (2006). Differential influence of vision and proprioception on control of movement distance. *Experimental Brain Research*, *171*, 358–370.

Baily, J. S. (1972). Adaptation to prisms: Do proprioceptive changes mediate adapted behaviour with ballistic arm movements? *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *24*, 8–20.

Baizer, J. S., Kralj-Hans, I., & Glickstein, M. (1999). Cerebellar lesions and prism adaptation in macaque monkeys. *Journal of Neurophysiology*, *81*, 1960–1965.

Baraduc, P., & Wolpert, D. M. (2002). Adaptation to a visuomotor shift depends on the starting posture. *Journal of Neurophysiology*, *88*, 973–981.

Bhattacharyya, R., Musallam, S., & Andersen, R. A. (2009). Parietal reach region encodes reach depth using retinal disparity and vergence angle signals. *Journal of Neurophysiology*, *102*, 805–816.

Brenner, E., & Smeets, J. B. (2000). Comparing extra-retinal information about distance and direction. *Vision Research*, *40*, 1649–1651.

Burge, J., Girshick, A. R., & Banks, M. S. (2010). Visual–haptic adaptation is determined by relative reliability. *Journal of Neuroscience*, *30*, 7714–7721.

Coello, Y., Danckert, J., Blangero, A., & Rossetti, Y. (2007). Do visual illusions probe the visual brain? Illusions in action without a dorsal visual stream. *Neuropsychologia*, *45*, 1849–1858.

Cohen, H. B. (1966). Some critical factors in prism adaptation. *The American Journal of Psychology*, *79*, 285–290.

Collewijn, H., & Erkelens, C. J. (1990). Binocular eye movements and the perception of depth. In E. Kowler (Ed.), *Eye movements and their role in visual and cognitive processes* (pp. 213–261). Amsterdam: Elsevier.
Craske, B. (1966). Change in transfer function of joint receptor output. *Nature*, *210*, 764–765.
Craske, B. (1967). Adaptation to prisms: Change in internally registered eye-position. *British Journal of Psychology*, *58*, 329–335.
Craske, B., & Crawshaw, M. (1974). Adaptive changes of opposite sign in the oculomotor systems of the two eyes. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *26*, 106–113.
Craske, B., & Crawshaw, M. (1975). Oculomotor adaptation to prisms is not simply a muscle potentiation effect. *Perception & Psychophysics*, *18*, 105–106.
Craske, B., & Crawshaw, M. (1978). Spatial discordance is a sufficient condition for oculomotor adaptation to prisms: Eye muscle potentiation need not be a factor. *Perception & Psychophysics*, *23*, 75–79.
Cressman, E. K., & Henriques, D. Y. (2009). Sensory recalibration of hand position following visuomotor adaptation. *Journal of Neurophysiology*, *102*, 3505–3518.
Cumming, B. G., & Judge, S. J. (1986). Disparity-induced and blur-induced convergence eye movement and accommodation in the monkey. *Journal of Neurophysiology*, *55*, 896–914.
Danckert, J., Goldberg, L., & Broderick, C. (2009). Damage to superior parietal cortex impairs pointing in the sagittal plane. *Experimental Brain Research*, *195*, 183–191.
Day, R. H., & Singer, G. (1967). Sensory adaptation and behavioral compensation with spatially transformed vision and hearing. *Psychological Bulletin*, *67*, 307–322.
Donaldson, I. M. (2000). The functions of the proprioceptors of the eye muscles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, *355*, 1685–1754.
Ebenholtz, S. M. (1974). The possible role of eye-muscle potentiation in several forms of prism adaptation. *Perception*, *3*, 477–485.
Ebenholtz, S. M. (1981). Hysteresis effects in the vergence control system: Perceptual implications. In D. F. Fisher, R. A. Monty, & J. W. Senders (Eds.), *Eye movements: Visual perception and cognition* (pp. 83–94). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
Ebenholtz, S. M., & Fisher, S. K. (1982). Distance adaptation depends upon plasticity in the oculomotor control system. *Perception & Psychophysics*, *31*, 551–560.
Ebenholtz, S. M., & Wolfson, D. M. (1975). Perceptual aftereffects of sustained convergence. *Perception & Psychophysics*, *17*, 485–491.
Epstein, W. (1975). Recalibration by pairing: A process of perceptual learning. *Perception*, *4*, 59–72.
Ernst, M. O., & Bülthoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*, 162–169.
Ferraina, S., Battaglia-Mayer, A., Genovesio, A., Archambault, P., & Caminiti, R. (2009). Parietal encoding of action in depth. *Neuropsychologia*, *47*, 1409–1420.
Fisher, S. K., & Ciuffreda, K. J. (1990). Adaptation to optically-increased interocular separation under naturalistic viewing conditions. *Perception*, *19*, 171–180.
Fisher, S. K., & Ebenholtz, S. M. (1986). Does perceptual adaptation to telestereoscopically enhanced depth depend on the recalibration of binocular disparity? *Perception & Psychophysics*, *40*, 101–109.
Galletti, C., Fattori, P., Gamberini, M., & Kutz, D. F. (1999). The cortical visual area V6: Brain location and visual topography. *European Journal of Neuroscience*, *11*, 3922–3936.
Gauthier, G. M., Nommay, D., & Vercher, J. L. (1990a). Ocular muscle proprioception and visual localization of targets in man. *Brain*, *113*, 1857–1871.
Gauthier, G. M., Nommay, D., & Vercher, J. L. (1990b). The role of ocular muscle proprioception in visual localization of targets. *Science*, *249*, 58–61.
Ghahramani, Z., Wolpert, D. M., & Jordan, M. I. (1997). Computational models for sensorimotor integration. In P. G. Morasso, & V. Sanguineti (Eds.), *Self-organization, computational maps and motor control* (pp. 117–147). Amsterdam: Elsevier.
Hamilton, C. R. (1964). Intermanual transfer of adaptation to prisms. *The American Journal of Psychology*, *77*, 457–462.
Harris, C. S. (1963). Adaptation to displaced vision: Visual, motor, or proprioceptive change? *Science*, *140*, 812–813.
Harris, C. S. (1965). Perceptual adaptation to inverted, reversed, and displaced vision. *Psychological Review*, *72*, 419–444.
Hatada, Y., Miall, R. C., & Rossetti, Y. (2006). Long lasting aftereffect of a single prism adaptation: Directionally biased shift in proprioception and late onset shift of internal egocentric reference frame. *Experimental Brain Research*, *174*, 189–198.
Hay, J. C., & Pick, H. L., Jr. (1966). Visual and proprioceptive adaptation to optical displacement of the visual stimulus. *Journal of Experimental Psychology*, *71*, 150–158.
Held, R., & Hein, A. (1958). Adaptation to disarranged hand–eye coordination contingent upon re-afferent stimulation. *Perceptual and Motor Skills*, *8*, 87–90.
Helmholtz, H. v. (1910). *Handbuch der Physiologischen Optik. 3rd edition. Voss, Leipzig. English translation by JPC Southall (1925) Treatise on physiological optics*. Rochester, NY: Optical Society of America.
Howard, I. P. (1970). The adaptability of the visual–motor system. In K. J. Connolly (Ed.), *Mechanisms of motor skill development*. London: Academic Press.
Howard, I. P. (1971). Perceptual learning and adaptation. *British Medical Bulletin*, *27*, 248–252.
Howard, I. P., & Rogers, B. J. (2002). *Seeing in depth* Toronto: I. Porteous.
Judge, S. J., & Bradford, C. M. (1988). Adaptation to telestereoscopic viewing measured by one-handed ball-catching performance. *Perception*, *17*, 783–802.
Judge, S. J., & Miles, F. A. (1985). Changes in the coupling between accommodation and vergence eye movements induced in human subjects by altering the effective interocular separation. *Perception*, *14*, 617–629.
Kalil, R. E., & Freedman, S. J. (1966). Persistence of ocular rotation following compensation for displaced vision. *Perceptual and Motor Skills*, *22*, 135–139.
Kitazawa, S., Kimura, T., & Uka, T. (1997). Prism adaptation of reaching movements: Specificity for the velocity of reaching. *Journal of Neuroscience*, *17*, 1481–1492.
Kitazawa, S., Kohno, T., & Uka, T. (1995). Effects of delayed visual information on the rate and amount of prism adaptation in the human. *Journal of Neuroscience*, *15*, 7644–7652.
Kornheiser, A. S. (1976). Adaptation to laterally displaced vision: A review. *Psychological Bulletin*, *83*, 783–816.
Landy, L. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M. (1995). Measurement and modeling of depth cue combination: In defense of weak fusion. *Vision Research*, *35*, 389–412.
Lester, G. (1968). The case for efferent change during prism adaptation. *The Journal of Psychology*, *68*, 9–13.
Luauté, J., Schwartz, S., Rossetti, Y., Spiridon, M., Rode, G., Boisson, D., et al. (2009). Dynamic changes in brain activity during prism adaptation. *Journal of Neuroscience*, *29*, 169–178.
Magescas, F., & Prablanc, C. (2006). Automatic drive of limb motor plasticity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *18*, 75–83.
Mamassian, P., Landy, M. S., & Maloney, L. T. (2002). Bayesian modelling of visual perception. In R. P. N. Rao, B. A. Olshausen, & M. S. Lewicki (Eds.), *Probabilistic models of the brain: Perception and neural function* (pp. 13–36). Cambridge, MA: MIT Press.
Martin, T. A., Keating, J. G., Goodkin, H. P., Bastian, A. J., & Thach, W. T. (1996a). Throwing while looking through prisms. I. Focal olivocerebellar lesions impair adaptation. *Brain*, *119*, 1183–1198.
Martin, T. A., Keating, J. G., Goodkin, H. P., Bastian, A. J., & Thach, W. T. (1996b). Throwing while looking through prisms. II. Specificity and storage of multiple gaze–throw calibrations. *Brain*, *119*(Pt 4), 1199–1211.
McLaughlin, S. C., & Bower, J. L. (1965). Selective intermanual transfer of adaptive effects during adaptation to prism. *Psychonomic Science*, *3*, 69–70.
McLaughlin, S. C., Rifkin, K. I., & Webster, R. G. (1966). Oculomotor adaptation to wedge prisms with no part of the body seen. *Perception & Psychophysics*, *1*, 452–458.
Mon-Williams, M., & Tresilian, J. R. (1999). Some recent studies on the extraretinal contribution to distance perception. *Perception*, *28*, 167–181.
Mon-Williams, M., Wann, J. P., Jenkinson, M., & Rushton, K. (1997). Synaesthesia in the normal limb. *Proceedings: Biological Sciences*, *264*, 1007–1010.
Morley, J. W., Judge, S. J., & Lindsey, J. W. (1992). Role of monkey midbrain near-response neurons in phoria adaptation. *Journal of Neurophysiology*, *67*, 1475–1492.
Morton, S. M., & Bastian, A. J. (2004). Prism adaptation during walking generalizes to reaching and requires the cerebellum. *Journal of Neurophysiology*, *92*, 2497–2509.
Owens, D. A., & Leibowitz, H. W. (1980). Accommodation, convergence, and distance perception in low illumination. *American Journal of Optometry and Physiological Optics*, *57*, 540–550.
Paap, K. R., & Ebenholtz, S. M. (1977). Concomitant direction and distance aftereffects of sustained convergence: A muscle potentiation explanation for eye-specific adaptation. *Perception & Psychophysics*, *21*, 307–314.
Plooy, A., Tresilian, J. R., Mon-Williams, M., & Wann, J. P. (1998). The contribution of vision and proprioception to judgements of finger proximity. *Experimental Brain Research*, *118*, 415–420.
Prablanc, C., Tzavaras, A., & Jeannerod, M. (1975). Adaptation of the two arms to opposite prism displacements. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *27*, 667–671.
Prevosto, V., Graf, W., & Ugolini, G. (2009). Cerebellar inputs to intraparietal cortex areas LIP and MIP: Functional frameworks for adaptive control of eye movements, reaching, and arm/eye/head movement coordination. *Cerebral Cortex*, *20*, 214–228.
Priot, A. E., Laboissière, R., Sillan, O., Roumes, C., & Prablanc, C. (2010). Adaptation of egocentric distance perception under telestereoscopic viewing within reaching space. *Experimental Brain Research*, *202*, 825–836.
Quinlan, D. J., & Culham, J. C. (2007). fMRI reveals a preference for near viewing in the human parieto-occipital cortex. *Neuroimage*, *36*, 167–187.
Redding, G. M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: A tutorial in theory and method. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *29*, 431–444.
Redding, G. M., & Wallace, B. (1992). Adaptive eye–hand coordination: Implication of prism adaptation for perceptual–motor organization. In L. Proteau, & D. Elliott (Eds.), *Vision and motor control* (pp. 105–127). Amsterdam: Elsevier Science Publishers.
Redding, G. M., & Wallace, B. (2006). Prism adaptation and unilateral neglect: Review and analysis. *Neuropsychologia*, *44*, 1–20.
Sarlegna, F., Blouin, J., Bresciani, J. P., Bourdin, C., Vercher, J. L., & Gauthier, G. M. (2003). Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. *Experimental Brain Research*, *151*, 524–535.
Shebilske, W. L., Karmiohl, C. M., & Proffitt, D. R. (1983). Induced esophoric shifts in eye convergence and illusory distance in reduced and structured viewing conditions. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *9*, 270–277.
Simani, M. C., McGuire, L. M., & Sabes, P. N. (2007). Visual-shift adaptation is composed of separable sensory and task-dependent effects. *Journal of Neurophysiology*, *98*, 2827–2841.
Snijders, H. J., Holmes, N. P., & Spence, C. (2007). Direction-dependent integration of vision and proprioception in reaching under the influence of the mirror illusion. *Neuropsychologia*, *45*, 496–505.

Steinbach, M. J., & Smith, D. R. (1981). Spatial localization after strabismus surgery: Evidence for inflow. *Science*, *213*, 1407–1409.
Templeton, W. B., Howard, I. P., & Wilkinson, D. A. (1974). Additivity of components of prismatic adaptation. *Perception & Psychophysics*, *15*, 249–257.
van Beers, R. J., Wolpert, D. M., & Haggard, P. (2002). When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Current Biology*, *12*, 834–837.
von Hofsten, C. (1976). The role of convergence in visual space perception. *Vision Research*, *16*, 193–198.
von Hofsten, C. (1979). Recalibration of the convergence system. *Perception*, *8*, 37–42.
Wallace, B., & Redding, G. M. (1979). Additivity in prism adaptation as manifested in intermanual and interocular transfer. *Perception & Psychophysics*, *25*, 133–136.
Wallach, H., & Frey, K. (1972). Adaptation in distance perception based on oculomotor cues. *Perception & Psychophysics*, *11*, 77–83.
Wallach, H., Frey, K., & Bode, K. (1972). The nature of adaptation in distance perception based on oculomotor cues. *Perception & Psychophysics*, *11*, 110–116.
Wallach, H., & Smith, A. (1972). Visual and proprioceptive adaptation to altered oculomotor adjustments. *Perception & Psychophysics*, *11*, 413–416.
Weiner, M. J., Hallett, M., & Funkenstein, H. H. (1983). Adaptation to lateral displacement of vision in patients with lesions of the central nervous system. *Neurology*, *33*, 766–772.
Welch, R. B. (1969). Adaptation to prism-displaced vision: The importance of target pointing. *Perception & Psychophysics*, *5*, 305–309.
Welch, R. B. (1974). Speculations on a model of prism adaptation. *Perception*, *3*, 451–460.
Welch, R. B. (1986). Adaptation of space perception. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance*. New York: Wiley.
Welch, R. B., Choe, C. S., & Heinrich, D. R. (1974). Evidence for a three-component model of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology*, *103*, 700–705.
Wilkinson, D. A. (1971). Visual–motor control loop: A linear system? *Journal of Experimental Psychology*, *89*, 250–257.

2 ARTICLE 2: EYE MUSCLE POTENTIATION: TONIC VERGENCE DETERMINES PERCEIVED DISTANCE

Anne-Emmanuelle Priot, Pascaline Neveu, Justin Plantier, Corinne Roumes & Claude Prablanc

In preparation for *Journal of Neurophysiology*

Research highlights:

- Exposure duration has a main effect on the magnitude of EMP effect
- The extent of pointing error across exposure is nearly equal to the aftereffect
- Long time constants are inferred from both for EMP acquisition and decay evolution. It supports the existence of a relationship between EMP and the slow component of vergence
- The EMP-related distance aftereffect correlates with changes in tonic vergence assessed by changes in far phoria

Eye muscle potentiation: tonic vergence determines perceived distance

Anne-Emmanuelle Priot[1, 2, 3, 4], Pascaline Neveu[1], Justin Plantier[1], Corinne Roumes[1] and Claude Prablanc[2, 3, 4,*]

[1] Institut de recherche biomédicale des armées (IRBA), Brétigny-sur-Orge, France
[2] INSERM, U864 Espace et Action, Bron, France
[3] Biologie Humaine, Université Lyon 1, Lyon, France
[4] Institut Fédératif des Neurosciences de Lyon, IFR 19, Lyon, France

*Corresponding author:
Claude Prablanc[2, 3, 4]
INSERM, U864 Espace et Action, 16 Avenue du doyen Lépine, 69676 Bron cedex, France
e-mail: claude.prablanc@inserm.fr
Tel.: +33 (0) 4 72 91 34 11, Fax: +33 (0) 4 72 91 34 03

ABSTRACT

Eye muscle potentiation (EMP) is a poorly known mechanism which contributes to adaptation to opposite base prisms. The aim of the present study was to explore the functional relationship between the magnitude of the EMP-related distance aftereffect and changes in tonic vergence. Specifically, the following three hypotheses were tested. (i) The time course of EMP-related changes in perceived distance during and after exposure to base-out prisms is consistent with the time course of tonic vergence. (ii) Since perceptual effects of EMP result from a long-lasting effect in the vergence control system, the EMP-related aftereffect should be equal for all effectors. (iii) EMP-related aftereffects are correlated with changes in tonic vergence. During a 10-min exposure to a pair of 5-diopter base-out prisms, fourteen right-handed subjects had to point to visuals targets located within reaching space using their left unseen hand. Pre- and post-exposure tests assessed tonic vergence through far phoria measurements, and egocentric distance through open-loop pointing to visual targets with the left and right hands. EMP increased monotonically across trials during exposure without reaching an asymptotic level, and remained stable during the post-test. These results indicate long time constants for EMP acquisition and decay, consistent with the time constants of tonic vergence changes in response to sustained fusional vergence. Similar distance aftereffects were observed for both hands, indicating that EMP-induced distance aftereffects are mediated by visual processes only. The distance aftereffects were significantly correlated with changes in phoria. The slope of linear fits through distance aftereffects as a function of changes in phoria was equal to 15 mm per diopter change in phoria. Overall, these results support the hypothesis that distance perception in a reduced-cue environment is related to the properties of the fusional vergence control system that determines the level of tonic vergence.

Key words: distance perception, eye muscle potentiation, tonic vergence, phoria, prism

INTRODUCTION

Sustained vergence affects subsequent estimates of perceived egocentric distance. Persistent changes in perceived distance following a period of sustained vergence are known as distance aftereffects. The direction and magnitude of distance aftereffects have been shown to vary as a linear function of the required vergence angle during exposure (Ebenholtz and Wolfson 1975; Paap and Ebenholtz 1977). Prolonged fixation at a distance shorter than 30 cm has been found to result in overestimation of perceived distance, whereas fixation at a distance longer than 30 cm usually resulted in underestimation of perceived distance. Fixation at the intermediate distance of 30 cm produced no change in perceived distance.

Distance aftereffects have been explained as a result of eye-muscle potentiation (EMP). A distance of 30 cm is approximately the empirical point of balance between the action of medial and lateral recti muscles, which is called the physiological position of rest (PPR) (Ebenholtz and Wolfson 1975; Paap and Ebenholtz 1977). Maintained fixation at a nearer distance induces a persistent increase in tonic vergence (increased tonus in medial recti), so that an additional divergence effort (increased innervation of lateral recti) is necessary to overcome the increased tonic vergence for keeping fixation on a target. Insofar as estimated distance is based on the efference, or vergence effort, needed to fixate an object, the change in efference related to EMP results in distance overestimation. Maintained far vergence has the opposite effect.

EMP represents a significant component of adaptation to prism-induced alteration of perceived distance (Priot et al. in press). EMP develops in response to sustained demand on fusional vergence. Since it occurs in absence of any sensory feedback, it cannot be explained by a decrease in cue discrepancy (Epstein 1975; Wallach and Smith 1972).

The aim of the present study was to explore the functional relationship between the magnitude of the distance aftereffect and changes in tonic vergence. The first part of the study explores the little-known time course of EMP. If changes in tonic vergence underlie EMP, the time course of EMP should be consistent with the time course of changes in tonic vergence following sustained fusional demand, as modeled by Krishnan and Stark (1977) and Schor (1986). We therefore investigated EMP-related changes in perceived distance over time. Changes in tonic vergence were produced by having observers view near targets through base-out prisms. Perceived distance was measured prior (*pre-test*), during, and after (*post-test*) exposure to sustained convergence. Perceived egocentric distance was assessed by open-loop pointing (i.e., without visual feedback of the hand) with the left hand. Viewing through base-out prisms shortens the perceived egocentric target distance (Howard and Rogers 2002; Wallach and Frey 1972). As a result of the development of EMP during exposure to sustained convergence, we expected a progressive increase in perceived target distance, and therefore, a reduction in prism-induced target distance underestimation. Moreover, we predicted that the magnitude of the increase in distance estimation during exposure would be comparable to the difference between post- and pre-tests distance estimation (i.e., the distance aftereffect).

As perceptual effects of EMP result from long-lasting effects in the vergence control system, EMP-related aftereffects should be equal for all effectors. Moreover, open-loop pointing exposure with the (left) hand should not affect its motor and proprioceptive

characteristics. To check for any EMP-independent drift in pointing (e.g., due to fatigue), egocentric distance was estimated by open-loop pointing with the right and left hands during pre- and post-tests. We expected similar distance aftereffects on both hands.

Distance overestimation aftereffects were predicted as a result of increased tonic vergence manifested by change in phoria. Although concomitant changes in phoria and distance aftereffects have been observed following sustained demand upon fusional vergence (Ebenholtz 1981; Shebilske et al. 1983), no correlation between these variables has been established. We examined the quantitative relationship between changes in distance perception and changes in phoria. Such a relationship could provide insight into the role of tonic vergence in distance perception.

METHODS

Subjects

Fourteen right-handed subjects, including 10 females and 4 males (ages ranging from 18 to 34 years, mean = 24 years), took part in the experiment. Subjects were screened for stereoscopic vision (TNO ≤ 60’’) and none of them had a history of binocular disorders. All subjects had normal or corrected-to-normal vision. Prescribed correction, if any, was worn during the experiment. All subjects provided informed consent prior to participation. The experiment was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki and under the terms of local legislation.

Apparatus

During exposure, subjects wore a pair of 5-diopter (DP) base-out wedge prisms mounted on goggles. This optical arrangement deviates the lines of sight of each eye inwards, thereby increasing binocular convergence by 5.71° (Fig. 1A). This 5-DP deviation is the most commonly used value in the literature (Ebenholtz 1981; von Hofsten 1979; Wallach and Frey 1972; Wallach et al. 1972). The stimulus to accommodation is not altered by the prisms.

Figure 1B shows the experimental setup. The visual stimulus was produced using a red light-emitting diode (LED) placed on a ramp located vertically above the subject's head. As the subject observed the target through a central half-silvered mirror tilted 45° with respect to the vertical fronto-parallel plane, the vertical ramp of the target appeared horizontal. Direct vision through the mirror could be prevented by an occluding screen placed behind the mirror. A mask with cross-hairs slits was placed in front of the target which appeared as a luminous red cross. A diaphragm, disposed just in front of the target, could reduce the diameter of the cross to a 1-mm red luminous point. In both cases, the stimulus to accommodation was poor. The target could move on the motorized ramp, along a horizontal axis in the sagittal plane at eye level. Head movements were restrained using forehead and chin rests.

Pointing movements were unconstrained, and made in an open space, free of obstacles, to avoid tactile feedback. A 2-mm infrared-emitting diode (900 nm wavelength)

was attached to both index fingertips, which 3D position was recorded at 250 Hz with an Optotrak 3020, Northern Digital Inc.

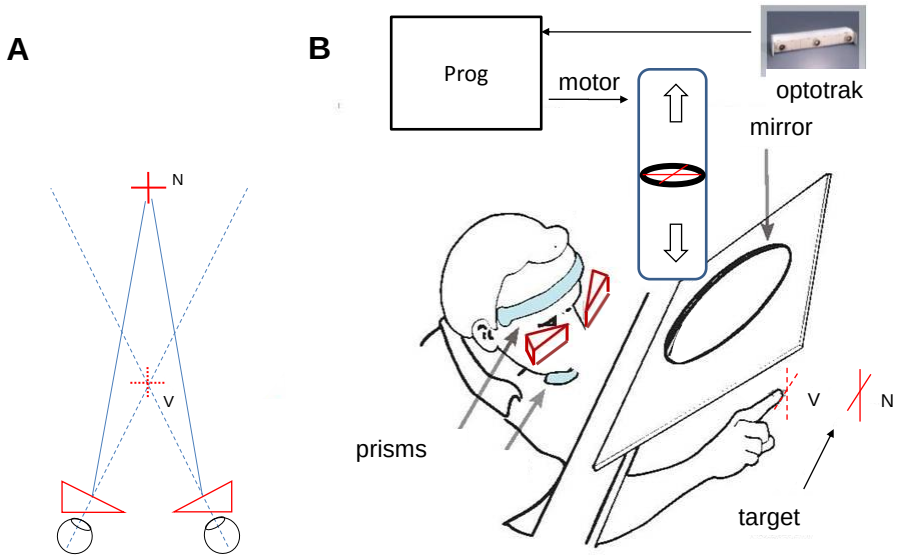


Fig. 1. A: base-out prisms viewing geometry. Fixation through base-out prisms at the dot labeled N requires the convergence of the two lines of sight onto the dot labeled V. B: experimental setup. The subject is looking through the prisms while resting his head and chin. The pronated right (or left) hand points to the estimated position of the target behind the half-silvered mirror. The physical image of the LED target is shown as a red solid cross at N, in correspondence to the LED target along the vertical ramp. The vergence-specified location of the target seen through the prisms is represented as a red dashed cross at V. The subject does not see his hand due to the occluding screen placed behind the mirror during the whole experiment.

Procedure

A classical paradigm including three blocked conditions, pre-test, exposure to base-out prisms and post-test was carried out in an otherwise dark room. Prior to the experiment proper, subjects were given the opportunity to familiarize themselves with the task, and they were trained to point to visual targets with each hand successively, first with their hand visible to them (by removing the occluding screen behind the half-silvered mirror), then, without being allowed to see their hand (by inserting the occluding screen). Two types of measurements were performed during pre- and post-tests: distance estimation by pointing and phoria.

Pre- and post-tests: distance aftereffects were assessed by pre-to-post changes in open-loop pointing to visual targets with the left hand, which was used during exposure, or the right hand, which was not used during exposure. To prevent interlimb proprioceptive or motor transfer, subjects were instructed to avoid all contact between their left and right hands during the experiment. Vergence was the only available visual cue to distance in this experiment. A red punctual target was placed between 270 and 495 mm away from the cornea in 5-mm intervals, following a pre-determined random order common to all subjects. Each target

location was presented once, resulting in 46 trials. Successive targets were separated by a 2-s dark interval (from the offset of the first target to the onset of the next). The beginning of a trial was cued by a beep. Subjects were instructed to point their left- or right-index fingertip as accurately as possible to the perceived location of the target, starting from a rest position close to the chest; then, to push a button with their stationary hand to validate their response, and finally, to return the pointing hand to the rest position. The 3D fingertip position was averaged over the 40-ms interval following the onset of the validation-button push. Egocentric distance was measured as the distance along the Y-axis (horizontal) in the sagittal plane located at eye level (Mon-Williams and Tresilian 1999), the origin of which was in the coronal plane tangential to the subject's cornea. Each test lasted about four minutes for each hand. As EMP may undergo some spontaneous decay, the order in which the two hands were tested was counterbalanced across subjects.

The far phoria, as a measure of tonic vergence (Judge and Bradford 1988; Judge and Miles 1985), was assessed using the Maddox rod technique during pre- and post-test. Changes in phoria between the pre- and post-tests were used to quantify changes in tonic vergence (Ebenholtz 1981; Shebilske et al. 1983). During pre-test, phoria measurements were obtained before the subject performed the pointing tasks. During the post-test, phoria measurements were obtained after the subject performed the pointing tasks.

Prism-viewing exposure: during prism-viewing exposure, open-loop pointing as perceived distance assessment was performed with the left hand only. Vergence was the only available visual cue to distance. Since no visual feedback was available during exposure, this is an induction paradigm rather than an adaptation paradigm (Ebenholtz 1981). The stimulus was a red luminous cross (1-mm width, 3-mm height). The presentation of a stimulus with a different shape between the exposure and pre-and post-tests was meant to prevent the use of size cues. The target was placed between 353 and 500 mm away from the cornea in 3-mm intervals, following a pre-determined random order common to all subjects. This resulted in fixation distances through the prisms (i.e., vergence specified distances) ranging from 224 to 275 mm, corresponding to required convergence angles ranging from 12.7° to 15.6° for a mean interpupiIlary distance of 61 mm. Each target location was presented twice, yielding a 100-trial exposure. Subjects were instructed, starting from a rest position close to the chest, to point their left-index fingertip as accurately as possible to the perceived location of the target; then, to validate their response by pushing a button with their right hand, and to bring their left hand back to its rest position. The exposure phase lasted approximately 10 minutes.

Data analysis

To take into account the effect of the viewing prism on the perception of target distance during the exposure period, we computed a *pointing error,* for each trial, by subtracting the vergence-specified target distance from the pointing distance. The vergence-specified distance, d_v, is given by $d_v = i/(2\tan(\tan^{-1}(i/2d) + \Delta)$, where d denotes the physical target distance, i denotes the interpupillary distance, and Δ denotes the increase in vergence

due to the prisms. The *mean pointing error* was defined as the mean pointing error across all subjects for a given trial number. The *mean pointing error aftereffect* was defined as the signed difference between the mean pointing errors on the pre- and post-tests (computed as post – pre) averaged across trials.

We explored both the acquisition of EMP as a function of exposure duration to sustained fusional vergence, and its decay. Little is known about the exact EMP time-varying function. A monotonic increase in EMP (Paap and Ebenholtz 1976) or in phoria (Judge 1987) has been previously described. In addition, exponential functions have been used to describe the decay of phoria (Judge 1987; Sethi and Henson 1984). The time course of changes in pointing errors related to EMP during exposure and post-test was fitted using an exponential function of the form: $y = y_{lim} + (y_0 - y_{lim})*e^{-kx}$, where y_0 denotes the intercept (pointing error at trial $x = 0$), y_{lim} denotes the asymptote (pointing error at trial $x = \infty$), and $1/k$ is the time constant. However, when the exponential model could not significantly fit the data (suggesting a time constant range out of the exposure duration), a linear model was used instead.

The functional relationship between actual and estimated target distances was analyzed using a linear model (Ebenholtz 1981; Mon-Williams and Tresilian 1999). For each subject and each condition, a linear model using a least-squares criterion was applied between the estimated distance by pointing (dependent variable) and target distance (independent variable). The *mean pointing distance* was defined as the value predicted by the linear fit at the mean target distance (382.5 mm). The *distance aftereffect* was defined as the signed difference between pre- and post-tests mean pointing distances. The distance aftereffect was computed separately for the left hand (which was used during exposure) and the right hand (which was not used during exposure).

The distance aftereffect measures were plotted as a function of the change in phoria between the pre- and post-tests, and the resulting data were fitted with regression lines using a least-squares criterion. This was done separately for each of the three following combinations of measures: right-hand distance aftereffect and change in phoria; left-hand distance aftereffect and change in phoria; average of the left- and right-hand distance aftereffects and change in phoria.

In order to compare changes in phoria with changes in apparent distance, the mean pointing distances for the pre- and post-tests were expressed in prism-diopter (PD) units. This was done separately for each subject, taking into account the subject's interpupillary distance. Distances aftereffects expressed in PD were then computed as the signed difference between post- and pre-tests mean pointing distances, also in PD. The results were averaged across subjects.

RESULTS

Changes in mean pointing error across trials

Figure 2 shows across-subject mean pointing errors as a function of trial number during the pre-test (Fig. 2A), the exposure phase (Fig. 2B), and the post-test (Fig. 2C). The baseline, defined as the mean pointing error across all trials of the pre-test, was 13.1 mm (SE = 1.4 mm) for the left hand, and 21.7 mm (SE = 1.4 mm) for the right hand.

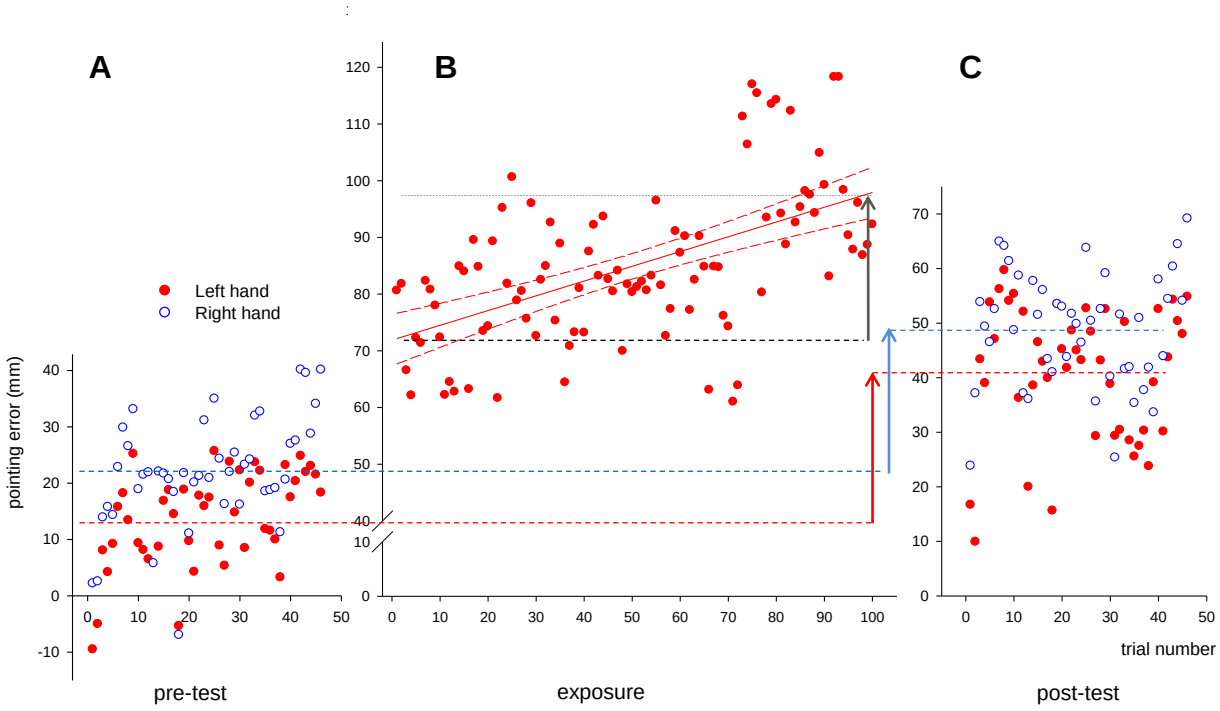


Fig. 2. Pointing error as a function of trial number during pre-test, exposure phase, and post-test. Each point represents the mean pointing error across all subjects (along the vertical axis) for a given trial number (along the horizontal axis), in a given condition (pre-test: A; exposure: B; post-test: C). Left-hand pointing errors are indicated by red filled circles. Right-hand pointing errors are indicated by blue open circles. The horizontal short-dash red and blue lines indicate mean pointing errors across all subjects and trials of the pre-test and post-test, for the left and right hands, respectively. The red solid line shows the regression line through the exposure data. The medium-dash red lines show 95% confidence intervals around the regression line. The red and blue vertical arrows indicate the mean pointing error aftereffect for the left and right hands respectively. The grey vertical arrow shows the difference between the mean pointing errors predicted by the linear model on the first and last (100th) trials of the exposure phase, which corresponds to the increase in pointing error related to EMP over trials.

Mean pointing errors measured during the exposure phase increased linearly as a function of trial number, and were not well fit by the exponential model described above (two parameters, y_0 - y_{lim} and k, were not significant ($p = 0.99$)). The slope of the regression line along the exposure trials was equal to 0.26 mm/trial, and significantly larger than 0 ($R^2 = 0.31$; $p < 0.001$). Thus, the difference between the mean pointing errors predicted by the linear model on the first and last (100th) trials of the exposure phase was equal to 26 mm.

No significant change in mean pointing error as a function of trial number was observed for the post-test. Indeed, $y_0 - y_{lim}$ was smaller than 0.001 for both hands ($p < 0.001$) with the exponential fitting, and the slopes of the regression line (0.02 mm/trials and 0.05 mm/trials for the left and right hands respectively) were not significantly different from 0 ($R^2 = 0.0004$; $p = 0.9$ for the left hand and $R^2 = 0.004$; $p = 0.68$ for the right hand). The mean pointing error across all trials during post-test was 41 mm (SE = 1.8 mm) for the left hand, and 48.9 mm (SE = 1.5 mm) for the right hand.

The mean pointing error aftereffects across all trials were 27.9 mm (SE = 1.5 mm) for the left hand, and 27.2 mm (SE = 1.4 mm) for the right hand. These values are remarkably close to the 26-mm increase in mean pointing error predicted by the linear model over the exposure period, and they are within the bounds of the 95% confidence intervals associated with the linear prediction of the mean pointing error over trials (Fig. 2B). The bounds of the 95% confidence interval for x = 100 trials are 26 mm ± 4.4 mm.

Comparison between left- and right-hand distance aftereffects

The mean left-hand (pointing) distance aftereffect across subjects was 27.9 mm (SE = 4 mm) and significantly greater than zero ($t[13] = 6.9$, $p < 0.001$). The mean right-hand (pointing) distance aftereffect was 27.2 mm (SE = 5.9 mm) and also significantly greater than zero ($t[13] = 4.64$, $p < 0.001$). These aftereffects were not significantly different from each other ($p = 0.93$). The variance of these aftereffects also did not differ significantly from each other ($F[13] = 0.46$; $p = 0.09$). In addition, right- and left-hand distance aftereffects were significantly correlated with each other ($R = 0.56$; $p < 0.05$).

Relationship between distance aftereffects and phoria

The mean change in phoria between the pre and post-test across all subjects was 1.6 DP (SE = 0.2 DP). It was significantly greater than 0 ($t[13] = 6.9$; $p < 0.001$), indicating a change towards esophoria (i.e., towards a more convergent position).

Figure 3 shows left-hand and right-hand distance aftereffects as a function of change in phoria. Each data point in this figure corresponds to a given subject.

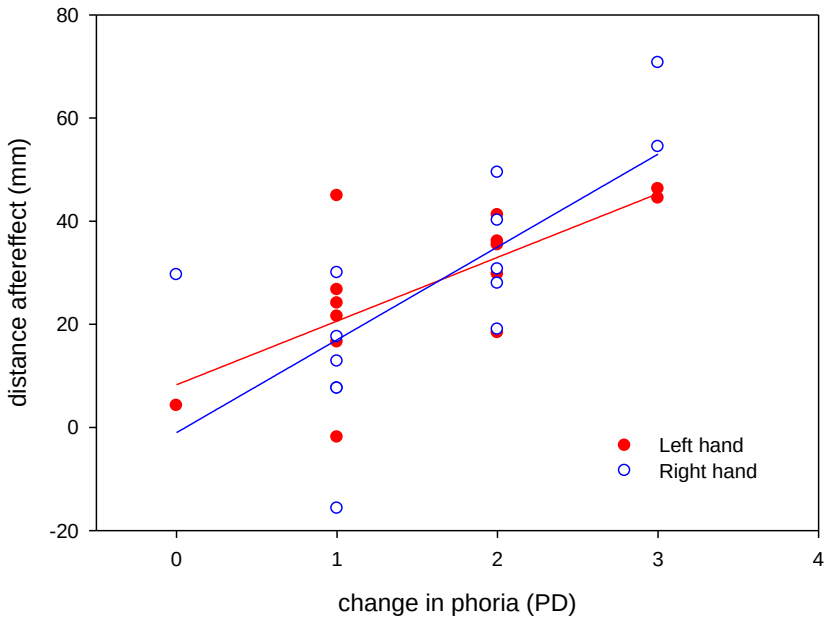


Fig. 3. Left- and right-hand distance aftereffects as a function of change in phoria. Each data point corresponds to one individual. Data for the left and right hands are shown in different colors (red filled for left hand, blue open for right hand). Regression lines through the data corresponding to each hand are shown using matching colors.

The slopes and intercepts of the regression lines shown in Fig. 3 are listed in Table 1. Since no statistically significant difference was observed between the distance aftereffects of the two hands, the left- and right-hand distance aftereffects were averaged for each subject in order to obtain a more accurate estimate of the regression line parameters. The slope and intercept of the regression line through the average left-right hands distance aftereffects (not shown in Fig. 3) are also listed in Table 1.

Ordinate		slope (mm/DP)	intercept (mm)	R	p
x (DP)	y (mm)				
change in phoria	left-hand distance aftereffect	12.4	8.3	0.7	<0.01
change in phoria	right-hand distance aftereffect	18	-1	0.7	<0.01
change in phoria	averaged left-right hands distance aftereffect	15.2	3.6	0.79	<0.001

Table 1. Slopes and intercepts of the regression lines through the individual distance aftereffect versus change in phoria data, and associated R and p values.

Figure 4 shows distance aftereffects averaged across left- and right-hands as a function of the change in phoria between pre- and post-tests for each subject. Results from Ebenholtz (1981) and Shebilske et al. (1983) are also replotted here for comparison. These results lay within the 95% confidence interval associated with the linear prediction of the averaged left-right hands distance aftereffect over changes in phoria.

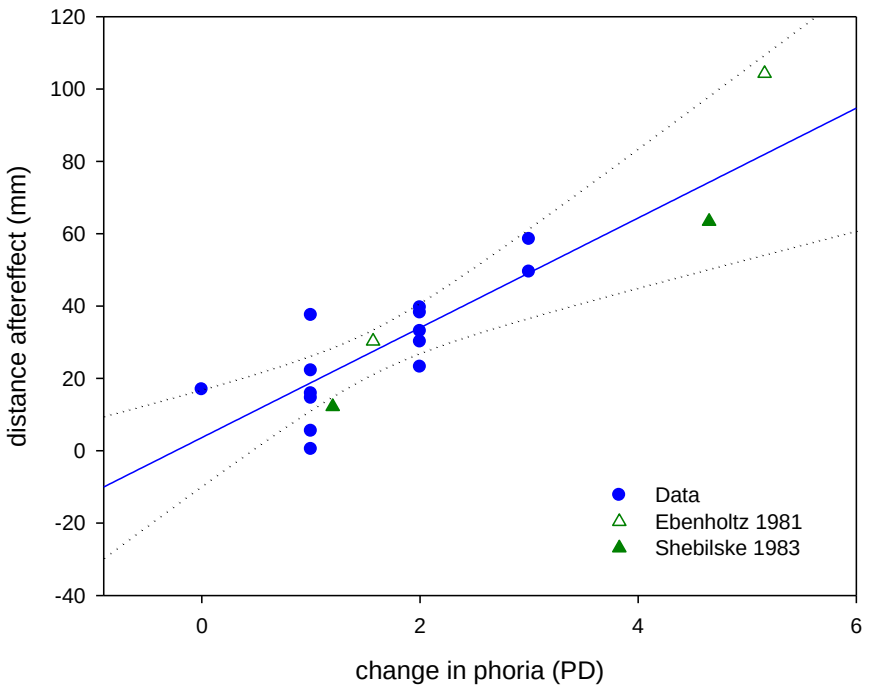


Fig. 4. Distance aftereffects as a function of the change in phoria between pre and post-tests. Each data point from this study (blue filled circles) shows the individual averaged left-right hands distance aftereffect plotted against the change in phoria. The solid line shows the corresponding regression line. Dotted lines show lower and upper bounds of the 95% confidence interval. The green open triangles show data from Ebenholtz (1981). The green filled triangles show data from Shebilske et al. (1983).

Expressed in the same units as phoria, the average distance aftereffect was 1 PD, while the mean change in phoria was 1.6 PD. This indicates that a 1.6-PD change in phoria induced a 1-PD change in distance aftereffect, on average. The gain of this relationship is smaller than 1.

Pre-test measures of phoria were significantly correlated, neither with pre- to post-test changes in phoria ($R = -0.08$; $p = 0.8$), nor with averaged left-right hands distance aftereffect ($R = -0.24$; $p = 0.4$).

DISCUSSION

Time course of EMP

Open-loop pointing was an appropriate and non interfering method to follow the development of EMP during exposure. The results of this study demonstrated clear effects of exposure duration to base-out prisms on both perceived distance and phoria. We found that the development of EMP over trials could be fitted by a linear function. This indicates that exposure duration was too short to reach an asymptotic value. Previous studies indicate that EMP reached stability after 3 to 15 mins of exposure (Ebenholtz 1981; Shebilske et al. 1983), depending on vergence demand, on the variation in fixation distance and on the presence of

other distance cues. None of the above studies involves similar exposure conditions to ours. The slower rate of change in EMP observed in our experiment may be explained by a moderate additional demand on fusional vergence. In addition, we did not find any decline in EMP during post-test. This indicates long time constants both for EMP acquisition and decay processes.

According to the EMP hypothesis, a potentiation of medial recti develops during exposure, whereas a relaxation of medial recti and a (putative) potentiation of lateral recti are expected during post-test. Potentiation of lateral recti is likely minimal for fixation distances between 270 and 495 mm, the geometrical mean of which (366 mm) is close to the PPR value found in experiment 1 of Paap and Ebenholtz (1977). Therefore, relaxation of medial recti is likely to be the only process that occurred during the post-test.

Ebenholtz and colleagues (1981; 1974; 1975) reported a tendency for post-test decay of EMP to asymptote at levels well above the pre-test value. Examination of their results indicates that the magnitude of the decay decreased with increasing exposure duration. This observation suggests that the decay of EMP reflects a slow process, and it supports the existence of a relationship between EMP and the slow component of vergence. The vergence control system models of Schor (1979; 1986) and Krishnan and Stark (1977) are consistent with this hypothesis. According to these models, tonic vergence depends on slow fusional mechanisms, the activity of which is modified by fast fusional vergence. As slow fusional vergence develops gradually in response to initial fast fusional vergence, fast fusional vergence declines due to feedback. The fast controllers are rapid, completing responses in milliseconds, whereas the slow controllers charge and discharge over minutes or hours (Ebenholtz 1986). The time course of vergence-posture relaxation, as measured using phoria, varies from a few seconds (Krishnan and Stark 1977) to several hours (Carter 1965), depending on the duration of exposure to sustained vergence and on post-test viewing conditions. As mentioned by Ebenholtz (1986), although leaky integrator models require complete dissipation, the slow controller fails to return to pre-adaptation levels due to an hysteresis effect, i.e., a long-term adaptive shift in the resting level of vergence.

In our experiment, fixation distances around the PPR during post-test likely acted as a neutral stimulation of binocular vision. Any decay was prevented by the presence of retinal disparity due to target fixation during the post-test. The partial decay reported in Ebenholtz's study (1981) might be explained by the absence of retinal stimulation during post-exposure, since in that study subjects had their eyes closed.

The development of EMP in response to sustained fusional convergence caused a progressive reduction in prism-induced target distance underestimation. The extent of the increase in pointing distance across trials was not significantly different from the pointing distance aftereffect. The temporal evolution of the EMP-related distance aftereffect is consistent with temporal changes in tonic vergence observed in previous studies (for reviews, see Howard 2002; Owens and Leibowitz 1983; Sethi 1986). Moreover, the finding of similar distance aftereffects for both hands (used and unused during exposure) confirms the absence of change in visuomotor mapping for the hand used for open-loop pointing during exposure. Therefore, the EMP-induced distance aftereffect is a visual phenomenon, related to changes in

tonic vergence. The next section discusses the quantitative relationship between distance aftereffects and changes in tonic vergence, as evidenced by changes in phoria.

Quantitative relationship between distance aftereffect and change in phoria

The distance aftereffects measured in this study increased linearly by 15 mm per diopter change in phoria, on average. This value is consistent with the results of earlier studies (Ebenholtz 1981; Owens and Leibowitz 1983; Shebilske et al. 1983). EMP-related distance aftereffects have been reported to vary linearly with required vergence angle during exposure (Ebenholtz and Wolfson 1975; Heuer and Lüschow 1983). Similarly, we found a linear relationship between distance aftereffect and change in phoria which is the oculomotor response to fusional vergence demand.

The perceptual effect of EMP is expected to be maximal when tested in a reduced-cue environment. By contrast, the slope of the function relating distance aftereffects to changes in phoria should be smaller in a full-cue environment. Indeed, Shebilske et al. (1983) found a smaller distance aftereffect under full-cue conditions than under reduced-cue conditions, for the same change in phoria. This can be explained by a decreased vergence weight when other conflicting cues are present (Tresilian et al. 1999). Other factors influencing the amount of EMP are vergence demand (determined by prism power or fixation distance), exposure duration, and the variation of fixation distances during exposure (Ebenholtz and Wolfson 1975). In addition, the presence of secondary (monocular) or proprioceptive/motor cues to distance during exposure may induce a visual recalibration and enhance distance aftereffects (Priot et al. 2010). For the same required vergence angle, EMP induced by base-out prisms may result in stronger distance aftereffects than EMP induced by controlling fixation distance without prism. When viewing though base-out prisms, vergence and accommodation are not congruent. A greater change in tonic vergence is predicted, in response to the decrease in accommodative vergence (Schor 1979). This was not the case in the present experiment because the stimulus used for accommodation was poor.

Our results are consistent with von Hofsten's model (1976), which proposes that binocular distance estimation relies on the departure from rest vergence rather than on absolute vergence. Any manipulation that changes rest vergence alters the effort required to fuse for all distances (Foley 1991). Therefore, tonic vergence represents the baseline position for all vergence responses, and is used to scale the effects of vergence on distance perception (Owens and Leibowitz 1983). When converted to angular units, only 62% of the change in phoria contributed to the distance aftereffect. Ebenholtz obtained similar results (70%) and attributed this effect to an upper limit of distance aftereffects at approximately 4° (Ebenholtz 1981; von Hofsten 1979). As the amount of distance aftereffect reported here (which was equivalent to a binocular parallax of 1°) is much smaller than this limit, an alternative explanation is needed to account for the lower-than-unity gain. A plausible explanation for this small gain is the specific-distance tendency, which refers to a contraction of distance judgments in reduced-cue visual environments (Gogel and Tietz 1973; Mon-Williams and Tresilian 1999; Mon-Williams et al. 2000). Another possible explanation, which is not

necessarily incompatible with the previous one, relates to the lower-than-unity gain of the vergence-mediated distance signal (Foley 1977).

There is evidence that the perceptual system registers vergence changes, but not absolute vergence (Brenner and van Damme 1998; von Hofsten 1976). The calibration of egocentric distance perception in reduced-cue environments is scaled by the reference distance associated with the tonic resting state of the vergence system. The next section discusses the absolute value of the rest position of vergence.

The value of PPR

According to the EMP hypothesis, the PPR is the experimentally determined fixation distance producing no distance aftereffect. In our experiment, the maximum apparent fixation distance during exposure (28.1 mm) was shorter than the PPR. In this context, our finding of aftereffects corresponding to an overestimation of perceived distance are consistent with previous findings, which indicate that exposure distances shorter than the PPR induce overestimation aftereffects (Ebenholtz and Wolfson 1975; Heuer and Lüschow 1983; Shebilske et al. 1983).

The PPR has been associated with dark vergence (Howard and Rogers 2002). Dark vergence is the natural state of vergence in darkness where no stimuli for binocular fusion or accommodation are available. Both PPR and dark vergence are related to tonic vergence, and they must therefore be correlated with each other. As noted by Heuer and Lüschow (1983), the PPR corresponds to a far closer distance than the usual measures of dark vergence. Previous studies have reported mean vergence distances in darkness of 39 cm (Levy 1969), 56 cm (Ivanoff and Bourdy 1954), 116 cm (Owens and Leibowitz 1980) or 197 cm (Fincham 1962). Such large differences in measures of dark vergence may be due to methodological differences (Owens and Leibowitz 1983). Considerable inter-individual variability in dark vergence has been observed for a given method (Owens & Leibowitz 1983). Although inter-individual variability in PPR was not reported by Ebenholtz et al. (1975; 1977), such a variability may have influenced the amount of EMP-related distance aftereffect. A plausible *a priori* hypothesis was that the demand on fusional vergence during exposure (and the subsequent change in tonic vergence) observed in a given individual would depend on his initial level of tonic vergence, so that the less esophoric the initial vergence, the larger the induced change in phoria and distance aftereffect. However, our results showed no significant correlation between pre-test phoria and either pre- to post-test changes in phoria, or distance aftereffects.

CONCLUSION

The results of this study are consistent with Ebenholtz's (1974) hypothesis that eye-muscle potentiation induces distance perception aftereffects following exposure to opposite-base prisms. The present results indicate that exposure duration has a strong effect on the magnitude of EMP. In addition, the results demonstrate a close relationship between changes in tonic vergence manifested by induced esophoria and changes in perceived distance. The time course of changes in perceived distance during and after exposure to sustained fusional vergence are consistent with models of changes in tonic vergence in response to fusional vergence. These results lend support to the hypothesis that distance perception in a reduced-cue environment is related to the properties of the fusional vergence control system, which determines the steady-state level of tonic vergence.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by grant N°10co804 from the Délégation Générale pour l'Armement. The experiments described in this article were performed in the "Plateforme Mouvement et Handicap" HCL-IFNL (Lyon, France). The authors would like to thank Olivier Sillan for help with software and hardware development, Véronique Chastres for help with statistical analyses, and Benoît Priot for advice on data analysis.

REFERENCES

Brenner E, and van Damme WJ. Judging distance from ocular convergence. *Vision Res* 38: 493-498, 1998.

Carter DB. Fixation disparity and heterophoria following prolonged wearing of prisms. *Am J Optom Arch Am Acad Optom* 42: 141-152, 1965.

Ebenholtz SM. Hysteresis effects in the vergence control system: Perceptual implications. In: *Eye Movements: Visual Perception and Cognition*, edited by Fisher DF, Monty RA, and Senders JW. Hillsdale, NJ: Erlbaum, 1981, p. 83-94.

Ebenholtz SM. The possible role of eye-muscle potentiation in several forms of prism adaptation. *Perception* 3: 477-485, 1974.

Ebenholtz SM. Properties of adaptive oculomotor control systems and perception. *Acta Psychol* 63: 233-246, 1986.

Ebenholtz SM, and Wolfson DM. Perceptual aftereffects of sustained convergence. *Percept Psychophys* 17: 485-491, 1975.

Epstein W. Recalibration by pairing: a process of perceptual learning. *Perception* 4: 59-72, 1975.

Fincham EF. Accommodation and convergence in the absence of retinal images. *Vision Res* 1: 425-440, 1962.

Foley JM. Binocular space perception. In: *Vision and Visual Dysfunction* edited by Regan D. London: Macmillan, 1991, p. 75-92.

Foley JM. Effect of distance information and range on two indices of visually perceived distance. *Perception* 6: 449-460, 1977.

Gogel WC, and Tietz JD. Absolute motion parallax and the specific distance tendency. *Percept Psychophys* 13: 284-292, 1973.

Heuer H, and Lüschow U. Aftereffects of sustained convergence: some implications of the eye muscle potentiation hypothesis. *Perception* 12: 337-346, 1983.

Howard IP. *Seeing in Depth, vol 1. Basic Mechanisms*. Toronto: I. Porteous, 2002.

Howard IP, and Rogers BJ. *Seeing in Depth, vol 2. Depth Perception*. Toronto: I. Porteous, 2002.

Ivanoff A, and Bourdy C. Le comportement de la convergence en vision nocturne (The behavior of convergence in night vision) *Ann Optique Oculaire* 3: 70-75, 1954.

Judge SJ. Optically-induced changes in tonic vergence and AC/A ratio in normal monkeys and monkeys with lesions of the flocculus and ventral paraflocculus. *Exp Brain Res* 66: 1-9, 1987.

Judge SJ, and Bradford CM. Adaptation to telestereoscopic viewing measured by one-handed ball-catching performance. *Perception* 17: 783-802, 1988.

Judge SJ, and Miles FA. Changes in the coupling between accommodation and vergence eye movements induced in human subjects by altering the effective interocular separation. *Perception* 14: 617-629, 1985.

Krishnan VV, and Stark L. A heuristic model for the human vergence eye movement system. *IEEE Trans Biomed Eng* 24: 44-49, 1977.

Levy J. Physiological position of rest and phoria. *Am J Ophthalmol* 68: 706-713, 1969.

Mon-Williams M, and Tresilian JR. Some recent studies on the extraretinal contribution to distance perception. *Perception* 28: 167-181, 1999.

Mon-Williams M, Tresilian JR, and Roberts A. Vergence provides veridical depth perception from horizontal retinal image disparities. *Exp Brain Res* 133: 407-413, 2000.

Owens DA, and Leibowitz HW. Accommodation, convergence, and distance perception in low illumination. *Am J Optom Physiol Opt* 57: 540-550, 1980.

Owens DA, and Leibowitz HW. Perceptual and motor consequences of tonic vergence. In: *Vergence Eye Movements: Basic and Clinical Aspects*, edited by Schor CM, and Ciuffreda KJ. Boston: Butterworths, 1983.

Paap KR, and Ebenholtz SM. Concomitant direction and distance aftereffects of sustained convergence: a muscle potentiation explanation for eye-specific adaptation. *Percept Psychophys* 21: 307-314, 1977.

Paap KR, and Ebenholtz SM. Perceptual consequences of potentiation in the extraocular muscles: an alternative explanation for adaptation to wedge prisms. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2: 457-468, 1976.

Priot AE, Laboissière R, Plantier J, Prablanc C, and Roumes C. Partitioning the components of visuomotor adaptation to prism-altered distance. *Neuropsychologia* in press.

Priot AE, Laboissière R, Sillan O, Roumes C, and Prablanc C. Adaptation of egocentric distance perception under telestereoscopic viewing within reaching space. *Exp Brain Res* 202: 825-836, 2010.

Schor CM. The relationship between fusional vergence eye movements and fixation disparity. *Vision Res* 19: 1359-1367, 1979.

Schor CM, and Kotulak JC. Dynamic interactions between accommodation and convergence are velocity sensitive. *Vision Res* 26: 927-942, 1986.

Sethi B. Vergence adaptation: a review. *Doc Ophthalmol* 63: 247-263, 1986.

Sethi B, and Henson DB. Adaptive changes with prolonged effect of comitant and incomitant vergence disparities. *Am J Optom Physiol Opt* 61: 506-512, 1984.

Shebilske WL, Karmiohl CM, and Proffitt DR. Induced esophoric shifts in eye convergence and illusory distance in reduced and structured viewing conditions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 9: 270-277, 1983.

Tresilian JR, Mon-Williams M, and Kelly BM. Increasing confidence in vergence as a cue to distance. *Proc Biol Sci* 266: 39-44, 1999.

von Hofsten C. Recalibration of the convergence system. *Perception* 8: 37-42, 1979.

von Hofsten C. The role of convergence in visual space perception. *Vision Res* 16: 193-198, 1976.

Wallach H, and Frey K. Adaptation in distance perception based on oculomotor cues. *Percept Psychophys* 11: 77-83, 1972.

Wallach H, Frey K, and Bode K. The nature of adaptation in distance perception based on oculomotor cues. *Percept Psychophys* 11: 110-116, 1972.

Wallach H, and Smith A. Visual and proprioceptive adaptation to altered oculomotor adjustments. *Percept Psychophys* 11: 413-416, 1972.

3 ARTICLE 3: ADAPTATION OF EGOCENTRIC DISTANCE PERCEPTION UNDER TELESTEREOSCOPIC VIEWING WITHIN REACHING SPACE

Anne-Emmanuelle Priot, Rafael Laboissière, Olivier Sillan, Corinne Roumes & Claude Prablanc

Experimental Brain Research, *202*(4), 825-836 (2010)

Research highlights:

- Perceived egocentric distances under telestereoscopic viewing differ from those specified by vergence
- Exposure to telestereoscopic viewing induces a distance estimation aftereffect consisting of two components: an EMP-related distance aftereffect in response to a sustained convergence demand, and a calibration of the vergence/distance mapping uncovering the visual component of adaptation in response to the inter-sensory conflict
- The calibration of the vergence/distance mapping resulting from distorted visual feedback consists in a constant bias rather than the expected change in gain

Exp Brain Res (2010) 202:825–836
DOI 10.1007/s00221-010-2188-4

RESEARCH ARTICLE

Adaptation of egocentric distance perception under telestereoscopic viewing within reaching space

Anne-Emmanuelle Priot · Rafael Laboissière · Olivier Sillan · Corinne Roumes · Claude Prablanc

Received: 30 July 2009 / Accepted: 4 February 2010 / Published online: 3 March 2010
© Springer-Verlag 2010

Abstract Telestereoscopic viewing provides a method to distort egocentric distance perception by artificially increasing the interpupillary distance. Adaptation to such a visual rearrangement is little understood. Two experiments were performed in order to dissociate the effects of a sustained increased vergence demand, from those of an active calibration of the vergence/distance mapping. Egocentric distances were assessed within reaching space through open-loop pointing to small targets in the dark. During the exposure condition of the first experiment, subjects were instructed to point to the targets without feedback, whereas in the second experiment, hand visual feedback was available, resulting in a modified relationship between vergence-specified distance and reach distance. The visual component of adaptation in the second experiment was assessed on the unexposed hand. In the post-tests of both experiments, subjects exhibited a constant distance overestimation across all targets, with a more than twice larger aftereffect in the second one. These findings suggest two different processes: (1) an alteration in the vergence effort following sustained increased vergence; (2) a calibration of the vergence/distance mapping uncovering the visual component of adaptation.

Keywords Adaptation · Vergence · Binocular · Reaching space · Egocentric distance perception

A.-E. Priot · C. Roumes
Institut de recherche biomédicale des armées (IRBA), Brétigny-sur-Orge, France

A.-E. Priot · R. Laboissière · C. Prablanc
INSERM, UMR-S 864, Espace et Action, Bron, France

A.-E. Priot · R. Laboissière · C. Prablanc
Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France

A.-E. Priot · R. Laboissière · C. Prablanc (✉)
Institut Fédératif des Neurosciences de Lyon (IFNL), Lyon, France
e-mail: claude.prablanc@inserm.fr

O. Sillan
Hospices Civils de Lyon-IFNL, Plateforme Mouvement et Handicap, Hôpital neurologique, Lyon, France

Introduction

Reaching forward to grasp an object or to point to a target requires one to correctly evaluate its distance and direction. Egocentric distance is estimated from retinal and extra-retinal cues (Gogel and Tietz 1979; Cutting and Vishton 1995; Cutting 1997; Genovesio and Ferraina 2004; Blohm et al. 2008). In order to get insight into the way the central nervous system (CNS) builds a body-centered representation of objects within near space, random sensory alterations can be introduced (Goodale et al. 1986; Prablanc and Martin 1992; Desmurget et al. 1999; Prablanc et al. 2003) as well as a continuous and systematic exposure to sensory alterations (Held and Freedman 1963; Prablanc et al. 1975; Kornheiser 1976; Kitazawa et al. 1997; Morton and Bastian 2004; Mon-Williams and Bingham 2007). In the latter case, the CNS can adapt to the new inter-sensory coupling in order to build up a coherent and unified representation.

The present study aimed at understanding how the estimation of egocentric distance is affected by exposure to systematic visual alteration, namely the wearing of a telestereoscope. A telestereoscope is a simple device composed of two pairs of lateral, parallel mirrors placed in front of the eyes of the subject, artificially increasing the interpupillary distance (IPD). As early as the seventeenth century, Kepler and Descartes proposed that the radial

distance to the point of fixation could be inferred from a triangulation process by using the convergence angle of the two lines of sight and the known IPD (Wade 1998). In this case, manipulation of the IPD would result in predicted modifications of egocentric distance estimation as vergence demand is modified. Artificially increasing the IPD by a given multiplicative factor of N increases the tangent of required convergence angle for all viewing distances by the same factor. Following this geometrical interpretation, Helmholtz proposed that "subjects viewed an exact reduced scale model of the world" through the telestereoscope. Increasing the IPD by a factor of *N* would scale down the apparent distances by the same factor (Helmholtz 1910; Valyus 1966).

Fisher and Ciuffreda (1990) conducted the first experiment on adaptation of egocentric distance perception under telestereoscopic viewing. Subjects assessed the distance and depth of a pyramidal target located within reaching space (33 cm) before and after a 30-min period of telestereoscopic exposure involving locomotion and visuomotor activities. A perceptual aftereffect consisting of increased apparent target distance and depth was observed, concomitant with an increase in tonic vergence state.

The wearing of opposite-base prisms is an alternative way to modify the relationship between vergence and perceived distance. Prolonged exposure to prisms is known to induce adaptation with corresponding distance estimation aftereffects when viewing is restored to normal (Wallach and Frey 1972; Wallach et al. 1972; Wallach and Smith 1972; Craske and Crawshaw 1974; von Hofsten 1979; Owens and Leibowitz 1980; Ebenholtz 1981). Two main factors have been proposed to explain these aftereffects. The first one is a calibration of the mapping between vergence signal and perceived distance (referred hereafter as the *calibration of the vergence/distance mapping*) arising from the conflict between altered vergence signal and unaltered monocular cues such as linear perspective, motion parallax or familiar size (Wallach and Frey 1972). The second one is a tonic change in the eyes muscles or eye muscle potentiation (EMP) (Ebenholtz 1974; Ebenholtz and Wolfson 1975; Paap and Ebenholtz 1977; Ebenholtz 1981; Ebenholtz and Fisher 1982). Both factors could be responsible for aftereffects, depending on exposure conditions (Welch 1986; Howard and Rogers 2002).

Vergence demands differ with regard to the optical device used. Prisms introduce a constant bias in the required convergence angles over all distances, whereas increasing the IPD by a given multiplicative factor with a telestereoscope increases the tangent of required convergence angle for all viewing distances by the same factor. In the present study, the adaptation of egocentric distance perception to telestereoscopic viewing within reaching space was investigated. Such an adaptive process may arise primarily from two components: an induction component induced by sustained fixation through the telestereoscope, and a calibration component based on distorted hand visual feedback. In order to disentangle these components, we designed two experiments differing only by the feedback given to the subject during exposure. In the pre- and post-tests of both experiments, egocentric distance was estimated by open-loop pointing (i.e. without visual feedback of the hand) to the perceived location of the targets.

In Exp. 1, perceived distance under telestereoscopic viewing exposure was assessed by open-loop pointing. Throughout this paper, the distance given by the pointing gesture is referred as *reach distance*. Care was taken to limit the available cues for distance to the altered vergence during telestereoscopic viewing exposure. In that case, the expected aftereffect in Exp. 1 should originate mainly from the EMP mechanism. In order to ensure this, we designed the experiment such that the farthest target would appear at a distance of 195 mm from the eyes, which is below the point of balance between the actions of the medial and lateral recti muscles, called the physiological point of rest (PPR) (Ebenholtz and Wolfson 1975). The empirical value of the PPR is close to 300 mm (Paap and Ebenholtz 1977). Consistent with previous studies, we expected an EMP-related increase in perceived distance over the whole range of targets after removal of the telestereoscope.

The goal of Exp. 2 was to study the adaptive processes arising from active visuomotor exposure to the telestereoscope. Held (1965) has shown that active experience is a key factor for perceptual adaptation to laterally displacing prisms. Active interaction with the environment also resulted in greater adaptation to prism-induced alteration of apparent distances (Owens and Leibowitz 1980; Ebenholtz 1981). In the exposure phase of Exp. 2, subjects underwent a discrepancy between vergence-specified distance and reach distance. Such a conflict may elicit visuomotor adaptation, whatever the specific contributions (motor, proprioceptive and visual) of the different adaptive components might be (Kornheiser 1976; Welch 1986; Redding and Wallace 1990). The present study focused on the visual component of adaptation only and investigated the potential calibration of the vergence/distance mapping as measured from the unexposed hand. Indeed, visuomotor adaptation is restricted to the exposed hand, whereas only the visual component of adaptation is available to the unexposed hand (Harris 1965). Comparable amounts of EMP are likely to be induced in both experiments, since these experiments differed only by the presence of a visual feedback. Calibration of the vergence/distance mapping requires the presence of this kind of feedback, whereas EMP does not. Any difference in the aftereffects of Exp. 1 and 2 should thus be attributed to a calibration process. After removal of the telestereoscope, any theoretical

rescaling should result in an increase in the gain of the vergence/distance mapping, and thus a distance overestimation aftereffect. Hence, the aftereffect of Exp. 2 is expected to be larger than the aftereffect of Exp. 1, as it involves both the EMP-related aftereffect and the calibration-related aftereffect.

Materials and methods

Subjects

All 24 recruited subjects gave informed consent. The experiments were conducted in accordance with the Declaration of Helsinki and under the terms of local legislation. All subjects were screened for good stereoscopic vision and none had past history of binocular disorder. All subjects had normal or corrected-to-normal vision. Prescribed correction, if any, was worn during the experiments. All subjects had to maintain single and clear vision over the whole range of targets by the end of the training phase. Twelve subjects were retained in Exp. 1 (six women and six men, mean age 38, ranging from 21 to 64) and twelve subjects were retained in Exp. 2 (six women and six men, mean age 34, ranging from 21 to 64). Five subjects participated in both experiments, with at least a 2-week delay between experiments.

Apparatus and procedure

Figure 1a presents the telestereoscope and the optical path through telestereoscopic viewing. The telestereoscope consisted of two pairs of mirrors positioned parallel to each other, angled at 45°. The telestereoscope used in our experiments displaced the line of sight of each eye laterally by 70 mm. The tangent of required convergence angle was thus increased by approximately $N = 3.2$ times for a subject with a 64-mm IPD while fixating an object within near space. It can be noted that the telestereoscope also increases the path length of the light rays, shifting the virtual image (optical eye-to-target distance) by 70 mm further away. This decreases the accommodation level. The ratio of convergence to accommodation is therefore increased. The relationship between y_v (vergence-specified distance through telestereoscope) and y_a (optical eye-to-target distance, i.e. accommodation-specified distance) is given by: $y_a/y_v = \text{IPD'}/\text{IPD} = \text{N}$.

We used as visual stimuli nine red light-emitting diodes (LED, 635 nm wavelength) located vertically above the subject's head (see Fig. 1b). As the subject observed the targets through a central half-silvered mirror tilted 45° with respect to the vertical fronto-parallel plane, the ramp of LEDs appeared horizontal. Direct vision through the mirror could be prevented by an occluding screen placed behind the mirror. The targets were aligned 350 to 510 mm from the cornea along a horizontal axis in the sagittal plane, 20 mm below the ocular plane. Head movements were restrained using a forehead and a chin rest.

In all experiments, distance estimates were assessed by open-loop pointing (i.e. without visual feedback of the hand) with the right hand. Indeed, visual egocentric distance estimated by pointing response has been found to be half as variable than verbal estimation (Foley 1977; Bingham and Pagano 1998) and more accurate. While the assessment of target distances by verbal responses involves mainly the occipito-temporal connection (i.e. the ventral pathway), a direct hand pointing response, under full spatial compatibility between the stimulus and the effector, and free of physical constraints, involves essentially the dorsal occipito-parietal connection (i.e. the dorsal pathway), as proposed by Goodale and Milner (1992). Hand pointing distance estimation is rather robust and weakly sensitive to cognitive judgments. A 2-mm infrared-emitting diode (900 nm wavelength) was attached to the fingertip, whose position was recorded at 250 Hz with an Optotrak 3020, Northern Digital Inc., a system for recording 3D movement. During the experiments, all pointing movements were performed in a totally free open space preventing any tactile feedback.

In preliminary tests, distance estimation of familiar objects under telestereoscopic viewing in a natural environment was assessed through verbal judgment. We noticed that objects with familiar size led to some ambiguity in judging egocentric distances. Some subjects perceived the objects to be near, likely relying on increased convergence. Other subjects perceived them further, likely relying on the decreased apparent size of the object. In order to reduce such an effect, we used small (3-mm diameter) LED targets. Virtual targets were used to prevent tactile feedback. The apparatus was calibrated using the Optotrak. A LED marker was mechanically displaced until two experimenters on both right and left sides of the half-silvered mirror judged it coincident with the target image seen through the mirror. We estimate the accuracy of this procedure to be smaller than 1 mm.

Experiment 1

A classical paradigm including three blocked conditions, pre-test, exposure to telestereoscopic viewing and post-test (Helmholtz 1910; Held and Freedman 1963), was carried out in an otherwise dark room. In all pre-tests, post-tests and exposure phase, the estimated distance was assessed by open-loop pointing toward the targets seen through the tilted central mirror. Cues for target distance during the exposure condition were restricted to altered oculomotor

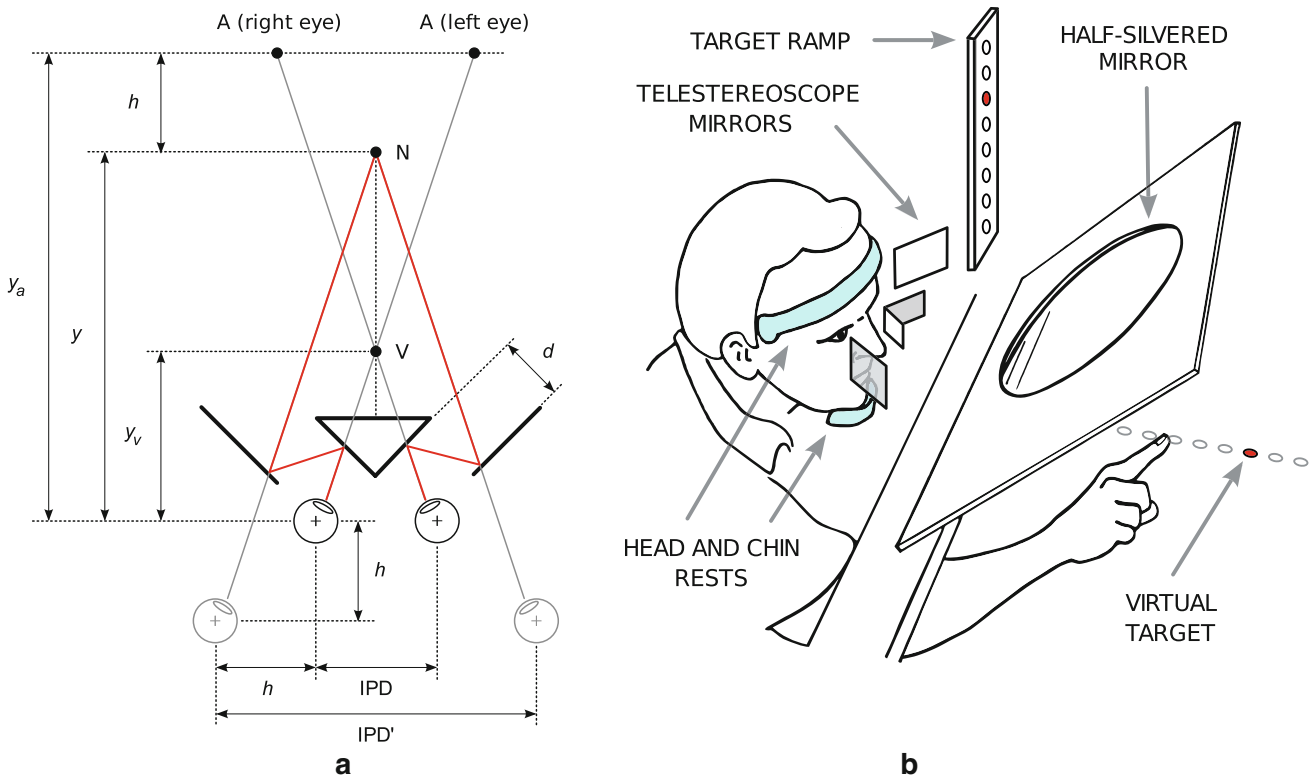


Fig. 1 **a** Telestereoscope geometry. Inner and outer vertical mirrors are parallel and slanted at 45° from the sagittal plane. They are separated by an orthogonal distance *d*. The interpupillary distance is IPD and the apparent interpupillary distance IPD'. Virtual eyes are shown in *gray* and are displaced backwards and outwards by a distance $h = d\sqrt{2}$. The fixation point is represented by the *dot labeled* N (for "natural" viewing condition), placed at distance *y* from the subject's eyes. *Gray lines* represent the direct lines of sight from the real and virtual eyes. The *red line* is the reflected light-path from the target to the eyes. Fixation at the dot labeled N requires the convergence of the *two lines* of sight onto the *dot labeled* V, at distance y_v from the subject's eyes. The optical eye-to-target distance is y_a. The *dots labeled* A (*right eye*) and A (*left eye*) represent, respectively the virtual target images seen by *right* and *left eyes*. *y*, y_v and y_a correspond, respectively to the physical distance to the target, the distance as specified by vergence and the distance as specified by accommodation. **b** Experimental setup. The subject is looking through the telestereoscope mirrors while resting his head and chin. The pronated right hand points to the estimated position of the target behind the half-silvered mirror. The virtual position of the target is shown in *red*, as well as the lit LED in the target ramp

cues (i.e. vergence and accommodation). This is an induction rather than an adaptation paradigm as no feedback was available during exposure (Ebenholtz 1981). We chose to use the same (right) hand for exposure and test conditions in Exp. 1 in order to compare pointing responses with and without the telestereoscope (i.e. to reveal the distortion of perceived distance).

Each of the nine targets was presented ten times in a random order. A single target only was lit at a time. There was a 3-s dark interval between offset of the previous target and onset of the next one, in order to reduce any existing inter-target disparity between two successive stimuli. Each condition lasted about 10 min. Subjects underwent training trials without telestereoscope and without any feedback for a few minutes just before the pre-test, in order to become familiar with the pointing task. Before the exposure condition, subjects were trained under telestereoscopic viewing until they were able to fuse the targets at all distances. No pointing response was required during this training phase. Although most of the included subjects reported diplopia and/or blurring through the telestereoscope at the beginning of the training phase, they all reported single and clear vision over the whole range of targets by the end of the training phase.

In all conditions, subjects were instructed to point as accurately as possible with their unseen right index fingertip (moving in a free open space), at the perceived location of the target. Then, they validated the pointing response by pushing a button with the hanging stationary left hand, and returned the right hand to a rest position close to the chest. In the exposure condition, subjects were instructed to wait until they totally fused onto the target, before initiating their pointing response. In the rare instances when fusion was not possible (mostly for the nearest targets), the trial was aborted and the next random trial was presented. The aborted trials were presented after

the end of the full trial sequence, intermixed with new random trials until ten repetitions of each target were collected. The post-test condition followed the exposure condition by a few minutes.

Experiment 2

The experimental setup was the same as in Exp. 1. The pre- and post-tests were carried out exactly in the same way as in Exp. 1, by open-loop pointing to the target with the right hand. In contrast to Exp. 1, the left hand was used for pointing during telestereoscopic viewing exposure, and hand visual feedback was allowed by removing the occluding screen behind the half-silvered mirror. Instead of directly seeing their left hand, subjects saw a red LED attached to the left index fingertip in an otherwise dark room in order to prevent hand or finger familiar size cue.

As in Exp. 1, subjects had to totally fuse onto the target before initiating the pointing response. They were instructed to point their left index finger as accurately as possible at the perceived location of the virtual target. Adjustment movements were allowed until the fingertip LED coincided with the virtual target. Then, the subject validated his or her response by pushing a button with the hanging and stationary right hand. Failure in binocular fusion resulted in trial abortion.

The left hand was used for pointing in the exposure condition of Exp. 2, whereas the right unexposed hand was used in the pre- and post-test conditions in order to isolate the visual component of aftereffect adaptation. In any type of visuomotor adaptation, the total aftereffect is a combination of visual, proprioceptive and hand motor components (Welch 1986). The two latter ones are restricted to the exposed limb. Indeed, previous studies on short-term visuomotor pointing adaptation to prism lateral displacement showed that these components are not transferred from the exposed limb to any other limb (Harris 1963, 1965; Hamilton 1964; Prablanc et al. 1975; Elliott and Roy 1981; Martin et al. 1996; Kitazawa et al. 1997). Conversely, when a visual component has developed, it is available for all effectors and an interlimb transfer is observed (Kornheiser 1976; Wallace and Redding 1979). Thus, using the unexposed right hand for distance assessment underscored the visual component of adaptation only, uncontaminated by the short-term visuomotor adaptation of the exposed left hand. Consequently, care was taken to avoid any contact between right and left hands throughout the experiment, which could have introduced some interlimb proprioceptive and/or motor transfer. It was necessary to run Exp. 2 after Exp. 1 for the five subjects enrolled in both experiments, in order to prevent any knowledge of result that would have been obtained during the Exp. 2 exposure.

Data analysis

The fingertip position in 3D was measured as the average over the 40 ms following the onset of the push button. For the data analysis, the measured variable was the pointing distance along a horizontal axis in the sagittal plane located 20 mm below the ocular plane. The origin of this axis lays at the coronal plane passing at the subject's cornea, making it appropriate for the assessment of egocentric distance estimation.

Inside a condition, the measured pointing distance depended on the target distance. To check for possible temporal drifts in the pointing behavior over the course of the open-loop conditions, we used a linear model that is described in the Appendix. Linear models are classically used to describe the functional relationship between target distance and distance estimation assessed by manual setting (Ebenholtz 1981; Mon-Williams and Tresilian 1999). The relationship between target distance and pointing distance is referred hereafter as the *target-to-pointing mapping*.

For each subject, an ANCOVA was performed to assess the aftereffect, using the pointing distance as dependent variable, the condition as a 2-level factor (pre- vs. post-test in both Exp. 1 and Exp. 2, and pre-test vs. exposure in Exp. 1), and the target distance as a continuous factor. The aftereffect is defined as the signed difference between post- and pre-test mean pointing distances (see Appendix). Repeated-measures ANCOVAs were performed on each group of subjects for Exp. 1 and Exp. 2. *T*-tests were performed to compare aftereffects in Exp. 1 and Exp. 2. To better understand the changes between the pre-test and the exposure conditions in Exp. 1, a MANOVA was performed using the mean pointing distance and the regression slope as dependent variables and pre-test vs. exposure condition as a 2-level factor.

Results

Preliminary analysis

For each experiment, we checked for the presence of outliers in the group of subjects, based on the global aftereffect. For each subject and for each experiment, the z-score was computed. Subjects whose z-score laid outside the ± 2.0 interval were considered outliers and removed from the analysis. This happened only in Exp. 1 for one subject.

Check for possible temporal drifts in the pointing behavior over the course of the open-loop conditions was performed before averaging the data (see Appendix). Some subjects exhibited an increase in the mean pointing

distance and/or the slope of the target-to-pointing mapping over the course of a condition block, while others exhibited a decrease. We ran two-sided *t*-tests on the set of values of time-coefficients for each experiment and for each condition, which showed that the group means were not significantly different from zero. The *t*-tests for the mean pointing distance time-coefficient had a minimum $P > 0.14$ and the *t*-tests for the slope time-coefficient had a minimum $P > 0.27$. We concluded that no systematic temporal trend was found in the group. For the remaining analysis in this paper, we will consider the subjects' responses to be stationary inside each condition block.

Individual analyses

In Fig. 2, pointing distance is plotted as a function of target distance for two different subjects, one in Exp. 1 (left panel) and the other in Exp. 2 (right panel). ANCOVAs between pre- and post-tests showed that the condition factor was significant for all subjects ($P < 0.05$), except for two subjects in Exp. 1 who presented aftereffects close to zero. The linear dependency on the target distance was, as one would expect, reliable for all subjects ($P < 0.001$) in both experiments. In Exp. 1, the fitted slope ranged from 0.45 to 1.15, with mean value 0.81 (SD = 0.20) in the pre-test condition, and from 0.30 to 1.19, with mean value 0.77 (SD = 0.27) in the post-test condition. Values for Exp. 2 were similar, with the slope varying from 0.56 to 1.10, mean value 0.85 (SD = 0.18) in the pre-test, and from 0.55 to 1.19, mean value 0.82 (SD = 0.20) in the post-test.

In Exp. 1, the interaction between condition and target distance was significant for three subjects, while in Exp. 2 it was significant for four subjects (maximum $P < 0.05$). The individual aftereffect values for Exp. 1 and Exp. 2 are presented in Fig. 3. Each subject is represented by a point and the horizontal lines indicate the mean value for each experiment. The colored horizontal strips represent the standard errors on the estimation of the mean. In Exp. 1, the mean value of the aftereffect was 28 mm (SD = 34 mm). The values ranged from −18 mm to 104 mm. In Exp. 2, the aftereffect averaged to 65 mm (SD = 36 mm), with minimum and maximum values equal to 11 mm and 130 mm, respectively. The aftereffect values computed for each subject will be used below in the *t*-tests.

Group analysis

The global behavior of the group of subjects in both experiments is shown in Fig. 4. This figure is similar to Fig. 2, but the points represent now the mean results for the group. Repeated-measures ANCOVA between pre- and post-test conditions showed significant results for the target distance factor ($F[1,10] = 129$, $P < 0.001$, in Exp. 1, and $F[1,11] = 247$, $P < 0.001$, in Exp. 2). The condition factor was significant in both experiments ($F[1,10] = 7.21$, $P < 0.03$, in Exp. 1, and $F[1,11] = 40.4$, $P < 0.001$, in

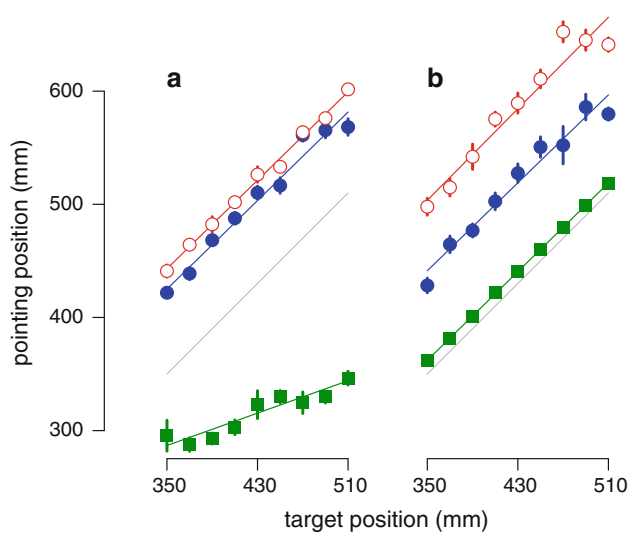


Fig. 2 Individual examples of distance estimation for Exp. 1 (panel **a**) and Exp. 2 (panel **b**) for two different subjects. In both *panels*, each *point* represents the average value of the pointing distance (*vertical axis*) for each target (*horizontal axis*), in each condition (*blue-filled circles*: pre-test, *green-filled squares*: exposure, *red open circles*: post-test). Standard errors are indicated by *vertical bars*. *Regression lines* for each condition are shown in the respective colors. The *gray line* indicates the ideal response under normal viewing

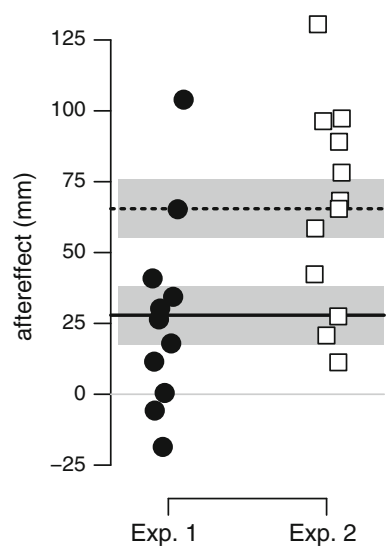


Fig. 3 Aftereffects in Exp. 1 and 2. The *vertical axis* represents the aftereffect, computed as the difference in the mean pointing distance from the pre- to post-test conditions. Each subject in each experiment is represented by a point (*filled circles* for Exp. 1 and *open squares* for Exp. 2). *Horizontal lines* show the mean value of the aftereffect in each experiment (*solid line* for Exp. 1 and *dotted line* for Exp. 2). *Gray horizontal strips* represent the ±1 SE interval of the estimation of the means

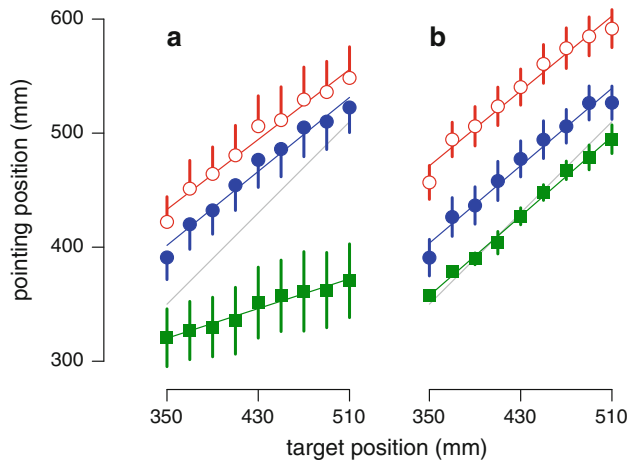


Fig. 4 Distance estimation mean across subjects, in Exp. 1 (panel **a**) and Exp. 2 (panel **b**). Conventions are the same as in Fig. 2 (*blue-filled circles*: pre-test, *green-filled squares*: exposure, *red open circles*: post-test). Standard errors are indicated by *vertical bars*. In the *left panel*, the error bars are plotted on one side only, for sake of clarity. *Regression lines* for each condition are shown with the corresponding *color*. The *gray line* indicates the ideal response under normal viewing

Exp. 2). The interaction between condition and target distance was not significant ($F[1,10] = 0.72$, $P > 0.41$, in Exp. 1, and $F[1,11] = 1.19$, $P > 0.3$, in Exp. 2). As it was shown in the previous section, the assumption of parallelism in the target-to-pointing regression lines between pre- and post-test failed for seven subjects out of 23. However, the lack of interaction between the condition and target distance factors as revealed by the group ANOVAs indicated that it is reasonable to assume such a parallelism at the group level.

One-sided paired *t*-tests were run on the aftereffect sizes for each experiment. The mean value of aftereffect in Exp. 1 was 28 mm (SE = 10 mm) and significantly greater than zero ($t[10] = 2.69$, $P < 0.02$). This was also the case for the mean value 65 mm (SE = 10 mm) in Exp. 2 ($t[11] = 6.38$, $P < 0.001$). The difference in the aftereffect size across both experiments was assessed through an unpaired one-sided *t*-test. Exp. 2 has a significantly higher aftereffect than Exp. 1 ($t[21] = 2.57$, $P < 0.01$).

Exposure condition in Exp. 1

To better understand the changes between the pre-test and the exposure conditions in Exp. 1, we conducted a multivariate analysis (MANOVA) on the mean pointing distance and slope. The data for the 11 subjects in Exp. 1 are shown in Fig. 5b. The theoretical curves for the natural viewing condition (N), as well as the vergence-specified (V) and accommodation-specified distance (A) are illustrated in Fig. 5a. The linear-regression coefficients of these theoretical curves are represented in Fig. 5b. They were computed assuming a mean IPD of 64 mm and a frontal separation between mirrors of 70 mm (see Materials and methods). The MANOVA revealed a significant difference across conditions ($F[2,19] = 10.7$, $P < 0.001$), indicating a difference in both mean pointing distance and slope between Exp. 1 and Exp. 2.

In the exposure condition of Exp. 1, the mean slope across subjects was 0.32, with standard error equal to 0.07. One-sided *t*-tests indicated that this value was significantly greater than zero ($t[10] = 4.57$, $P < 0.001$) and lower that 1 ($t[10] = 9.75$, $P < 0.001$). We compared this mean slope with the slope predicted by using the vergence information, which is 0.31, through a two-sided *t*-test and no significant difference was found ($t[10] = 0.13$, $P > 0.89$). The use of the vergence information also predicts that the mean pointing distance should be 157 mm. The mean pointing distance for the group during the exposure condition of Exp. 1 was 314 mm, with a 31-mm standard error. This value was significantly greater than the predicted value ($t[10] = 5.05$, $P < 0.001$). For all subjects, the mean pointing distance was greater than 157 mm, with a 236-mm minimal value.

Discussion

Temporal evolution of target-to-pointing mapping

As in all adaptation or induction processes, there is both a rising acquisition function during the exposure phase and a corresponding post-exposure decline. This decline may be the result of a return to normal visual or visuomotor experience (i.e. de-adaptation), or the result of some spontaneous decay (Welch 1986). The spontaneous decay is much longer than the de-adaptation decay (Hamilton and Bossom 1964). The EMP-related aftereffect decay was expected to occur in both Exp. 1 and Exp. 2 post-tests, whereas the lack of visuomotor feedback in Exp. 2 post-test did not allow de-adaptation of the calibration of the vergence/distance mapping. In both experiments, these time constants should exist and be large enough in comparison with the duration of the condition blocks, otherwise we should have measured no aftereffect. However, the temporal analysis did not show a significant variation over time for the group of subjects, but a large inter-subject variability was found both in the amount and in the direction of the drift. Brown et al. (2003) and Wann and Ibrahim (1992) have already shown substantial amounts of proprioceptive drifts for reach movements. The expected adaptation- or induction-related temporal evolution may have been masked by the noise in open-loop hand pointing. Significant and significantly different aftereffects were obtained

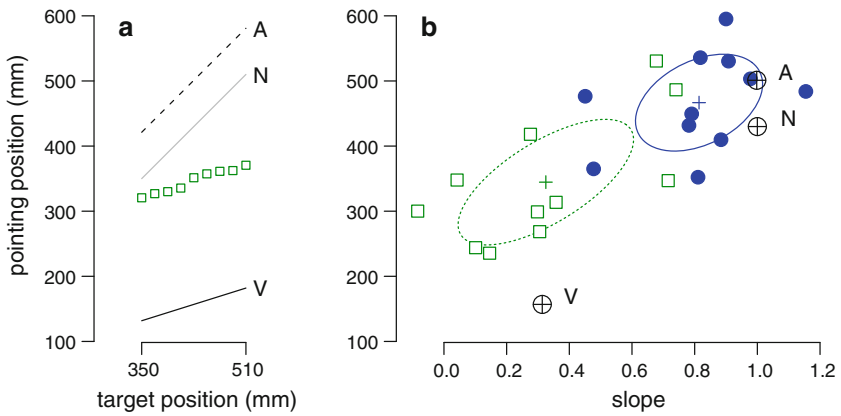


Fig. 5 **a** Theoretical responses using the different signals used for distance estimation under telestereoscopic viewing. The pointing distance (*vertical axis*) is plotted against the target distance (*horizontal axis*). The *solid line* represents the distance as specified by vergence (*V*) and the *dashed line* shows the distance as specified by accommodation (*A*) for a telestereoscope with a 70-mm frontal separation between mirrors. The *gray line* represents the physical distance to the target under natural viewing (*N*). The mean group response for each target is shown with *green open squares*. **b** Change in the linear-regression coefficients between pre-test and exposure conditions in Exp. 1. The *slope* is represented in the *horizontal axis* and the mean pointing distance in the *vertical axis*. Each point corresponds to the values fitted for one subject in one of the two conditions, *blue-filled circles* for the pre-test phase and *green open squares* for the exposure phase. The 1-SD ellipses are shown (*solid blue line* for the pre-test and *green dotted line* for the exposure condition), as well as the mean value for each phase (*crosses*). *Circles* with *crosses* represent the theoretical values for the coefficients in each case (*V*, *A* and *N*, as above)

in Exp. 1 and 2 despite all drifts and noise in open-loop pointing.

Exp. 1: the induction paradigm

The first aim of the present study was to investigate egocentric distance estimation under telestereoscopic viewing in a reduced visual cue environment without any feedback, and distance estimate alteration following sustained increased convergence.

The distance estimate aftereffect following the induction paradigm may be accounted for by changes in oculomotor adjustments, namely the increase in tonic vergence and/or increase in accommodative vergence gain. Vergence-specified distances ranged from 134 mm to 195 mm during exposure, which is below the value of 300 mm found for the PPR (Ebenholtz and Wolfson 1975). Sustained fixation to a target closer than this distance should elicit EMP inducing an increased tonic vergence (Ebenholtz 1974; Ebenholtz and Wolfson 1975; Paap and Ebenholtz 1977). Such a change in tonic vergence results in increased estimated distance. Binocular distance estimation is believed to rely on the departure from rest convergence rather than on absolute convergence (von Hofsten 1976). Any manipulation that changes rest convergence alters the effort required to fuse for all distances (Foley 1991). A shift of the rest convergence toward a shorter distance (i.e. an increase in tonic vergence) results in a reduced convergence effort, which leads to distance overestimation (Owens and Leibowitz 1980; Ebenholtz 1981; Ebenholtz and Fisher 1982; Shebilske et al. 1983; Fisher and Ciuffreda 1990). The second candidate for oculomotor adaptation is a change in accommodative vergence gain. The natural cross-coupling between accommodation and convergence is altered during telestereoscopic viewing and such a conflict has been found to be solved through an increased accommodative vergence gain (Miles et al. 1987; Bobier and McRae 1996). However, the use of a small light target in the present experiment reduced the accommodative stimulus, thus decreasing the accommodative drive to convergence as well as the accommodation and vergence mismatch. Some residual visual cues (such as accommodation, LED-size and LED-luminance) were present during the telestereoscopic exposure phase in Exp. 1. A calibration of the vergence/distance mapping may have been induced by a discrepancy between vergence-specified distance and residual cues signals for distance, leading to an increased slope of the target-to-pointing mapping. However, these weak residual visual cues are unlikely to have provided an efficient signal for distance.

According to Helmholtz's scaling theory, perception through a telestereoscope is such that "it will seem as if the observers were looking not at the natural landscape itself, but at a very exquisite and exact model of it", reduced in scale in the ratio IPD' to IPD (Helmholtz 1910). We did not obtain such a reduction of visual space during exposure phase in Exp. 1. The difference between observed and predicted estimated distances under telestereoscopic viewing may be explained by both the above considerations on oculomotor adjustments and a down-weighting of

the contribution of vergence information. In the exposure condition, the estimated distances were greater than the vergence-specified distances, for all subjects. The training phase of binocular fusion took several minutes. It is likely that some EMP had already risen up during that period. Indeed, tonic vergence adaptation to prisms is known to start changing within the first minute of exposure (Schor 1979a; Hung 1992). Furthermore, a temporal analysis at the group level did not show any consistent effect of time on pointing response during the 10-min exposure condition. As described above, EMP might partially explain why the actual estimated distances were greater than those specified by vergence.

Pointing responses during exposure were actually located between vergence- and accommodation-specified distances. This raises the possibility that different cues were combined with vergence for target distance estimate. Tresilian and Mon-Williams (1999) found that the presence of additional distance cues lowered the effects of the prism on perceived distance. In Judge and Bradford's experiment (1988), no confirmation of Helmholtz's scaling theory was found. These authors suggested that other cues may compete with binocular cues to modify the telestereoscope scaling factor. The influencing cues proposed in these two studies were monocular or binocular and were provided by the background scene or the changing size of the target. In the present study, even though most of the natural distance cues were eliminated, accommodation, LED-size and LED-luminance cues may have down-weighted vergence cue. The reliability of vergence information is indeed known to decrease with the amount of the discrepancy between vergence and other cues (Landy et al. 1995; Tresilian et al. 1999). Mon-Williams and Tresilian (2000) suggested that accommodation provides distance information through the accommodative vergence signal rather than through accommodation per se. Sustained exposure to an accommodative demand beyond the fixation distance may lead to increased tonic vergence (Schor 1979b) and thus greater estimated distances than as specified by vergence. However, the LED targets represented a poor stimulus to accommodation.

Interestingly, the mean slope (across subjects) of the target-to-pointing mapping under telestereoscopic viewing was not significantly different from the one predicted by using the vergence information according to Helmholtz's scaling theory. Further scrutiny of the individual data revealed a very large variability of the individual slopes.

Effect of visuomotor exposure in Exp. 2

The second and main goal of the present study was to examine the effect of visuomotor exposure on the plasticity of the vergence/distance mapping. A much larger (2.3 times) aftereffect in distance estimation was found in Exp. 2 as compared to Exp. 1. In the same vein, Ebenholtz (1981) found a three-time greater aftereffect following a prism adaptation paradigm than following an induction exposure paradigm. Feedback was provided by both motor and visual monocular cues in Ebenholtz' adaptation paradigm.

The use of the hand contralateral to the exposed hand for distance estimation during pre- and post-test, without inter-hand contact in Exp. 2, prevented any potential hand proprioceptive or motor transfer. Thus, the hand pointing aftereffect of Exp. 2 can be considered as a reliable estimate of the visual distance aftereffect, uncontaminated by the short-term visuomotor adaptation of the exposed hand.

This visual aftereffect, in Exp. 2, involves two potential components: oculomotor adaptation and calibration of vergence/distance mapping. The former is assumed to be the same as in Exp 1. Indeed, target sequence, visual and oculomotor tasks were exactly the same in both experiments. The two experiments differed only by the visual feedback from the fingertip available during hand pointing in Exp. 2 but not in Exp. 1. Ebenholtz (1981) proposed that the amount of fusional stimuli present in the scene influences the aftereffect, EMP aftereffect increasing with greater stimulated retinal areas, as more disparity detectors are triggered. The vision of the LED on the left fingertip in Exp. 2 cannot be considered as an additional fusable stimulus as subjects were instructed to keep fixation onto the target during pointing. Moreover, it is unlikely that this additional LED point light provided a significantly different stimulus for accommodation. As Owens and Leibowitz (1980) and Owens (1986) found that interaction with a natural environment enhances the aftereffect due to EMP, care was taken in the current study to perform the pointing task in an otherwise dark room, the only visual stimuli being the fixated LED targets and the fingertip LED.

Since the contribution of oculomotor adaptation to the aftereffect is likely the same in both experiments, the increase in the aftereffect size from Exp. 1 to Exp. 2 may be explained by a calibration process. Calibration originates in the discrepancy between altered and veridical cues, the latter being either visual or coming from interaction with the environment (Wallach and Frey 1972; Wallach et al. 1972; Wallach and Smith 1972). Similarly, Mon-Williams and Bingham (2007) have documented that reach distance is altered in response to distorted feedback (visual or haptic). Here, calibration of the vergence/distance mapping may arise from the discrepancy between altered vergence-specified distance and actual reach distance. As in Exp. 1, the residual visual cues present during the Exp. 2 exposure are unlikely to have provided an efficient signal for calibration of the vergence/distance mapping. During the Exp. 2 exposure, the target was seen closer than its

physical position. In the first trials in Exp. 2, subjects strongly undershot the target and had to make a secondary correcting movement to bring the fingertip LED in spatial coincidence with the target. As the target was a virtual image seen through the central half-silvered mirror, there was neither finger-to-target masking nor any tactile feedback. Finger size cues were also precluded as subjects only saw a point light on their fingertip.

As telestereoscopic viewing increases disparity, it modifies the perceived egocentric and target-to-fingertip relative distances, as well as the perception of motion in depth of the fingertip LED. There are different sources of error during the exposure condition: (1) an inconsistency between vision and proprioception of the fingertip, irrespective of the presence of a target (Craske and Crawshaw 1974), (2) an inconsistency between the expected fingertip LED visual feedback (derived from the efferent copy) and its actual visual feedback, irrespective of the presence of a target (Held and Hein 1958), (3) a terminal reaching error (Kitazawa et al. 1995; Magescas and Prablanc 2006) given by the increased disparity of the fingertip LED and (4) a discrepancy between the kinesthetic sensed hand motion and the resulting change in disparity of the fingertip LED. Increased disparity of the fingertip LED may have played a role during the end part of the movement only when the fingertip LED came into the narrow field of view through the telestereoscope (around 20°). Moreover, calibration of the vergence/distance mapping likely resulted from spatial inconsistency (items 1, 2 and 4 above) rather than from performance error (item 3) (Redding and Wallace 1997).

One potential issue is the extent to which the subjects were actually fusing the targets. Indeed, if the targets fell within Panum's area, subjects might have perceived the targets as single but without their eyes in alignment. If they were unable to accurately verge upon the targets this might have influenced the pattern of results. The tolerance range is Panum's fusion area, which is 15–30 arcmin (Ogle 1932; Schor et al. 1984). We calculated for the target range during exposure the maximum error in egocentric distance, which corresponds to a vergence error of 15–30 arcmin. This distance error increased with target distance, which means that there was a larger tolerance to fusion error for the greater distances. However, the maximum error was only 1.2–2.5 mm for the nearest target and 2.6–5 mm for the farthest target. Such errors can be considered as negligible.

A bias rather than a gain change for the calibration of the vergence/distance mapping in Exp. 2

The present telestereoscope paradigm involved exposure to an increased IPD. Calibration of the vergence/distance mapping induced by conflicting vergence-specified distance and actual reach distance was expected to lead to an increased slope (i.e. an increased gain) of the target-to-pointing mapping in Exp. 2. As a matter of fact, the post-test slope was not significantly different from that of the pre-test and a nearly constant bias was observed.

A possible interpretation is that change in gain of the vergence/distance mapping is not an inherent consequence of exposure to increased IPD. The nature of the aftereffect may depend on the exposure conditions. The lack of a distance-dependent effect may have been due to limitations on the exposure environment. First, we avoided rich uncontrolled environments in order to isolate the specific role of vergence in adaptation within reaching space. The poor visual environment limited the number of sources of error. Second, the assessment of distance perception was limited to reaching space in order to get an accurate measure of absolute distance with the most accurate method (i.e. by hand pointing). In addition, reaching space represents the locus of maximum interaction between perception and the oculomotor system. However, this restricted exposure range limited the strength of the distance-dependent error signals. Finally, the exposure duration was limited.

We found that a bias represented the adaptive response to such an optical distortion of vision under our experimental conditions. The obtained bias may be an economic way for the CNS to solve the conflict in the short term. Although a bias in the post-test might reflect a reduction of the conflict, the amount of adaptation was limited. Such a limited perceptual adaptation is comparable to that observed with short duration exposures to laterally displacing prisms (Welch 1986).

A similar phenomenon was also observed by many authors (Fisher and Ciuffreda 1990; Bobier and McRae 1996) in the adaptation of the cross-couplings between vergence and accommodation. Exposure to an increased IPD calls for a change in cross-couplings gain (Miles et al. 1987). However, Fisher and Ciuffreda (1990) and Bobier and McRae (1996) obtained a bias in tonic vergence rather than a change in the accommodative vergence gain when the range of fixation distances was restricted. It indicates that both the nature and amount of the observed oculomotor adjustments depend on exposure conditions. Restriction of fixation distances during exposure seems to favor tonic adaptation (Miles et al. 1987; Bobier and McRae 1996). At the opposite, exposure to a constantly changing stimulus has been reported to reduce or prevent tonus adaptation (Paap and Ebenholtz 1977).

Conclusion

In the present study, exposure to telestereoscopic viewing was shown to produce a distance estimation aftereffect consisting of two components: a response to a sustained

convergence demand onto the oculomotor system, and a response to an inter-sensory conflict or to a conflict between expected and actual visual feedback. These two components were disentangled using different exposure paradigms. The calibration of the vergence/distance mapping resulting from distorted visual feedback consisted in a constant bias rather than the expected change in gain. Further studies are needed to determine whether the observed failure in a complete calibration is caused by limited distance exploration, too short exposure duration, or the nature and the intensity of the oculomotor/visuomotor conflict.

Acknowledgments The authors thank Véronique Chastres for help with the statistical analysis. They also thank Mark Mon-Williams and an anonymous reviewer for their helpful suggestions. The experiments were performed in the "Plateforme Mouvement et Handicap" HCL-IFNL (Lyon, France). This research was partly supported by grant No 07CO802 from Délégation Générale pour l'Armement.

Appendix

The distance estimated by pointing was assumed to be linearly correlated with both target distance and time. The coefficients were computed for the five open-loop conditions (pre- and post-tests in Exp. 1 and 2, and exposure in Exp. 1), according to the following model:

$$y = a(t) + b(t) \times (x - x_0)$$

where t is the time elapsed since the beginning of the pre-test, post-test or exposure conditions, x is the target distance, y is the pointing distance and x_0 is the mean value of the target distances (430 mm). Since the target distance mean value is subtracted from x, the term $a(t)$ corresponds to the mean pointing distance at a given instant t. The coefficient $b(t)$ is the instantaneous slope of the target-to-pointing mapping. A simple linear model is assumed for describing the temporal evolution of a and b:

$$a(t) = a_0 + a_1(t - t_0)$$

$$b(t) = b_0 + b_1(t - t_0)$$

where t_0 is the reference instant at the middle of each condition. The coefficients a_0 and b_0 correspond to the global mean values for the pointing distance and slope during the same condition. The time-variation coefficients a_1 and b_1 are related to the temporal evolution of the linear coefficients of target-to-pointing mapping.

References

Bingham GP, Pagano CC (1998) The necessity of a perception-action approach to definite distance perception: monocular distance perception to guide reaching. J Exp Psychol Hum Percept Perform 24:145–168

Blohm G, Khan AZ, Ren L, Schreiber KM, Crawford JD (2008) Depth estimation from retinal disparity requires eye and head orientation signals. J Vis 8:1–23

Bobier WR, McRae M (1996) Gain changes in the accommodative convergence cross-link. Ophthalmic Physiol Opt 16:318–325

Brown LE, Rosenbaum DA, Sainburg RL (2003) Limb position drift: implications for control of posture and movement. J Neurophysiol 90:3105–3118

Craske B, Crawshaw M (1974) Adaptive changes of opposite sign in the oculomotor systems of the two eyes. Q J Exp Psychol 26:106–113

Cutting JE (1997) High-Performance computing and Human vision I. Behav Res Methods Instrum Comput 29:27–36

Cutting JE, Vishton PM (1995) Perceiving layout and knowing distances: the integration, relative potency and contextual use of different information about depth. In: Epstein W, Rogers S (eds) Handbook of perception and cognition, vol 5. Perception of space and motion. Academic Press, San Diego, CA, pp 69–117

Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST (1999) Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. Nat Neurosci 2:563–567

Ebenholtz SM (1974) The possible role of eye-muscle potentiation in several forms of prism adaptation. Perception 3:477–485

Ebenholtz SM (1981) Hysteresis effects in the vergence control system: perceptual implications. In: Fisher DF, Monty RA, Senders JW (eds) Eye movements: visual perception and cognition. Erlbaum, Hillsdale, NJ, pp 83–94

Ebenholtz SM, Fisher SK (1982) Distance adaptation depends upon plasticity in the oculomotor control system. Percept Psychophys 31:551–560

Ebenholtz SM, Wolfson DM (1975) Perceptual aftereffects of sustained convergence. Percept Psychophys 17:485–491

Elliott D, Roy EA (1981) Interlimb transfer after adaptation to visual displacement: patterns predicted from the functional closeness of limb neural control centres. Perception 10:383–389

Fisher SK, Ciuffreda KJ (1990) Adaptation to optically-increased interocular separation under naturalistic viewing conditions. Perception 19:171–180

Foley JM (1977) Effect of distance information and range on two indices of visually perceived distance. Perception 6:449–460

Foley JM (1991) Binocular space perception. In: Regan D (ed) Vision and visual dysfunction vol 9. Binocular vision. Macmillan, London, pp 75–92

Genovesio A, Ferraina S (2004) Integration of retinal disparity and fixation-distance related signals toward an egocentric coding of distance in the posterior parietal cortex of primates. J Neurophysiol 91:2670–2684

Gogel WC, Tietz JD (1979) A comparison of oculomotor and motion parallax cues of egocentric distance. Vision Res 19:1161–1170

Goodale MA, Milner AD (1992) Separate visual pathways for perception and action. Trends Neurosci 15:20–25

Goodale MA, Pelisson D, Prablanc C (1986) Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. Nature 320:748–750

Hamilton CR (1964) Intermanual transfer of adaptation to prisms. Am J Psychol 77:457–462

Hamilton CR, Bossom J (1964) Decay of prism aftereffects. J Exp Psychol 67:148–150

Harris CS (1963) Adaptation to displaced vision: visual, motor, or proprioceptive change? Science 140:812–813

Harris CS (1965) Perceptual adaptation to inverted, reversed, and displaced vision. Psychol Rev 72:419–444

Held R (1965) Plasticity in sensory-motor systems. Sci Am 213:84–94

Held R, Freedman SJ (1963) Plasticity in human sensorimotor control. Science 142:455–462
Held R, Hein A (1958) Adaptation to disarranged hand-eye coordination contingent upon re-afferent stimulation. Percept Mot Skills 8:87–90
Howard IP, Rogers BJ (2002) Seeing in depth, vol 2. Depth perception I. Porteous, Toronto
Hung GK (1992) Adaptation model of accommodation and vergence. Ophthalmic Physiol Opt 12:319–326
Judge SJ, Bradford CM (1988) Adaptation to telestereoscopic viewing measured by one-handed ball-catching performance. Perception 17:783–802
Kitazawa S, Kohno T, Uka T (1995) Effects of delayed visual information on the rate and amount of prism adaptation in the human. J Neurosci 15:7644–7652
Kitazawa S, Kimura T, Uka T (1997) Prism adaptation of reaching movements: specificity for the velocity of reaching. J Neurosci 17:1481–1492
Kornheiser AS (1976) Adaptation to laterally displaced vision: a review. Psychol Bull 83:783–816
Landy LS, Maloney LT, Johnston EB, Young M (1995) Measurement and modeling of depth cue combination: in defense of weak fusion. Vision Res 35:389–412
Magescas F, Prablanc C (2006) Automatic drive of limb motor plasticity. J Cogn Neurosci 18:75–83
Martin TA, Keating JG, Goodkin HP, Bastian AJ, Thach WT (1996) Throwing while looking through prisms. II. Specificity and storage of multiple gaze-throw calibrations. Brain 119:1199–1211
Miles FA, Judge SJ, Optican LM (1987) Optically induced changes in the couplings between vergence and accommodation. J Neurosci 7:2576–2589
Mon-Williams M, Bingham GP (2007) Calibrating reach distance to visual targets. J Exp Psychol Hum Percept Perform 33:645–656
Mon-Williams M, Tresilian JR (1999) Some recent studies on the extraretinal contribution to distance perception. Perception 28:167–181
Mon-Williams M, Tresilian JR (2000) Ordinal depth information from accommodation? Ergonomics 43:391–404
Morton SM, Bastian AJ (2004) Prism adaptation during walking generalizes to reaching and requires the cerebellum. J Neurophysiol 92:2497–2509
Ogle KN (1932) An analytical treatment of the longitudinal horopter, its measurement and application to related phenomena, especially to the relative size and shape of the ocular images. J Opt Soc Am 22:665–728
Owens DA (1986) Oculomotor tonus and visual adaptation. Acta Psychol 63:213–231
Owens DA, Leibowitz HW (1980) Accommodation, convergence, and distance perception in low illumination. Am J Optom Physiol Opt 57:540–550
Paap KR, Ebenholtz SM (1977) Concomitant direction and distance aftereffects of sustained convergence: a muscle potentiation explanation for eye-specific adaptation. Percept Psychophys 21:307–314
Prablanc C, Martin O (1992) Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. J Neurophysiol 67:455–469
Prablanc C, Tzavaras A, Jeannerod M (1975) Adaptation of the two arms to opposite prism displacements. Q J Exp Psychol 27:01–05
Prablanc C, Desmurget M, Grea H (2003) Neural control of on-line guidance of hand reaching movements. Prog Brain Res 142:155–170
Redding GM, Wallace B (1990) Effects on prism adaptation of duration and timing of visual feedback during pointing. J Mot Behav 22:209–224
Redding GM, Wallace B (1997) Adaptive spatial alignment. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, NJ
Schor CM (1979a) The influence of rapid prism adaptation upon fixation disparity. Vision Res 19:757–765
Schor CM (1979b) The relationship between fusional vergence eye movements and fixation disparity. Vision Res 19:1359–1367
Schor CM, Wood IC, Ogawa J (1984) Spatial tuning of static and dynamic local stereopsis. Vision Res 24:573–578
Shebilske WL, Karmiohl CM, Proffitt DR (1983) Induced esophoric shifts in eye convergence and illusory distance in reduced and structured viewing conditions. J Exp Psychol Hum Percept Perform 9:270–277
Tresilian JR, Mon-Williams M (1999) A curious illusion suggests complex cue interactions in distance perception. J Exp Psychol Hum Percept Perform 25:677–687
Tresilian JR, Mon-Williams M, Kelly BM (1999) Increasing confidence in vergence as a cue to distance. Proc Biol Sci 266:39–44
Valyus NA (1966) Stereoscopy. Focal Press, London
von Helmholtz H (1910) Handbuch der Physiologischen Optik. 3rd edition. Voss, Leipzig. English translation by JPC Southall (1925) Treatise on Physiological Optics: vol. 3. The perceptions of vision. Rochester NY: Optical Society of America. Electronic edition (2001): University of Pennsylvania
von Hofsten C (1976) The role of convergence in visual space perception. Vision Res 16:193–198
von Hofsten C (1979) Recalibration of the convergence system. Perception 8:37–42
Wade NJ (1998) A natural history of vision. MIT Press, Cambridge, MA
Wallace B, Redding GM (1979) Additivity in prism adaptation as manifested in intermanual and interocular transfer. Percept Psychophys 25:133–136
Wallach H, Frey K (1972) Adaptation in distance perception based on oculomotor cues. Percept Psychophys 11:77–83
Wallach H, Smith A (1972) Visual and proprioceptive adaptation to altered oculomotor adjustments. Percept Psychophys 11:413–416
Wallach H, Frey K, Bode K (1972) The nature of adaptation in distance perception based on oculomotor cues. Percept Psychophys 11:110–116
Wann JP, Ibrahim SF (1992) Does limb proprioception drift? Exp Brain Res 91:162–166
Welch R (1986) Adaptation of space perception. In: Boff KR, Kaufman L, Thomas JP (eds) Handbook of perception and human performance, vol 1. Sensory process and perception. Wiley, New York

TROISIÈME PARTIE : DISCUSSION GÉNÉRALE

1 SYNTHÈSE DES RÉSULTATS

L'objectif de ce travail de thèse était d'étudier les mécanismes d'adaptation à une altération des distances apparentes par modification de la vergence. Jusqu'à présent, les études sur l'adaptation ont abondamment exploré l'altération de la direction visuelle par prismes latéraux mais les capacités adaptatives sur la dimension en profondeur restent méconnues. Nos études étaient principalement centrées sur l'adaptation aux prismes bases opposées, afin de respecter une continuité méthodologique et théorique avec l'étude de l'adaptation aux prismes latéraux.

L'approche psychophysique a associé des mesures perceptives et des mesures oculomotrices. L'estimation des distances a été étudiée par pointage au sein de l'espace de préhension. L'exploration de cet espace avait trois avantages majeurs : espace de pleine efficacité de la vergence, continuité méthodologique avec les études sur l'adaptation aux prismes latéraux et utilisation de la méthode de pointage présentant des critères de précision et de relative insensibilité aux indices cognitifs. L'individualisation des composantes de l'adaptation a été effectuée par une batterie de tests sur la coordination visuomotrice (article 1). La méthodologie repose sur les principes d'additivité des effets adaptatifs, de transfert axio-proximal de l'adaptation et d'absence de transfert inter-manuel des effets proprioceptif et moteur. Les composantes visuomotrice et visuelle ont été mesurées par pointage avec la main exposée et non exposée respectivement. La composante proprioceptive a été mesurée par pointage avec la main non exposée vers la main exposée. La composante motrice a été estimée par la différence entre la composante visuomotrice et les composantes visuelle et proprioceptive. Tous ces tests ont été réalisés en boucle ouverte. Des mesures de phories de loin (méthode de Maddox) ont été effectuées afin de quantifier les modifications de vergence tonique.

La manipulation des retours visuels a permis de générer trois niveaux distincts d'adaptation. Le premier niveau concerne la modification des distances perçues liée à l'augmentation de la vergence tonique (articles 1, 2 et 3). Cette composante de potentiation musculaire extra-oculaire (EMP) survient lors d'une demande en vergence fusionnelle soutenue. Son développement ne nécessite pas la présence d'informations spatiales

conflictuelles. Le maintien d'une convergence soutenue induit une augmentation de la vergence tonique par le développement de la potentiation musculaire des droits internes. La fixation d'une cible nécessite alors un effort supplémentaire de divergence (associé à un effort réduit de convergence) pour contrebalancer l'augmentation de vergence tonique. Dans la mesure où la perception des distances dépend de l'efférence (effort de vergence) pour fixer une cible, la modification de l'efférence liée à l'EMP induit une surestimation des distances. L'EMP s'est développée durant l'exposition aux prismes bases externes selon une fonction linéaire du nombre d'essais (article 2). La durée d'exposition d'environ 10 min (100 essais) n'a pas permis d'atteindre de niveau asymptotique. La variation de la distance de pointage liée au développement de l'EMP au cours de l'exposition était comparable au post-effet de distance. Aucun déclin du post-effet de distance n'a été observé en post-test, suggérant une longue constante de temps pour le déclin. Ces longues constantes de temps pour le développement et le déclin de l'EMP sont en accord avec les modèles classiques de contrôle de la vergence fusionnelle (Schor, 1980).

Le post-effet de distance lié à l'EMP a été observé de façon indépendante sur la main utilisée et la main non utilisée pendant l'exposition. Cette observation confirme la nature purement visuelle de l'EMP, ainsi que l'absence de tout changement de la transformation visuomotrice sur la main utilisée pour le pointage boucle ouverte pendant l'exposition.

Le post-effet de distance lié à l'EMP était significativement corrélé aux variations de phories de loin (reflétant les variations de vergence tonique). Le post-effet de distance augmentait linéairement en fonction des variations de phorie, avec une pente d'environ 15 mm par dioptrie prismatique. Ces résultats confirment le rôle majeur de la vergence tonique dans la perception des distances proches en environnement pauvre. Cette dernière est étroitement liée aux propriétés du système de contrôle de la vergence fusionnelle déterminant le niveau de vergence tonique. Les résultats indiquent de plus que l'EMP induit un post-effet visuel lors de l'exposition aux prismes bases opposées dans des conditions d'environnement visuel pauvre et de demande en vergence soutenue.

Le second niveau d'adaptation implique la recalibration de la relation vergence/distance perçue par le conflit entre signal altéré de vergence et signaux proprioceptivo-moteurs du membre exposé. Cette composante visuelle de l'adaptation nécessite la présence d'un conflit inter-sensoriel pour se développer. EMP et recalibration ont participé de façon comparable à

la composante visuelle de l'adaptation aux prismes bases externes (article 1). La composante visuelle observée a représenté deux tiers environ de la composante visuomotrice totale.

Le troisième niveau d'adaptation résulte d'une réorganisation des commandes motrices associées à une cible visuelle, sur le membre supérieur exposé au conflit visuomoteur (article 1). Cette composante motrice de l'adaptation constitue la réponse active au conflit visuomoteur lorsque le sujet doit pointer vers une cible. Les sources d'erreur pour l'adaptation motrice ont potentiellement résulté de la discordance entre le retour visuel attendu de l'index (lié à la copie efférente) et le retour réel, ainsi que de l'erreur terminale de pointage. La composante motrice constatée a représenté un tiers environ de la composante visuomotrice totale.

Aucune composante adaptative proprioceptive du membre exposé n'a été observée dans les conditions d'exposition de nos études (article 1). Un schéma fonctionnel présenté dans l'annexe résume les différentes composantes adaptatives.

La contribution des différentes composantes adaptatives à une altération des distances apparentes diffère ainsi sensiblement de celle classiquement décrite pour l'altération de la direction visuelle. Cette dernière altération engendre essentiellement une composante proprioceptive et motrice ainsi qu'une faible composante visuelle. Il est communément admis que l'adaptation survienne majoritairement dans la modalité sensorielle la moins précise. En l'absence d'indices secondaires, la localisation spatiale fondée sur la vision est moins précise en profondeur qu'en latéral, ce qui explique l'importance relative de l'adaptation visuelle et l'absence d'adaptation proprioceptive observées ici.

Enfin, les aspects géométriques de la perception des distances fondée sur la vergence ont été explorés grâce à l'utilisation de deux dispositifs optiques altérant de façon différente la demande en vergence en fonction de la distance d'observation (article 3). Les prismes bases externes augmentent la vergence d'un angle constant pour toutes les distances de fixation, tandis que le téléstéréoscope multiplie la demande en vergence par un facteur constant pour toutes les distances de fixation. Quel que soit le dispositif optique, la recalibration de la relation vergence/distance perçue s'est manifestée par un biais constant pour toutes les distances testées, contrairement aux résultats prédits sur la base du signal de vergence.

Comme observé pour les prismes bases externes, EMP et recalibration ont contribué à la composante visuelle de l'adaptation au téléstéréoscope (article 3).

2 COMPOSANTE VISUELLE DE L'ADAPTATION À UNE ALTÉRATION DES DISTANCES APPARENTES

La composante visuelle de l'adaptation à une altération des distances apparentes par prismes bases opposées et par téléstéréoscope est en réalité sous-tendue par deux mécanismes distincts : la potentiation musculaire extra-oculaire (EMP) et la recalibration visuelle.

2.1 CONTRIBUTION RELATIVE DE L'EMP ET DE LA RECALIBRATION

L'EMP est induite par une demande soutenue en vergence fusionnelle, en absence de tout conflit inter-sensoriel. La direction du post-effet de distance lié à l'EMP est déterminée seulement par la valeur de l'angle de vergence par rapport à celui de la PPR, plutôt que par l'orientation de la base du prisme (Ebenholtz & Wolfson, 1975). L'angle résultant de vergence sous prismes dépend en effet à la fois de l'orientation de la base des prismes et des distances de fixation. Le sens du post-effet de distance prédit (et observé) dans nos études consistait en une augmentation des distances perçues car les distances de fixation apparentes étaient systématiquement situées en-deçà de la PPR. On peut faire la remarque que l'introduction de prismes bases externes ne suffit à induire une augmentation de la vergence tonique (potentiation des droits internes), et peut même résulter en une diminution de la vergence tonique (potentiation des droits externes) si les distances de fixation apparentes sont situées au-delà de la PPR.

Ceci met en évidence le côté réducteur des explications classiques exclusives de la composante visuelle de l'adaptation en terme de réduction de « cue conflict » (Epstein, 1975; Wallach & Frey, 1972a; Wallach, et al., 1972; Wallach & Smith, 1972) ou d'apprentissage (Taub, 1968). On peut néanmoins dire que les modifications de la vergence tonique liée à l'EMP réduisent la demande en vergence fusionnelle et consistent au sens large en une adaptation oculomotrice.

A l'opposé, la composante de recalibration se développe en présence d'un conflit inter-sensoriel. Le sens de l'EMP dépend seulement de l'angle de vergence et non de l'orientation de la base des prismes, tandis que le sens de la recalibration visuelle ne dépend que de l'orientation de la base des prismes. Les effets liés à la potentiation musculaire oculaire peuvent donc s'additionner ou se soustraire aux effets de la recalibration. Dans le cas de nos études, EMP et recalibration allaient dans le même sens, c'est-à-dire dans le sens d'une augmentation des distances perçues. Même si le niveau asymptotique de l'EMP n'a pas été atteint lors de l'exposition, les modifications liées à l'EMP sont sensibles dès la première

minute d'exposition (Schor, 1979a). Le développement de l'EMP diminue théoriquement le conflit inter-sensoriel et le signal pour la recalibration sensorielle.

L'EMP a contribué de façon non négligeable à la composante visuelle (55 %) et visuomotrice (30 %) de l'adaptation aux prismes bases opposés dans nos études (article 1). Si la participation de l'EMP à l'adaptation aux prismes latéraux a été mise en évidence (Ebenholtz, 1974), sa contribution relative reste à déterminer. La contribution en termes angulaires est probablement comparable pour un angle de prismes latéraux ou de prismes bases opposées donné. Paap & Ebenholtz (1977) ont en effet montré que la potentiation musculaire survenait sur chaque œil de façon opposée lors d'un mouvement de vergence soutenue.

Le déclin de la recalibration et de l'EMP, comme leur développement, dépend de mécanismes distincts. Le déclin de la recalibration est plus rapide lors de la ré-exposition naturelle (de-adaptation ou « unlearning ») que les yeux fermés (« forgetting ») en raison du signal d'erreur lié à la discordance entre indices (Wallach & Karsh, 1963a).

A l'inverse, le retour à l'état antérieur après potentiation musculaire dépend de la stimulation oculomotrice et non de la présence d'indices secondaires. Paap & Ebenholtz (1976) ont ainsi mis en évidence un retour à l'état de base du post-effet de direction visuelle apparente plus rapide lors d'exercices oculomoteurs que les yeux fermés.

2.2 EMP ET DEMANDE EN VERGENCE FUSIONNELLE

La composante de potentiation musculaire extra-oculaire (EMP) survient lors d'une demande en vergence fusionnelle soutenue. Ebenholtz & Wolfson (1975) et Paap & Ebenholtz (1977) ont mis en évidence une relation linéaire entre le post-effet de distance lié à l'EMP et la demande en vergence. La fonction établie lors de l'exposition boucle ouverte aux prismes bases externes (article 2) relie linéairement le post-effet de distance lié à l'EMP aux variations de phories, c'est-à-dire à la réponse oculomotrice à la demande en vergence.

Les conditions d'exposition pour les prismes et le téléstéréoscope requéraient des demandes en convergence différentes. Les post-effets de distance liés à l'EMP obtenus lors de l'exposition à ces deux dispositifs optiques étaient cependant comparables (voir tableau 4).

	Prismes bases externes	Téléstéréoscope
Distances de fixation apparentes	224 mm à 275 mm	129,2 mm à 178,5 mm
IPD moyen	61 mm	64 mm
Angles de vergence requis	12,7 ° à 15,6 °	20,3 ° à 27,8 °
Moyenne géométrique des distances de fixation (angle de vergence correspondant)	248 mm (14,1 °)	151,9 mm (24,1 °)
Post-effet observé de distance ± SE	27,2 mm ± 5,9 mm	28 mm ± 10 mm

Tableau 4. Comparaison des post-effets de distance entre prismes bases externes et téléstéréoscope.
Les distances de fixation apparentes correspondent aux distances de fixation résultantes sous dispositif optique. La moyenne géométrique de la gamme de fixation de b à c mm est égale à √(b*c). Le post-effet de distance observé lors de l'exposition boucle ouverte aux prismes est celui observé sur la main droite (voir article 1).

La comparaison directe de ces post-effets doit être prudente. Prismes bases opposées et téléstéréoscope modifient la demande en vergence de façon différente en fonction de la distance[13]. La relation entre vergence et accommodation est en outre altérée différemment par ces deux dispositifs optiques, cette altération étant plus marquée avec le téléstéréoscope. Les disparités de fixation qui sont augmentées par la discordance entre accommodation et vergence sont donc théoriquement plus importantes sous téléstéréoscope. L'importance des disparités de fixation peut affecter le post-effet de distance, car la modification de la vergence tonique engendrée par l'EMP dépend de la précision de l'alignement binoculaire pendant l'exposition (Ebenholtz, 1981). La pauvreté du stimulus accommodatif utilisé dans nos études, limitant le conflit entre accommodation et vergence, a cependant limité l'importance des disparités de fixation (Semmlow & Hung, 1979).

L'EMP se développe en fonction du temps d'exposition à la vergence soutenue. Il est également difficile de comparer directement les post-effets obtenus par prismes et par téléstéréoscope en fonction de la durée d'exposition. Les phases de pointage boucle ouverte avec ces deux dispositifs optiques étaient de durée comparable (10 min). Cette durée sous-estime la durée d'exposition à une vergence soutenue dans le cas du téléstéréoscope puisque la phase de pointage boucle ouverte était précédée par une période nécessaire d'entraînement à la fusion pouvant atteindre quelques minutes, afin de permettre au sujet d'effectuer la tâche.

L'EMP s'est développée durant l'exposition aux prismes bases externes selon une fonction linéaire du nombre d'essais (article 2). La durée d'exposition d'environ 10 min

[13] Voir section 3.1 de la première partie

(100 essais) n'a pas permis d'atteindre de niveau asymptotique. A l'inverse, aucun effet temporel n'a été mis en évidence lors de la phase de pointage boucle ouverte sous téléstéréoscope (article 3). L'absence d'effet temporel dans ce cas pouvait être liée à l'obtention d'un état stable rapidement ou au masquage de l'effet temporel par le bruit observé pour le pointage boucle ouverte (Brown, et al., 2003; Wann & Ibrahim, 1992). Afin d'approfondir l'analyse de la relation entre amplitude de l'EMP et demande en vergence, il conviendrait d'utiliser des conditions expérimentales plus directement comparables. En particulier, l'usage d'une demande en vergence fusionnelle plus modérée pour le téléstéréoscope faciliterait la fusion immédiate et permettrait d'étudier le décours temporel de l'EMP au cours de l'exposition à ces deux dispositifs optiques, avec des durées d'exposition identiques.

Les post-effets de distance liés à l'EMP retrouvés dans nos études ont été obtenus par augmentation de la demande en vergence fusionnelle[14]. Des post-effets ont été mis en évidence lors de la fixation prolongée à une distance proche (Ebenholtz, 1981; Ebenholtz & Wolfson, 1975), lors de l'introduction de prismes bases opposées (Paap & Ebenholtz, 1976; von Hofsten, 1979) mais aussi de lentilles sphériques positives (Ebenholtz & Fisher, 1982). Toutes ces conditions d'exposition ont en commun la modification de la vergence tonique par modification de la demande en vergence fusionnelle. En effet, l'introduction de lentilles positives induit une augmentation de la vergence fusionnelle par l'interaction de la vergence accommodative[15].

Les ajustements oculomoteurs engendrant une modification de la perception des distances semblent donc limités à la vergence tonique. Cette hypothèse a été confirmée par les résultats des travaux d'Owens & Leibowitz : SDT corrélée à la dark vergence et indépendante du dark focus (Owens & Leibowitz, 1976), modification de la perception des distances parallèle aux seules variations de dark vergence après exposition à des prismes et lentilles (Owens & Leibowitz, 1980). Le rôle de l'accommodation dans les modifications de la perception des distances ne semble donc pas direct, les modifications accommodatives affectant la perception des distances par le biais de l'interaction avec le système de vergence fusionnelle.

---

[14] Voir article 1, étude 1 et article 3, étude 3

[15] Voir section 1.2.2.3 de la première partie

Il existe cependant une observation d'Ebenholtz & Fisher (1982) excluant toute composante de vergence fusionnelle et suggérant selon les auteurs une entrée indépendante accommodative sur la perception des distances. Ebenholtz & Fisher (1982) ont observé un post-effet de distance réduit mais significatif lors d'une exposition monoculaire aux lentilles positives. Le post-effet de distance ne peut pas s'expliquer dans ce cas par le développement de l'ésophorie car la phorie ne peut pas être modifiée lorsque la vergence est en boucle ouverte.

Les post-effets maximum de distance (exprimés en équivalents angulaires) décrits dans la littérature atteignent des valeurs de l'ordre de 6 à 8 DP (Ebenholtz, 1974) et de 4° (von Hofsten, 1979). Ces niveaux sont atteints pour des durées de 8 à 10 min d'exposition. Le post-effet moyen après 10 min d'exposition aux prismes bases externes dans nos études était de l'ordre de 1°. Ces différences importantes de valeur s'expliquent très probablement par la richesse de l'environnement visuel et des interactions actives avec l'environnement dans les études d'Ebenholtz et de von Hofsten. Le post-effet de distance mesuré dans ces deux études reflétait donc probablement la combinaison du post-effet lié à la recalibration visuelle et du post-effet lié à l'EMP.

Avant de terminer cette section consacrée à l'EMP, il faut préciser que les modifications de perception des distances liées à l'EMP s'expriment essentiellement en environnement pauvre et diminuent voire disparaissent en environnement riche (Shebilske, et al., 1983). Cette observation est en accord avec l'hypothèse de diminution du poids de la vergence en environnement visuel riche (Landy, et al., 1995).

La composante liée à l'EMP survient lors d'une demande en vergence fusionnelle soutenue. L'EMP s'est développée durant l'exposition aux prismes bases externes selon une fonction linéaire du nombre d'essais (article 2). Par ailleurs, le post-effet de distance lié à l'EMP était significativement corrélé aux variations de phories de loin, c'est-à-dire à la réponse oculomotrice à la demande en vergence, appuyant l'hypothèse que la vergence tonique joue un rôle majeur dans la perception des distances en environnement pauvre.

2.3 DISCUSSION SUR LES AUTRES MÉCANISMES POSSIBLES

Modification du poids de la vergence (« cue re-weighting »)

Nous avons étudié l'adaptation de la perception des distances dans un environnement pauvre. L'hypothèse de recalibration de la vergence n'exclut pas de possibles modifications du poids de la vergence dans des conditions d'exposition différentes. Si l'on se place dans des conditions d'environnement visuel riche, le poids de la vergence (altérée par le dispositif optique) pourrait être diminué en faveur d'indices monoculaires (non altérés) de distance. En effet, le poids d'un indice visuel diminue en fonction de sa discordance avec d'autres indices (Landy, et al., 1995). Tresilian & Mon-Williams (2000) ont observé que cette hypothèse s'appliquait à la vergence.

Il n'existe pas de données expérimentales sur le rôle de la modification du poids de la vergence dans l'adaptation des distances perçues lors de l'exposition à un conflit entre inter- ou intra-sensoriel (vergence vs. indices monoculaires). Cependant, certaines études sur l'adaptation de la perception tridimensionnelle de l'espace sont en faveur de cette hypothèse. Des études récentes ont ainsi mis en évidence des modifications des poids des indices visuels de profondeur (Atkins, et al., 2001) ou de pente (Ernst, et al., 2000) lors d'un conflit visuo-haptique. En étudiant l'adaptation à la capture de balles sous téléstéréoscope, van der Kamp et al. (1999) ont mis en évidence une recalibration entre les informations sur le temps d'interception et le mouvement de saisie. Cette recalibration concernait à la fois les informations binoculaires et monoculaires, suggérant un phénomène adaptatif associant recalibration des indices visuels et modification de leur combinaison.

Recalibration de la relation disparité/distance relative apparente

La disparité binoculaire horizontale a été une source d'information pour l'adaptation lors des expositions des études 2 et 4. Deux signaux d'erreur lui étaient liés : l'erreur terminale donnée par la disparité relative de la cible et du doigt, ainsi que le conflit entre la sensation de mouvement du doigt et les modifications de disparité correspondantes entre la cible et le doigt. Outre son rôle dans la recalibration de la vergence, la possibilité d'une recalibration de la disparité *per se* doit être soulevée. La tâche d'estimation des distances égocentriques réalisée en pré- et post-test ne permet pas de mettre en évidence une telle recalibration.

Wallach et al. (Wallach & Karsh, 1963a, 1963b; Wallach, et al., 1963) ont été les premiers à s'intéresser à la recalibration de la disparité binoculaire par la parallaxe de mouvement : la

profondeur apparente d'un cube diminuait après 10 minutes d'observation du cube en rotation à travers un téléstéréoscope. Fisher & Ebenholtz (1986) ont reprit les travaux de Wallach et montré que l'adaptation de la perception de la profondeur pouvait survenir en l'absence d'indice de parallaxe de mouvement ou en l'absence d'indice de disparité binoculaire et pouvait résulter de changements dans la perception des distances égocentriques. Il faut noter que, contrairement à nos études, les informations de vergence et de disparité n'étaient pas congruentes lors des études précédemment citées : le téléstéréoscope utilisé modifiait la disparité sans altérer la vergence au point de fixation théorique (axe de rotation de l'objet), grâce à une orientation particulière des miroirs externes (absence de parallélisme entre les deux jeux de miroirs).

Utilisant un téléstéréoscope comparable au nôtre (augmentant la demande en convergence et la disparité du même facteur de sur-écartement), Fisher & Ciuffreda (1990) ont observé une augmentation simultanée de la profondeur et de la distance d'une cible, suggérant une adaptation de la profondeur dérivée d'une adaptation des distances égocentriques et non d'une recalibration de la disparité.

Pour résumer ces observations, la recalibration de la disparité surviendrait lors de sa seule altération. Par contre, une altération simultanée de la disparité et de la vergence (comme dans nos études), avec congruence des informations de disparité et de vergence, engendrerait plutôt la recalibration de la vergence seulement.

2.4 VARIATION DU POST-EFFET DE DISTANCE EN FONCTION DE LA DISTANCE DE TEST

Dans cette section, la composante visuelle de l'adaptation à une altération des distances apparentes est analysée en fonction de la distance de test. La grande majorité des études sur l'adaptation à l'exposition aux prismes bases opposées (Ebenholtz, 1981; Wallach & Smith, 1972), au téléstéréoscope (Fisher & Ciuffreda, 1990) ou à une convergence soutenue (Ebenholtz, 1981) n'ont testé le post-effet que sur une seule distance de test, ou n'ont donné que les résultats moyennés sur la distance (Craske & Crawshaw, 1974). Dans les sections précédentes nos résultats moyennés sur les distances de test ont été discutés. Les distances de tests couvraient en réalité l'espace de préhension. La variation de la recalibration et de l'EMP en fonction de la distance de test est à présent examinée.

Téléstéréoscope et prismes bases externes augmentent la demande en convergence de façon différente en fonction de la distance d'observation[16]. La variation du conflit entre indice de vergence et indices proprioceptifs/moteurs en fonction de la distance est donc différente entre ces deux dispositifs optiques, et devrait induire une recalibration dépendant de la distance, différente pour les deux dispositifs optiques.

Le téléstéréoscope multiplie l'angle de vergence par une constante (égale au facteur de sur-écartement N = IPD apparente / IPD). En exprimant ces effets en distance, afin de les comparer à nos résultats et à ceux classiquement décrits, la distance spécifiée par la vergence sous téléstéréoscope est (approximativement) divisée par le facteur de sur-écartement N. Helmholtz (1910) a ainsi fait l'hypothèse que le monde à travers le téléstéréoscope était perçu à l'échelle 1/N. Après le retrait du téléstéréoscope, la recalibration de la relation vergence/distance perçue devrait se traduire par l'augmentation de la pente de la relation distance de la cible/distance perçue. Ce facteur de recalibration est idéalement de N, en l'absence de toute autre composante de post-effet.

Les prismes bases externes ajoutent à l'angle de vergence une constante. La distance spécifiée par la vergence sous prismes bases externes suit une loi hyperbolique. La recalibration idéale de la distance perçue devrait alors être d'une valeur angulaire constante pour toutes les distances de test, ce qui devrait se manifester par une augmentation hyperbolique de la distance estimée en fonction de la distance de test.

La variation du post-effet de distance en fonction de la distance de test devrait se traduire par des variations de pentes entre pré- et post-tests qui ont été testées par ANCOVA. L'absence d'interaction significative entre condition (pré- vs. post-test) et distance pour le téléstéréoscope ($F(1,11) = 1,19$; $p > 0,3$) a été présentée dans l'article 3. On remarque en effet le parallélisme entre pente bleue (pré-test) et pente rouge (post-test) sur la figure 11. Cette interaction a également été testée pour les prismes bases externes. Cette analyse a révélé une interaction entre condition et distance pour les prismes bases externes ($F(1,88) = 4,34$; $p < 0,05$), avec augmentation très légère de la pente en post-test par rapport au pré-test. Cet effet, bien que significatif, s'est traduit par un accroissement minime (4,6 mm) sur la totalité de la gamme de distances. Ces résultats, tout comme l'absence d'interaction significative

[16] Voir section 3.1 de la première partie

entre distance et condition avec le téléstéréoscope, sont sans rapport avec les changements de pente prédits sur la base d'un calcul géométrique.

En toute rigueur, l'ajustement linéaire sur la relation distance de la cible/distance perçue en post-test ne correspond pas exactement à la prédiction concernant les prismes bases externes. Cette approximation semble acceptable sur la gamme de distances considérée, le R^2 de l'ajustement linéaire excédant 0.97 pour toutes les analyses présentées.

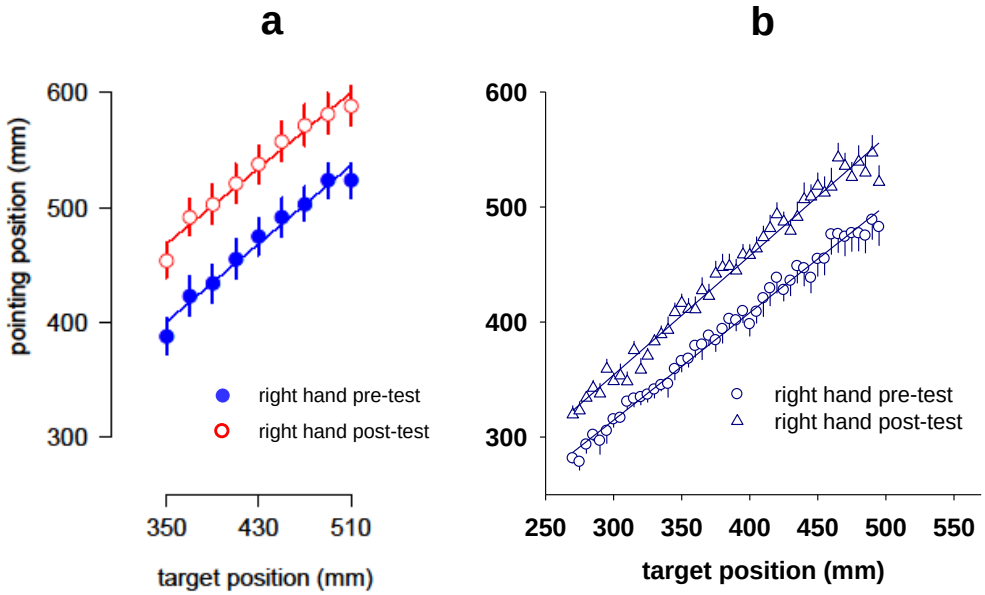


Figure 11. Interaction entre condition (pré- vs. post-test) et distance pour la composante visuelle de l'adaptation lors d'une exposition avec feedback visuel au téléstéréoscope (a) et aux prismes bases externes (b).
Ces figures sont extraites de l'article 3 (a) et de l'article 1 (b). Les erreurs standard ont été rajoutées sur la partie (b).

Ainsi, le post-effet de recalibration était quasiment identique pour les différentes distances de test. Wallach & Frey (1972a) ont observé de façon similaire des effets adaptatifs comparables aux quatre distances de test (situées de 25 à 200 cm) après exposition à des prismes bases externes (associés à des lentilles positives).

Les facteurs pouvant expliquer ces résultats sont à présent discutés.

Les conditions d'exposition ont pu intervenir. La durée d'exposition influence la nature et l'importance de l'adaptation. La durée d'exposition peut être un paramètre important pour l'adaptation au téléstéréoscope, qui est une altération optique non naturelle.

Par ailleurs, nous avons limité les indices visuels à la vergence (associée à la disparité), afin d'étudier précisément le rôle de la vergence dans l'adaptation de la perception des distances. La pauvreté de l'environnement visuel a limité le nombre de sources d'erreur pour l'adaptation (absence d'indices monoculaires et donc de conflit entre vergence et indices monoculaires).

Enfin, la gamme des distances utilisées pendant l'exposition était restreinte à l'espace de préhension. Le signal de distance dérivé de la vergence est bruité, ce bruit augmentant avec la distance de fixation. La restriction des distances explorées durant l'exposition a probablement diminué le signal d'erreur différentiel entre prismes et téléstéréoscope. Ces résultats sont à rapprocher de ceux classiquement décrits pour l'adaptation de la relation accommodation-vergence au téléstéréoscope. L'exposition au téléstéréoscope induit théoriquement une modification du gain de la relation entre vergence et accommodation (Miles, et al., 1987). Un biais, reflétant une modification de la vergence tonique, est cependant souvent observé au lieu du changement de gain prédit lorsque la gamme de fixations est réduite (Bobier & McRae, 1996; Fisher & Ciuffreda, 1990). Ainsi, l'adaptation de la relation accommodation-vergence au téléstéréoscope ne se différencie pas de celle aux prismes (i.e., modification de la vergence tonique) pour une gamme de fixations réduite.

Les conditions de tests ont également pu intervenir. Tout d'abord, l'estimation des distances a été réalisée par pointage. La distance maximale estimée est donc limitée par la longueur du bras. Cependant, aucun sujet ne s'est plaint de ne pas atteindre les cibles les plus lointaines, et l'examen visuel des courbes de pointage ne met pas en évidence de saturation de la courbe aux plus grandes distances de test.

Le second facteur associé aux conditions de test est lié à l'utilisation de distances différentes pour l'exposition et les pré- et post-tests. Wallach (1972a) attribue ainsi l'absence d'augmentation du post-effet avec la distance de test à une généralisation incomplète de l'adaptation à des ajustements oculomoteurs non explorés pendant l'exposition. Un gradient de décroissance pour la généralisation (i.e., extrapolation) de l'adaptation à des zones non explorées pendant l'exposition est ainsi classiquement observé pour l'adaptation aux prismes latéraux (Tietz & Gogel, 1974).

Le troisième facteur est lié à la pauvreté de l'environnement visuel lors des tests, conduisant habituellement à un biais de contraction des distances estimées autour de la moyenne (Mon-Williams & Tresilian, 1999b; Poulton, 1981).

Le quatrième facteur est lié à l'augmentation du bruit du signal de vergence avec la distance de fixation : la diminution de la précision du signal de distance dérivé de la vergence avec l'augmentation de la distance de test a pu masquer ou diminuer un éventuel effet de la distance de test sur l'adaptation visuelle. Par ailleurs, la diminution du poids de la vergence avec l'augmentation de la distance de fixation a été limitée par la réduction des indices résiduels de distance (accommodation et taille).

La variation théorique des effets de l'EMP en fonction de la distance d'observation doit également être évoquée. L'effet théorique de la distance d'observation sur l'EMP est différent de celui exercé sur la composante de recalibration. L'amplitude de l'EMP dépend de la demande « moyenne » en vergence pendant l'exposition, quelle que soit la méthode utilisée pour stimuler la vergence fusionnelle (prismes bases opposées, téléstéréoscope ou fixation à une distance proche). On pourrait penser que, la modification de la vergence tonique étant à l'origine du post-effet lié à l'EMP, l'équivalent angulaire du post-effet doive rester constant pour toutes les distances de test (Heuer & Lüschow, 1983). En effet, le sujet doit ajouter une constante à l'angle de fixation pour compenser les modifications de vergence tonique (Ebenholtz, 1974). En conséquence, le post-effet de distance lié à l'EMP devrait augmenter de façon hyperbolique avec la distance de test. Aucun effet de la distance sur les post-effets n'a cependant été mis en évidence par ANCOVA : il n'a ainsi pas été retrouvé d'interaction significative entre condition et distance lors des expositions sans feedback au téléstéréoscope[17] ($F(1,10) = 0,72$; $p = 0,41$) et aux prismes bases externes ($F(1,88) = 0,9$; $p = 0,35$).

La plupart des facteurs évoqués précédemment pour expliquer la limitation de l'effet de la distance sur la recalibration sont applicables à l'EMP, à l'exception de certains. S'agissant d'un phénomène musculaire extra-oculaire, l'EMP doit être observée pour différentes positions oculaires et donc différentes distances de test, mais la notion de « généralisation » à des distances non explorées n'a pas de sens pour l'EMP. La limitation du nombre de sources d'erreur ne doit pas influencer non plus l'EMP. Par ailleurs, l'EMP est codée au niveau de la vergence en unités angulaires et restituée en unités de distance au niveau de la réponse de pointage. Plusieurs transformations interviennent entre ces étapes. Elles comprennent notamment : l'efférence oculomotrice (Heuer & Lüschow, 1983), le signal de perception de

[17] Voir l'article 3, étude 3

distance correspondant et la transformation visuomotrice dans l'espace de préhension (Ghilardi, et al., 1995; Soechting & Flanders, 1989a, 1989b). Ces transformations de codage angulaire visuel en coordonnées appropriées pour le pointage peuvent expliquer la variation entre l'EMP et son expression par pointage.

La variation prédite des post-effets de distance avec la distance de test n'a pas été observée. La composante de recalibration a consisté en un biais dans la relation vergence/distance perçue quel qu'ait été le dispositif optique utilisé. Ce biais constitue finalement un compromis adaptatif qui diminue le conflit à court terme. Différents facteurs ont pu influer sur la variation du post-effet de recalibration en fonction de la distance d'observation, tant des facteurs liés aux conditions expérimentales et à la précision du signal de vergence qu'aux transformations visuomotrices de ce signal.

2.5 PERCEPTION DES DISTANCES SOUS PRISMES BASES EXTERNES ET SOUS TÉLÉSTÉRÉOSCOPE

Dans les sections précédentes a été abordée la composante visuelle de l'adaptation mesurée par le post-effet visuel. La composante adaptative visuelle de recalibration est engendrée par un conflit entre l'information (altérée) de distance dérivée de la vergence et les informations (non altérées) proprioceptivo-motrices. Cette section traite de l'information de distance dérivée de la vergence, et plus particulièrement des différences entre les distances spécifiées par la vergence et les distances effectivement perçues.

L'examen des estimations de distances lors du port de la distorsion optique est intéressant car il donne une idée de la différence entre le monde physique et le monde perçu, ainsi que de la valeur informationnelle de la vergence sur la gamme des distances étudiées. Dans la figure 12 ci-dessous sont présentées les distances spécifiées par la vergence ainsi que les estimations de distance par pointage en boucle ouverte, lors du port des prismes bases opposées et du téléstéréoscope. Le pointage boucle ouverte sous téléstéréoscope a été discuté dans l'article 3. La relation entre la distance spécifiée par la vergence sous téléstéréoscope (y_v) et la distance spécifiée par l'accommodation ou distance optique œil-cible (y_a) est donnée par : y_a/y_v = IPD'/IPD = N. Helmholtz (1910) a donc proposé que le monde à travers le téléstéréoscope était perçu à l'échelle 1/N. Les distances spécifiées par la vergence sous téléstéréoscope sont représentées par des croix rouge sur la figure 12.

La relation entre la distance spécifiée par la vergence D_{vp} sous prismes bases externes à la distance de la cible D est de la forme :

$D_{vp} = i/(2*\tan(\tan^{-1}(i/2D) + \Delta))$ avec i représentant l'IPD et Δ représentant l'augmentation de vergence sous prismes (Δ = 5,71° dans nos études). Sur la gamme des distances étudiées, elles sont représentées par des croix bleues.

Un ajustement linéaire a été appliqué à la fonction reliant D_{vp} à D et au pointage sous prismes, afin de pouvoir comparer avec les autres conditions. L'approximation par ajustement linéaire est acceptable sur les distances étudiées ($R^2 = 0.99$ pour la fonction reliant D_{vp} à D et $R^2 = 0.94$ pour le pointage sous prismes).

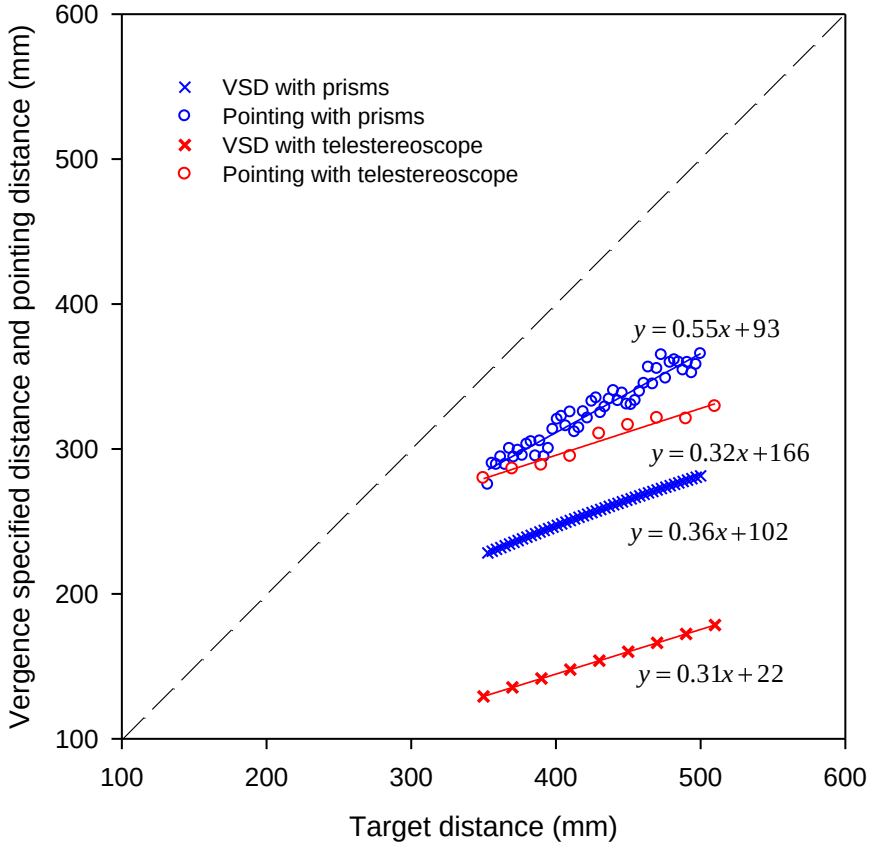


Figure 12. Estimation de distance par pointage boucle ouverte en fonction de la distance spécifiée par la vergence des cibles, sous prismes bases externes et téléstéréoscope.

Les distances spécifiées par la vergence (VSD) des cibles sous prismes bases externes et sous téléstéréoscope sont figurées par des croix bleues et rouges respectivement. Les distances estimées des cibles par pointage sous prismes et téléstéréoscope sont figurées par des ronds bleus et rouges respectivement. Chaque point représente l'estimation moyennée sur l'ensemble des sujets de la distance d'une cible. Les droites de régression sont représentées. Les données sur le téléstéréoscope ont été présentées dans l'article 3.

Plusieurs observations peuvent être faites :

- Il existe un effet de la distorsion optique. Cet effet a été testé par MANOVA avec la distance moyenne de pointage[18] et la pente de la relation distance perçue vs. distance de la cible comme variables dépendantes et la condition comme facteur à deux niveaux (pré-test vs. exposition). L'analyse a montré une variation significative de la distance moyenne de pointage et de la pente, pour le téléstéréoscope[19] ($F(2,19) = 10,7$; $p < 0,001$) comme pour les prismes bases externes ($F(2,25) = 12,4$; $p < 0,001$).
- Les distances perçues sont systématiquement supérieures aux distances spécifiées par la vergence. La distance moyenne de pointage sous téléstéréoscope de 314 mm (SE = 31 mm) est significativement supérieure à la distance spécifiée par la vergence moyenne de 157 mm ($t(10) = 5,05$; $p < 0,001$)[19]. La distance moyenne de pointage sous prismes de 323 mm (SE = 86 mm) est significativement supérieure à la distance spécifiée par la vergence moyenne de 257 mm ($t(13) = 5,05$; $p < 0,001$).
- Les sujets utilisent les variations de vergence. En effet, la pente de la relation distances perçues vs. distances spécifiées par la vergence est significativement supérieure à 0 pour les deux distorsions optiques ($t(13) = 8,4$; $p < 0.001$ pour les prismes et $t(10) = 4.57$; $p < 0.001$ pour le téléstéréoscope)[20].

La juxtaposition des courbes sur la figure 12 ne doit pas faire oublier que la durée utile d'exposition n'était pas comparable pour les deux dispositifs optiques[21].

Bien que l'altération des distances perçues au cours de l'exposition aux dispositifs optiques n'ait pas été aussi marquée que celle qui était spécifiée par la vergence, cela n'a pas empêché le développement des processus adaptatifs attendus pour chaque condition d'exposition.

---

[18] La distance moyenne de pointage est la valeur obtenue en appliquant la relation linéaire distance perçue vs. distance de la cible à la distance moyenne des cibles

[19] Voir article 3, étude 3 pour discussion

[20] La pente de cette courbe sous téléstéréoscope (0,32 ± 0,07) n'est pas significativement différente de celle prédite (0,31) par la scaling theory de Helmholtz (1910). Cependant, les variations d'estimation des distances en fonction des distances spécifiées par la vergence sous téléstéréoscope ne sont pas en proportion avec l'erreur de surestimation par rapport à la valeur prédite par la distance spécifiée par la vergence. En effet, la surestimation de la distance absolue devrait entraîner dans ce cas une augmentation de pente. Au regard de la pente sous téléstéréoscope, trois hypothèses spéculatives peuvent être faites : 1) les variations de vergence sont correctement estimées, mais la distance absolue n'est pas prise en compte ; 2) les variations de vergence sont correctement estimées, en accord avec la distance absolue. La pente de la relation est cependant diminuée par le biais de contraction habituel en environnement pauvre (voir section 1.3.2 de la première partie); 3) les pointages proches sous prismes et téléstéréoscope, à une distance variant autour de 30 cm (valeur proche de la PPR) suggèrent l'influence d'un biais de contraction autour d'une valeur corrélée à la vergence tonique comparable à la SDT (voir section 1.3.2 de la première partie)

[21] Voir section 2.2 de la troisième partie

3 DIFFÉRENTES COMPOSANTES DE L'ADAPTATION VISUOMOTRICE À UNE ALTÉRATION DES DISTANCES APPARENTES

Les chapitres précédents ont traité de la composante perceptive visuelle. L'objectif de ce travail de thèse était la décomposition de l'adaptation visuomotrice aux prismes bases opposées en ses composantes sensorielles et motrices, ainsi que la comparaison avec l'adaptation aux prismes latéraux.

Les systèmes sensoriels doivent garder une cohérence interne afin que les informations spatiales provenant des différentes modalités sensorielles (e.g., visuelle et proprioceptive dans le cas étudié) soient congruentes. Le système sensorimoteur doit également maintenir la précision des interactions avec l'environnement en s'assurant que le comportement moteur permette de réaliser l'action désirée. Le maintien de la coordination et de l'alignement inter-sensoriel est assuré par la calibration inter-sensorielle. Le maintien de la coordination sensorimotrice est assuré par la calibration sensorimotrice.

3.1 CALIBRATION INTER-SENSORIELLE ET DOMINANCE SENSORIELLE

L'adaptation visuomotrice aux prismes bases externes observée dans nos études comportait une composante visuelle et une composante motrice représentant respectivement deux tiers et un tiers de l'adaptation totale. Aucune composante adaptative proprioceptive n'a été mise en évidence (article 1). Même si la totalité de la composante visuelle de l'adaptation n'est pas liée à la (re)calibration visuelle et comporte une composante d'EMP[22], un processus de calibration visuelle a bien été mis en évidence. Le développement d'une adaptation de la modalité visuelle est rarement observé lors de l'exposition à court terme aux prismes latéraux, l'adaptation survenant le plus souvent dans les modalités non visuelles, selon la théorie ancienne de « dominance visuelle » (Welch, 1974, pour revue).

Ce paragraphe aborde la notion de « dominance visuelle » sous l'angle de théories plus récentes traitant de la calibration inter-sensorielle afin de mieux appréhender nos résultats ainsi que leur écart par rapport aux résultats classiquement décrits pour l'adaptation aux prismes latéraux. Une discordance entre les informations spatiales de deux modalités sensorielles entraîne le déplacement des informations spatiales d'une modalité sensorielle vers l'autre. Selon l'hypothèse la plus ancienne de dominance visuelle, les modifications s'opèrent

[22] Voir section 2 de la troisième partie

dans la modalité non visuelle qui s'ajuste afin de correspondre à la modalité visuelle (Hay & Pick, 1966; Rock & Victor, 1964; Warren & Rossano, 1991). La théorie de dominance visuelle a été remise en question par l'observation d'une recalibration de la modalité visuelle par les autres modalités (Atkins, et al., 2003; Lewald, 2002; van Beers, et al., 2002). Les théories plus récentes proposent ainsi que la calibration inter-sensorielle soit déterminée par le poids de chaque modalité sensorielle (Ghahramani, et al., 1997; Witten & Knudsen, 2005). Le poids d'une modalité sensorielle dépend de la précision de son information spatiale (liée à l'inverse de sa variance). La calibration s'effectue au sein de la modalité sensorielle dont le poids est le plus faible. Ce modèle a été appliqué aux discordances visuo-auditives (Ghahramani, et al., 1997; Lewald, 2002), visuo-tactiles (Burge, et al., 2010), et visuo-proprioceptives (van Beers, et al., 2002). La dominance visuelle survient par exemple lorsque la variance associée à l'estimation visuelle est plus faible que celle associée à l'estimation haptique (Ernst & Banks, 2002).

Si l'on considère ce modèle en fonction de la direction latérale ou en profondeur, la précision de la localisation spatiale fondée sur la vision et sur la proprioception varie selon la direction (figure 13).

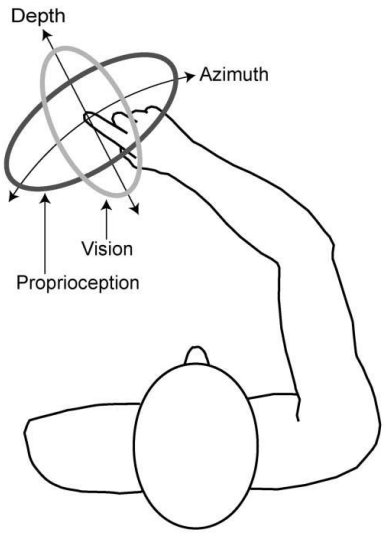


Figure 13. Précision de la localisation fondée sur la vision et sur la proprioception en fonction de la direction latérale ou en profondeur.

Les ellipses présentent une vue schématique (qui n'est pas à l'échelle) de la précision de la localisation d'une cible visuelle ou proprioceptive. Plus une ellipse est étroite dans une certaine direction, plus la localisation est précise. Ces ellipses sont à peu près orthogonales. D'après van Beers et al. (2002).

La localisation proprioceptive est généralement plus précise en profondeur qu'en latéral (van Beers, et al., 2002). Van Beers et al. (1998; 2002) attribuent cette observation aux relations géométriques entre segments du bras. En effet, la position de la main par rapport au tronc est déterminée par les angles des articulations de l'épaule et du coude, ainsi que par la longueur des deux segments représentant l'avant-bras et le bras. Selon les auteurs, l'imprécision de la localisation proprioceptive de la main est attribuée aux seules articulations. La figure 14 illustre la précision de la localisation proprioceptive de la main lorsque le bras est soit en extension soit en flexion, ces deux positions étant utilisées pour la localisation en profondeur et en latéral respectivement.

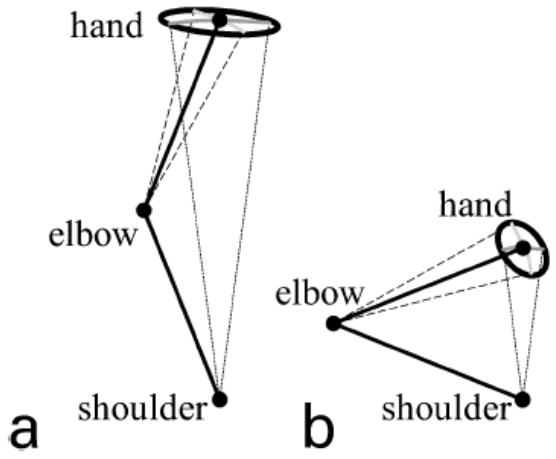


Figure 14. Précision de la localisation proprioceptive de la main, bras en extension (a) ou en flexion (b).
Les ellipses représentent la distribution de la localisation proprioceptive de la main. (a) Bras en extension (vue de dessus). L'information bruitée sur les angles du coude et de l'épaule engendre des imprécisions dans la même direction, donnant une ellipse allongée dont l'axe principal est perpendiculaire à la ligne reliant l'épaule à la main. (b) Bras en flexion. L'information bruitée sur les angles du coude et de l'épaule affecte la précision dans des directions différentes. L'ellipse est donc moins allongée que pour le bras en extension. De plus, le bruit engendré par l'articulation de l'épaule est plus faible, car la distance entre la main et l'épaule est plus faible. L'aire de l'ellipse est donc inférieure à celle du bras en extension, impliquant que la position de la main soit perçue plus précisément. D'après van Beers et al. (1998).

La localisation visuelle est au contraire plus précise en latéral qu'en profondeur (figure 13). Les raisons seraient géométriques plutôt que physiologiques (Brenner & Smeets, 2000). La résolution angulaire de l'information extra-rétinienne sur l'orientation des yeux est en effet comparable pour la distance (vergence) et pour la direction (version) (Brenner & Smeets, 2000; Collewijn & Erkelens, 1990). Lors de la présentation simultanée de deux

cibles, les seuils de discrimination de la direction (seuil vernier) et de la profondeur (seuil stéréoscopique) sont similaires et inférieurs à 10 secondes d'angles, avec des variations observées en fonction de la tâche et des individus (Foley, 1976, pour revue). Cependant, pour une résolution angulaire donnée, la résolution en unités métriques est inférieure pour la localisation en profondeur que pour la localisation en latéral : une faible erreur angulaire dans l'estimation de la direction conduit à de plus grandes erreurs métriques d'estimation en profondeur qu'en latéral (figure 15a). Brenner & Smeets (2000) ont ainsi observé lors d'une tâche d'alignement vernier des erreurs variables plus importantes pour la distance que pour la direction, cette asymétrie augmentant avec la distance de fixation. Ces différences disparaissaient lorsque les erreurs étaient exprimées en angles (figure 15b). Par conséquent, le signal de localisation dérivé de la vergence est moins précis et plus bruité que celui dérivé de la version (Blohm, et al., 2008; Snijders, et al., 2007).

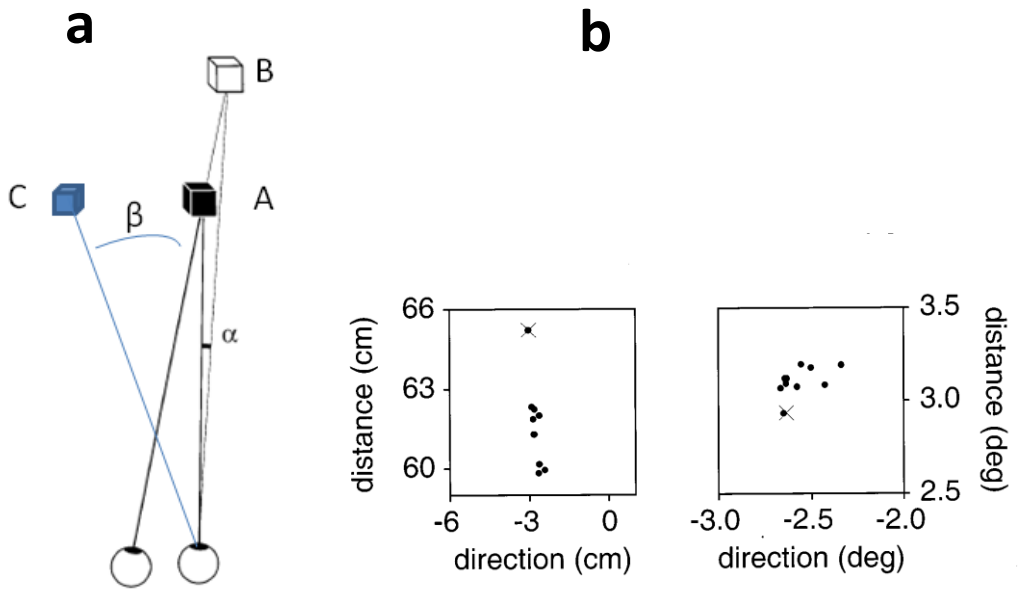


Figure 15. Erreur d'estimation de la localisation en latéral et en profondeur (a) et résultats individuels pour l'alignement de deux lignes verticales en latéral et en profondeur (b).

(a) Pour le même signal métrique d'erreur AB en profondeur et AC en latéral, AB sera détecté plus difficilement que AC car correspondant à un angle de disparité rétinienne α plus faible que l'angle rétinien β sous-tendant AC.

(b) Sur la gauche sont présentés les alignements en direction et en distance (points noirs) par rapport à la référence (croix). Sur la droite sont présentées les mêmes données exprimées en unités angulaires. Modifié d'après Brenner & Smeets (2000).

Sur la base de ces observations et des modèles précédemment proposés, van Beers et al. (1999b) ont décrit un modèle d'intégration visuo-proprioceptive basé sur une pondération des indices variant selon la direction (latérale ou en profondeur), la précision des indices dépendant de la direction considérée. La calibration inter-sensorielle (visuo-proprioceptive) prédite par ce modèle a été expérimentalement vérifiée (Snijders, et al., 2007; van Beers, et al., 2002) et permet d'expliquer les différences de contribution des composantes de l'adaptation entre altération de la direction visuelle et altération des distances apparentes, c'est-à-dire une composante principale proprioceptive dans le premier cas et une composante principale visuelle dans le second.

La nature proprioceptive de la composante décrite par Wallach & Smith (1972) après exposition à des prismes bases externes ne peut pas être établie sur la base des tests réalisés. En effet, les auteurs n'ont pas mesuré directement cette composante qui a été obtenue par différence entre composantes visuomotrice et visuelle. La participation motrice n'a ainsi pas été évaluée. Il est intéressant de noter que la contribution relative des composantes visuelle (deux tiers) et (proprioceptivo)-motrice (un tiers) observée par ces auteurs était similaire à celle obtenue dans l'étude 2 (article 1).

Van Beers et al. (1999b) ont également montré que le poids d'un indice n'était pas déterminé par l'attention accordée à chaque indice, comme le proposaient des théories plus anciennes (Canon, 1970, 1971; Uhlarik & Canon, 1971), sans éliminer toutefois la possibilité d'influence des facteurs attentionnels (e.g., Warren & Schmitt, 1978). Par ailleurs, ce modèle de calibration inter-sensorielle basé sur la précision décrit correctement la calibration inter-sensorielle mais ne prend pas en compte les influences du feedback sensorimoteur (Burge, et al., 2010).

Ces profils adaptatifs différents entre altération des distances apparentes et de la direction visuelle sont à rapprocher d'études récentes reposant sur la clinique et l'imagerie (Danckert, et al., 2009; Quinlan & Culham, 2007) évoquant la possibilité d'un contrôle différent du mouvement pour les mouvements réalisés dans le plan sagittal et le plan fronto-parallèle. Le rôle du cortex pariétal dans le codage de l'action selon l'axe de la profondeur a été souligné par Ferraina et al. (2009).

La calibration inter-sensorielle est décrite par des modèles basés sur la pondération des indices en fonction de leur précision. La précision de la localisation par la proprioception varie en latéral et en profondeur, pour des raisons de géométrie du bras. La précision de la localisation par la vision varie également en latéral (mouvement de version) et en profondeur (mouvement de vergence), pour des raisons géométriques rétiniennes. Le poids de la vision et de la proprioception varie donc en latéral et en profondeur, expliquant les différences de contribution des composantes de l'adaptation entre altération de la direction visuelle et altération des distances apparentes.

3.2 FACTEURS EXPÉRIMENTAUX AFFECTANT LA CONTRIBUTION DES MÉCANISMES ADAPTATIFS

Les conditions expérimentales ont une grande importance sur la nature de l'adaptation (Welch, 1986). L'adaptation obtenue dans nos études caractérise l'adaptation à court terme à une altération des distances par prismes bases externes, au sein de l'espace de préhension en environnement pauvre.

Les facteurs expérimentaux peuvent affecter le poids de chaque modalité sensorielle. Les poids respectifs de la vision et de la proprioception dépendent ainsi potentiellement de l'activité ou de la passivité du mouvement, et de la réduction des indices visuels.

Les mouvements actifs du sujet pendant l'exposition sont susceptibles d'augmenter le poids de la proprioception. Cet effet peut s'expliquer par la meilleure précision de la localisation par la proprioception d'un membre actif (Adamovich, et al., 1998; Paillard & Brouchon, 1968), même si cette opposition entre codage actif et passif de la proprioception a pu être remise en cause récemment (Cressman & Henriques, 2009).

La réduction de la vision de l'index à la seule vision d'un point lumineux placé sur l'index a pu diminuer le poids de la vision dans nos études. Plus généralement, la richesse de l'environnement visuel augmente le poids de la vision dans l'estimation des distances égocentriques alors qu'un environnement visuel pauvre (où l'information visuelle est principalement déterminée par la vergence) le diminue (Plooy, et al., 1998). Van Beers et al. (1999a) ont cependant montré que la localisation visuelle de la main était aussi précise avec un point lumineux qu'avec la vision naturelle de la main.

Un facteur similaire est le type de feedback visuel (continu vs. terminal) pendant l'exposition. L'influence du feedback visuel a été évoquée dans la section 2.3.2 de la première partie : une adaptation visuelle n'est généralement pas observée avec feedback visuel continu, alors qu'elle peut se développer si le feedback visuel est terminal (Welch, 1974, pour revue). Lors du feedback visuel continu, la disponibilité précoce et continue de l'information visuelle augmente son poids. Les modèles de pondération des indices, outre la notion de précision, intègrent la notion de disponibilité des indices (Landy, et al., 1995).

D'autres facteurs comme la vision préalable de la main ou la vitesse de pointage durant l'exposition affectent plus particulièrement la calibration sensorimotrice.

La vision de la position de départ de la main augmente la précision du pointage par un meilleur codage de la position de l'effecteur (Desmurget, et al., 1995; Prablanc, et al., 1979). La vision préalable de la main est donc susceptible de modifier le signal d'erreur terminale lié à l'introduction d'un prisme. Cet effet a été observé par Redding & Wallace (2001). La déviation visuelle de la position de départ de la main a entraîné une réduction de l'erreur terminale et par conséquence une diminution de l'adaptation motrice. Le fait que la position initiale de la main n'était pas visible dans nos études (étude 2) a pu favoriser le développement de la composante motrice de l'adaptation.

La vitesse des mouvements de pointage pendant l'exposition peut également influencer la nature des composantes adaptatives. Des mouvements très rapides (balistiques) favorisent l'adaptation motrice par rapport à l'adaptation proprioceptive. Des mouvements de pointage lents induisent une adaptation proprioceptive plutôt que motrice (Baily, 1972a). Les mouvements de pointage effectués dans nos études étaient réalisés à vitesse naturelle (avec une durée d'environ 400-500 ms pour un déplacement moyen de 30 cm).

CONCLUSION

"La science consiste à passer d'un étonnement à un autre" (Aristote)

Ce travail de thèse a porté sur les mécanismes adaptatifs à une altération des distances apparentes, la majeure partie des études antérieures s'étant focalisées sur l'altération de la direction visuelle. Les composantes de l'adaptation à une altération des distances apparentes ont consisté en une composante visuelle principale, une composante motrice mineure, sans composante proprioceptive. Ces composantes diffèrent de celles induites par l'exposition à une altération de la direction visuelle qui sont majoritairement proprioceptive et motrice. Ces différences sont attribuées à des variations en profondeur et en latéral de la précision de la localisation par la vision et la proprioception. Ces résultats doivent être situés dans le cadre de nos conditions expérimentales : exposition de courte durée (10 minutes environ), au sein de l'espace de préhension et en environnement pauvre. Ces limitations d'interprétation sont importantes à préciser car les conditions expérimentales sont déterminantes pour la nature et l'amplitude des composantes adaptatives.

Par ailleurs, la composante visuelle de l'adaptation est sous-tendue par deux mécanismes différents. Le premier mécanisme de recalibration induit par un conflit inter-sensoriel ou intra-sensoriel (par exemple indices binoculaires vs. indices monoculaires de distance) est classiquement décrit dans les études sur l'adaptation. Le second mécanisme de potentiation musculaire extra-oculaire induit par des ajustements oculomoteurs est souvent négligé dans les études sur l'adaptation.

Enfin, l'altération des distances apparentes a été obtenue par l'utilisation de deux dispositifs optiques modifiant de façon différente la demande en vergence en fonction de la distance d'observation. L'adaptation a consisté en un post-effet ne dépendant pas de la distance d'observation, contrairement aux résultats prédits sur la base du signal de vergence. Ces résultats sont probablement liés au faible signal d'erreur différentiel de distance dérivé de la vergence dans ces conditions expérimentales (environnement visuel pauvre, restriction des distances explorées à l'espace de préhension, durée d'exposition limitée).

Ce travail exploratoire sur les mécanismes adaptatifs à une altération méconnue de la localisation visuelle débouche sur de nouvelles questions.

Les propriétés dynamiques de l'adaptation (décours temporel, rémanence…) ainsi que la part des composantes de correction immédiate (capture visuelle/proprioceptive, correction stratégique cognitive), largement étudiées pour l'altération de la direction visuelle, restent à explorer dans le cadre de l'altération des distances apparentes.

Les interactions entre mécanismes de potentiation musculaire et de recalibration pour la composante visuelle de l'adaptation constituent également un sujet d'étude.

Par ailleurs, nos travaux pourraient également être étendus à des distances situées au-delà de l'espace de préhension. Les mécanismes adaptatifs (visuels) ne sont pas forcément les mêmes en fonction de l'espace visuel étudié et ne transfèrent pas nécessairement d'un espace à l'autre, notamment de l'espace de préhension à l'espace lointain. Ainsi, les effets du téléstéréoscope varient selon la distance d'observation : aux distances proches, l'augmentation de la vergence et celle des disparités sont efficientes. Aux distances moyennes, seule l'augmentation des disparités est sensible. Aux distances lointaines, l'effet du téléstéréoscope est négligeable. L'extension des distances testées au-delà de l'espace de préhension implique d'utiliser une méthode d'estimation des distances alternative au pointage manuel. Par ailleurs, il est probable que les effets du téléstéréoscope, ainsi que l'adaptation résultante soit différents en environnement visuel riche, et à fortiori en environnement naturel.

Enfin, une question théorique en suspens est la possibilité d'une adaptation dépendant de la distance d'observation, en adéquation avec la variation du conflit en fonction de la distance d'observation. Plus précisément, la possibilité d'une modification du gain de la relation vergence/distance perçue n'a pas été mise en évidence. L'élargissement de la gamme des distances explorées peut permettre de mettre en évidence les variations de l'adaptation en fonction de la distance. L'utilisation de distances apparentes identiques pour les pré- et post-tests et l'exposition permettrait également de s'affranchir de tout gradient de décroissance de l'adaptation aux distances non explorées pendant l'exposition[23]. Par ailleurs, l'utilisation de dispositifs optiques diminuant les distances apparentes (prismes bases internes et hypostéréoscope) pourrait permettre de mieux appréhender les capacités de recalibration de la relation vergence/distance perçue.

[23] Voir section 2.4 de la troisième partie

LISTE DES ACRONYMES

DP : Dioptrie prismatique

EMP : Eye muscle potentiation ou potentiation musculaire extra-oculaire

IPD : Interpupillary distance ou distance interpupillaire

PPC : Ponctum proximum de convergence

PPR : Physiological position of rest ou position physiologique de repos

SDT : Specific distance tendency

VSD : Vergence specified distance ou distance spécifiée par la vergence

ANNEXES

1 UNITÉS DE VERGENCE ET D'ACCOMMODATION

L'accommodation en dioptrie (D) est l'inverse de la distance de fixation en mètres. Afin de pouvoir comparer vergence et accommodation, la vergence peut être exprimée en angles-mètres (AM). La vergence en angle-mètres est l'inverse de la distance de fixation en mètres. La conversion des angles-mètres en degrés s'effectue par la relation suivante. La vergence en degrés V° correspondant à la vergence en angles-mètres V_{AM} est donnée par :

$V° = 2*\tan^{-1} (i*V_{AM}/2)$, i étant l'écart interpupillaire.

En pratique clinique, la vergence peut être exprimée par une troisième unité, la dioptrie prismatique (DP ou Δ). La dioptrie prismatique est l'unité utilisée pour exprimer la quantité de déviation d'un faisceau de lumière produite par un prisme. Une dioptrie prismatique correspond à une déviation de 1 cm sur une surface plane située à 1 m du prisme. La vergence en dioptrie prismatique est donc le rapport de l'écart interpupillaire en centimètres par la distance de fixation en mètres.

L'expression de la vergence en angle-mètres et en dioptries prismatiques n'est pas applicable aux distances proches. D'après Howard (2002).

2 ASPECTS MÉTHODOLOGIQUES

2.1 MESURE DES PHORIES : MÉTHODE DE MADDOX

Le sujet observe un point lumineux, un verre de Maddox étant placé devant un œil. Le verre de Maddox est composé de multiples baguettes cylindriques de fortes puissances. Un point lumineux observé à travers le Maddox donnera comme image rétinienne une droite rouge perpendiculaire à la direction des stries. Pour la mesure des phories horizontales, le Maddox est alors placé stries horizontales (devant l'œil gauche dans nos études). Le sujet aperçoit un point lumineux directement avec l'œil non couvert et une ligne rouge verticale avec l'autre œil à travers le Maddox. Ce test est utilisable en vision de loin en plaçant un point lumineux à 5 m devant le sujet, dans le plan médian, ainsi qu'en vision de près où le point lumineux est placé à 40 cm du sujet. Le sens de la déviation entre la ligne verticale et le point lumineux détermine la direction de la phorie, par interprétation de l'extériorisation. La puissance du prisme nécessaire à la superposition de la ligne verticale et du point lumineux détermine l'amplitude de la phorie.

2.2 CHOIX MÉTHODOLOGIQUES PROPRES À NOS ÉTUDES

Sont présentés dans cette annexe certains éléments méthodologiques non évoqués dans les articles pour des raisons de concision. Les choix méthodologiques vont être présentés chronologiquement, les études 3 et 4 ayant été réalisées en premier.

Etudes 3 et 4 : exposition boucle ouverte et boucle fermée au téléstéréoscope

L'exposition au téléstéréoscope a été réalisée préalablement aux études sur l'adaptation aux prismes. Un nombre important de sujets a été rejeté suite à des difficultés de fusion. La demande en vergence a donc été diminuée lors de l'exposition aux prismes, afin de faciliter la fusion.

Des expérimentations préliminaires ont été effectuées préalablement à l'étude 3, comportant l'estimation verbale de la distance de cibles en environnement naturel. La moitié des sujets ont jugé la position d'un objet familier (bouteille d'eau) sous téléstéréoscope plus

loin que sa position physique en se basant sur la taille apparente diminuée[24]. L'autre moitié des sujets l'ont jugée plus proche, en se basant sur la vergence. Ces observations illustrent le paradoxe taille-distance classiquement observé lors d'estimation verbale de distance[25] et ont orienté vers le choix de la méthode de pointage, plus robuste aux indices cognitifs, et de l'élimination de l'indice de taille.

Le téléstéréoscope modifiant également la taille apparente de la main du sujet, il a donc été décidé de placer une diode sur l'index pointeur dans l'obscurité pour permettre le feedback visuel, plutôt que d'autoriser la vision directe de la main.

Etudes 1 et 2 : exposition boucle ouverte et boucle fermée aux prismes bases externes

Suite aux difficultés de fusion engendrées par la forte demande en vergence chez certains sujets lors du port du téléstéréoscope, la demande en vergence a été réduite lors du port des prismes bases externes. La puissance des prismes (2x5 DP) a été choisie pour son utilisation fréquente dans les études de la littérature[26]. Certains auteurs associent des lentilles positives aux prismes bases externes afin d'assurer la congruence entre demande en vergence et demande accommodative (Owens & Leibowitz, 1980; Wallach & Frey, 1972a; Wallach, et al., 1972; Wallach & Smith, 1972). Cette correction n'était pas possible pour le téléstéréoscope, car la puissance de la lentille aurait alors dû varier avec la distance de fixation. Dans un souci de cohérence entre études, cette correction n'a pas été appliquée aux prismes. Ce critère n'était pas d'ailleurs crucial dans nos études qui s'effectuaient en environnement pauvre, avec des stimulations accommodatives pauvres.

[24] Selon le principe d'invariance taille-distance (voir section 3.1.2 de la première partie).
[25] Voir section 1.3.1.2.1 de la première partie
[26] Voir article 1

3 SCHÉMA FONCTIONNEL DES PROCESSUS ADAPTATIFS À UNE ALTÉRATION DES DISTANCES APPARENTES PAR PRISMES BASES EXTERNES

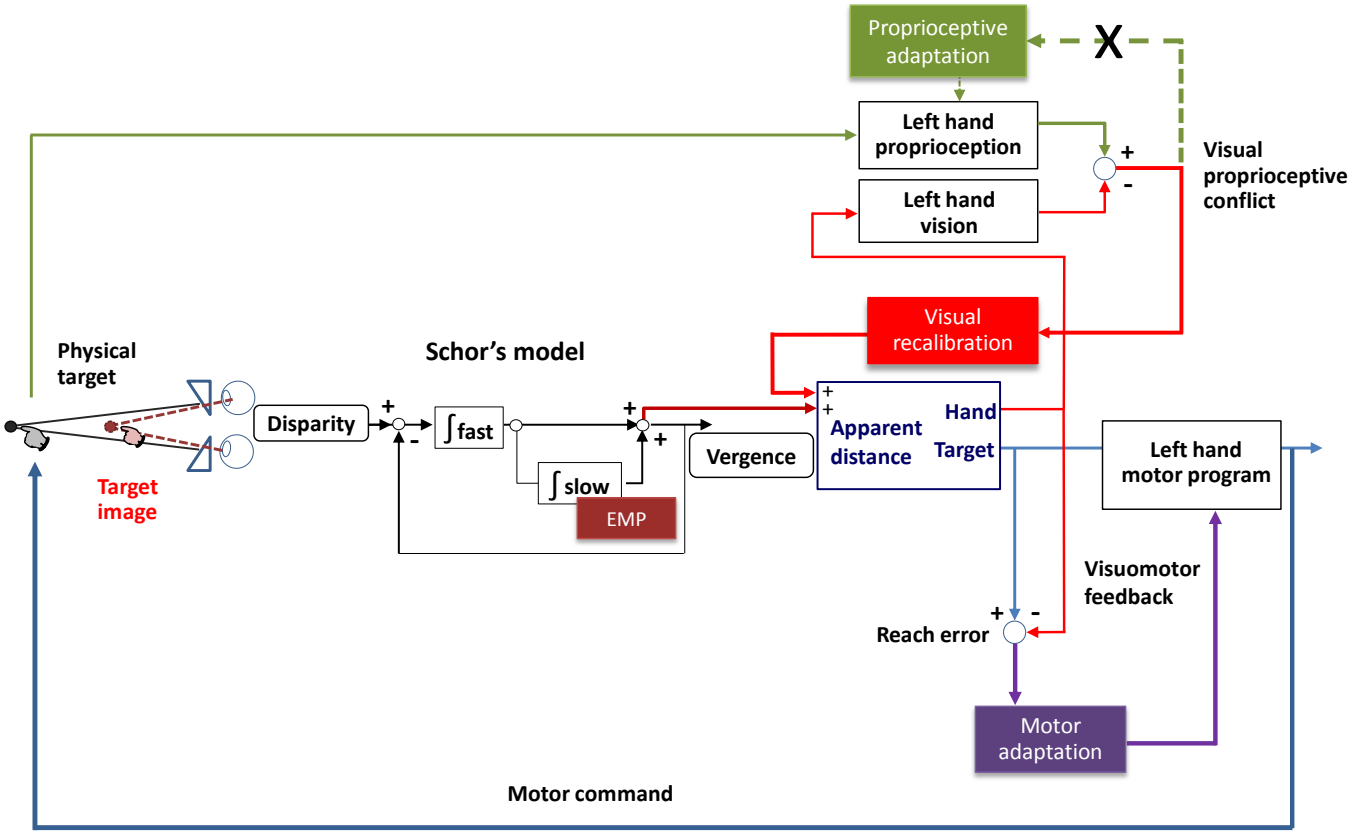


Figure 16. Schéma fonctionnel des processus adaptatifs à une altération des distances apparentes par prismes bases externes.

L'augmentation de la demande en vergence fusionnelle entraîne une augmentation de la vergence tonique (potentiation musculaire extra-oculaire ou EMP). La modification consécutive de l'efférence produit une augmentation des distances apparentes (flèche rouge foncé). Le conflit entre vision de la main (gauche) exposée (flèche rouge clair ascendante) et proprioception de la main exposée (flèche verte) induit un processus de recalibration visuelle avec augmentation des distances apparentes. Les processus d'EMP et de recalibration visuelle modifient les distances apparentes dans le même sens, pour ces conditions expérimentales de sur-convergence. Le conflit visuo-proprioceptif n'a pas induit de composante adaptative proprioceptive dans les conditions expérimentales utilisées. L'écart entre position vue de la cible (flèche bleu clair) et position vue de la main exposée (flèche rouge clair descendante), constituant l'erreur terminale de pointage, induit la réorganisation des commandes motrices sur la main exposée (flèches violettes). La composante motrice de l'adaptation est également influencée par la discordance entre la copie efférente de la commande motrice de la main exposée et les réafférences visuelles correspondantes (non représentée sur la figure).

4 AUTRES PUBLICATIONS

4.1 RANG A

Neveu, P., Priot, A.-E., Plantier, J., & Roumes, C. (2010). Short exposure to telestereoscope affects the oculomotor system. *Ophthalmic & Physiological Optics, 30*(6), 806-815.

4.2 RANG B

Priot, A.-E., Paillé, D., Neveu, P., Philippe, M., Buffat, S., Prablanc, C., Plantier, J., & Roumes, C. (2009). Some recent studies on spatial perception in Helmet-Mounted Displays. *Médecine Aéronautique et Spatiale, 50*(188), 5-10.

4.3 COMMUNICATIONS DANS DES CONGRÈS INTERNATIONAUX AVEC COMITÉ DE LECTURE

Priot, A.-E., Laboissière, R., Sillan, O., Prablanc, C., & Roumes, C. (2010). Short-term components of visuomotor adaptation to prism-induced distortion of distance. *Journal of Vision, 10*(7), 1136.

Priot, A.-E., Roumes, C., Prablanc, C., & Laboissière, R. (2009). Free open-loop pointing to a binocular target: drift and between-/within- subject variations. 7th edition of the international conference on Progress in Motor Control, July 23-25, Marseille, France.

Neveu, P., Priot, A.-E., Fuchs, P., & Roumes, C. (2009). Do dynamics models of accommodation/vergence relationship apply for hyperstereoscopic stimuli? *Perception, 38 ECVP Abstract Supplement*, 49.

Priot, A.-E., Roumes, C., Laboissière, R., Laurent, D., & Prablanc, C. (2008). Telestereoscopic viewing within prehension space: initial effects and short-term visual adaptation. *Perception, 37 ECVP Abstract Supplement*, 13.

Priot, A.-E., Charbonneau, M., & Paillé, D. (2008). Spatial constraints for 3D perception in Helmet-Mounted Displays. In R. W. Brown, P. L. Marasco, T. H. Harding & S. A. Jennings (Eds.), *Head- and Helmet-Mounted Display XIII: Design and Applications*. Proceedings of SPIE (Vol. 6955, art. n° 69550G, pp. 69550G1-7). Bellingham, WA: SPIE.

Charbonneau, M., Priot, A.-E., Roumes, C., & Léger, A. (2008). Comparative effects of vergence/accommodation conflicts with different interocular separation and viewing distances. In R. W. Brown, P. L. Marasco, T. H. Harding & S. A. Jennings (Eds.), *Head- and Helmet-Mounted Display XIII: Design and Applications*. Proceedings of SPIE (Vol. 6955, art. n° 69550J, pp. 69550J1-12). Bellingham, WA: SPIE.

RÉFÉRENCES

Adamovich, S. V., Berkinblit, M. B., Fookson, O., & Poizner, H. (1998). Pointing in 3D space to remembered targets. I. Kinesthetic versus visual target presentation. *Journal of Neurophysiology, 79*, 2833-2846.

Allison, R. S., Gillam, B. J., & Vecellio, E. (2009). Binocular depth discrimination and estimation beyond interaction space. *Journal of Vision, 9*, 10. 11-14.

Alpern, M. (1962). Kinematics of the eye In H. Davson (Ed.), *The eye* (Vol. 3, pp. 15-27). New York: Academic Press.

Alpern, M. (1969). Types of movement. In H. Davson (Ed.), *The eye* (2nd ed., Vol. 3, pp. 65-174). New York: Academic Press.

Alpern, M., Kincaid, W. M., & Lubeck, M. J. (1959). Vergence and accommodation. III. Proposed definitions of the AC/A ratios. *American Journal of Ophthalmology, 48*, 141-148.

Angelaki, D. E., Gu, Y., & DeAngelis, G. C. (2009). Multisensory integration: psychophysics, neurophysiology, and computation. *Current Opinion in Neurobiology, 19*, 452-458.

Atkins, J. E., Fiser, J., & Jacobs, R. A. (2001). Experience-dependent visual cue integration based on consistencies between visual and haptic percepts. *Vision Research, 41*, 449-461.

Atkins, J. E., Jacobs, R. A., & Knill, D. C. (2003). Experience-dependent visual cue recalibration based on discrepancies between visual and haptic percepts. *Vision Research, 43*, 2603-2613.

Baily, J. S. (1972a). Adaptation to prisms: do proprioceptive changes mediate adapted behaviour with ballistic arm movements? *Quaterly Journal of Experimental Psychology, 24*, 8-20.

Baily, J. S. (1972b). Arm-body adaptation with passive arm movements. *Perception & Psychophysics, 12*, 39-44.

Baird, J. C. (1970). *Psychophysical analysis of visual space*. Oxford: Pergamon Press.

Baird, J. W. (1903). The influence of accommodation and convergence upon the perception of depth. *American Journal of Psychology, 14*, 150-200.

Baizer, J. S., & Glickstein, M. (1973). Role of cerebellum in prism adaptation. *The Journal of Physiology, 236*, 34-35.

Baizer, J. S., Kralj-Hans, I., & Glickstein, M. (1999). Cerebellar lesions and prism adaptation in macaque monkeys. *Journal of Neurophysiology, 81*, 1960-1965.

Bappert, J. (1923). Neue Untersuchungen zum Problem des Verhaltnisses von Akkommodation und Konvergenz zur Wahrnehmung der Tiefe. *Zeitschrift für Psychologie, 90*, 167-203.

Baraduc, P., & Wolpert, D. M. (2002). Adaptation to a visuomotor shift depends on the starting posture. *Journal of Neurophysiology, 88*, 973-981.

Battaglia, P. W., Jacobs, R. A., & Aslin, R. N. (2003). Bayesian integration of visual and auditory signals for spatial localization. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, Image Science, and Vision, 20*, 1391-1397.

Bedford, F. L. (1989). Constraints on learning new mappings between perceptual dimensions. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance, 15*, 232-248.

Bennett, A. G., & Francis, J. L. (1962). The eye as an optical system. In H. Davson (Ed.), *The eye* (Vol. 4, pp. 101-131). New York: Academic Press.

Berkeley, G. (1709). *An essay towards a new theory of vision*. Dublin. Reprinted 1922 Dutton, New York: Jeremy Pepyat.

Berryhill, M. E., Fendrich, R., & Olson, I. R. (2009). Impaired distance perception and size constancy following bilateral occipitoparietal damage. *Experimental Brain Research, 194*, 381-393.

Bingham, G. P., & Pagano, C. C. (1998). The necessity of a perception-action approach to definite distance perception: monocular distance perception to guide reaching. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance, 24*, 145-168.

Bishop, P. O. (1989). Vertical disparity, egocentric distance and stereoscopic depth constancy: a new interpretation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 237*, 445-469.

Blohm, G., Khan, A. Z., Ren, L., Schreiber, K. M., & Crawford, J. D. (2008). Depth estimation from retinal disparity requires eye and head orientation signals. *Journal of Vision, 8*, 3. 1-23.

Bobier, W. R., & McRae, M. (1996). Gain changes in the accommodative convergence cross-link. *Ophthalmic & Physiological Optics, 16*, 318-325.

Boff, K. R., & Lincoln, J. E. (1988). *Engineering data compendium: Human perception and performance* (Vol. 2). Wright-Patterson AFB, OH: AAMRL.

Bohman, C. E., & Saladin, J. J. (1980). The relation between night myopia and accommodative convergence. *American Journal of Optometry and Physiological Optics, 57*, 551-558.

Brenner, E., & Smeets, J. B. (2000). Comparing extra-retinal information about distance and direction. *Vision Research, 40*, 1649-1651.

Brenner, E., & van Damme, W. J. (1998). Judging distance from ocular convergence. *Vision Research, 38*, 493-498.

Brown, L. E., Rosenbaum, D. A., & Sainburg, R. L. (2003). Limb position drift: implications for control of posture and movement. *Journal of Neurophysiology, 90*, 3105-3118.

Burge, J., Girshick, A. R., & Banks, M. S. (2010). Visual-haptic adaptation is determined by relative reliability. *Journal of Neuroscience, 30*, 7714-7721.

Burgess, N. (2008). Spatial cognition and the brain. *Annals of the New York Academy of Sciences, 1124*, 77-97.

Canon, L. K. (1970). Intermodality inconsistency of input and directed attention as determinants of the nature of adaptation. *Journal of Experimental Psychology, 84*, 141-147.

Canon, L. K. (1971). Directed attention and maladaptive "adaptation" to displacement of the visual field. *Journal of Experimental Psychology, 88*, 403-408.

Carter, D. B. (1963). Effects of prolonged wearing of prism. *American Journal of Optometry and Archives of American Academy of Optometry, 40*, 265-273.

Carter, D. B. (1964). Fixation disparity with and without foveal fusion contours. *American Journal of Optometry and Archives of American Academy of Optometry, 41*, 729-736.

Carter, D. B. (1965). Fixation disparity and heterophoria following prolonged wearing of prisms. *American Journal of Optometry and Archives of American Academy of Optometry, 42*, 141-152.

Ciuffreda, K. J. (1991). Accommodation and its anomalies. In W. N. Charman (Ed.), *Vision and visual dysfunction* (pp. 231-279). London: MacMillan Press.

Clower, D. M., Hoffman, J. M., Votaw, J. R., Faber, T. L., Woods, R. P., & Alexander, G. E. (1996). Role of posterior parietal cortex in the recalibration of visually guided reaching. *Nature, 383*, 618-621.

Coello, Y., Richaud, S., Magne, P., & Rossetti, Y. (2003). Vision for spatial perception and vision for action: a dissociation between the left-right and near-far dimensions. *Neuropsychologia, 41*, 622-633.

Cohen, M. M. (1967). Continuous versus terminal visual feedback in prism aftereffects. *Perceptual and Motor Skills, 24*, 1295-1298.

Cohen, M. M., & Held, R. (1960). *Degrading visual-motor coordination by exposure to disordered re-afferent stimulation*. Paper presented at the meeting of Eastern Psychological Association, New York.

Collewijn, H., & Erkelens, C. J. (1990). Binocular eye movements and the perception of depth. In E. Kowler (Ed.), *Eye movements and their role in visual and cognitive processes: reviews of oculomotor research* (Vol. 4, pp. 213-261). Amsterdam: Elsevier.

Coren, S. (1966). Adaptation to prismatic displacement as function of the amount of available information. *Psychonomic Science, 4*, 407-408.

Craske, B. (1966). Change in transfer function of joint receptor output. *Nature, 210*, 764-765.

Craske, B., & Crawshaw, M. (1974). Adaptive changes of opposite sign in the oculomotor systems of the two eyes. *The Quaterly Journal of Experimental Psychology, 26*, 106-113.

Craske, B., & Crawshaw, M. (1975). Oculomotor adaptation to prisms is not simply a muscle potentiation effect. *Perception & Psychophysics, 18*, 105-106.

Craske, B., & Crawshaw, M. (1978). Spatial discordance is a sufficient condition for oculomotor adaptation to prisms: Eye muscle potentiation need not be a factor. *Perception & Psychophysics, 23*, 75-79.

Cressman, E. K., & Henriques, D. Y. (2009). Sensory recalibration of hand position following visuomotor adaptation. *Journal of Neurophysiology, 102*, 3505-3518.

Cutting, J. E. (1997). High-performance computing and human vision I. *Behavior Research Methods, 29*, 27-36.

Cutting, J. E. (2003). Reconceiving perceptual space. In H. Hecht, R. Schwartz & M. Atherton (Eds.), *Perceiving pictures: An interdisciplinary approach to pictorial space* (pp. 215-238). Cambridge, MA: MIT Press.

Danckert, J., Goldberg, L., & Broderick, C. (2009). Damage to superior parietal cortex impairs pointing in the sagittal plane. *Experimental Brain Research, 195*, 183-191.

Day, R. H., & Singer, G. (1967). Sensory adaptation and behavioral compensation with spatially transformed vision and hearing. *Psychological Bulletin, 67*, 307-322.

Descartes, R. (1637). *La dioptrique*. Leyden: Maire J.

Descartes, R. (1664). Le monde. Traité de l'homme. In C. Adam & P. Tannery (Eds.), *Oeuvres de Descartes* (Vol. XI, pp. 155-162). Paris: Librairies Philosophie J. Vrin.

Desmurget, M., Rossetti, Y., Prablanc, C., Stelmach, G. E., & Jeannerod, M. (1995). Representation of hand position prior to movement and motor variability. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology, 73*, 262-272.

Devisme, C. (2008). *Etude de l'influence des disparités horizontales et verticales sur la perception de la profondeur en champ visuel périphérique.* Thèse de doctorat en sciences cognitives, Paris VI.

Dewar, R. (1971). Adaptation to displaced vision: Variations on the "prismatic shaping" technique. *Perception & Psychophysics, 9*, 155-157.

Diedrichsen, J., Hashambhoy, Y., Rane, T., & Shadmehr, R. (2005). Neural correlates of reach errors. *Journal of Neuroscience, 25*, 9919-9931.

Dixon, E. T. (1895). On the relation between accommodation and convergence to our sense of depth. *Mind, 4*, 195-212.

Donaldson, I. M. (2000). The functions of the proprioceptors of the eye muscles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 355*, 1685-1754.

Eadie, A. S., & Carlin, P. J. (1995). Evolution of control system models of ocular accommodation, vergence and their interaction. *Medical & Biological Engineering & Computing, 33*, 517-524.

Ebenholtz, S. M. (1974). The possible role of eye-muscle potentiation in several forms of prism adaptation. *Perception, 3*, 477-485.

Ebenholtz, S. M. (1981). Hysteresis effects in the vergence control system: Perceptual implications. In D. F. Fisher, R. A. Monty & J. W. Senders (Eds.), *Eye movements: Visual perception and cognition* (pp. 83-94). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Ebenholtz, S. M., & Fisher, S. K. (1982). Distance adaptation depends upon plasticity in the oculomotor control system. *Perception & Psychophysics, 31*, 551-560.

Ebenholtz, S. M., & Wolfson, D. M. (1975). Perceptual aftereffects of sustained convergence. *Perception & Psychophysics, 17*, 485-491.

Ellerbrock, V. J. (1949). Experimental investigation of vertical fusional movements. *American Journal of Optometry and Archives of American Academy of Optometry, 26*, 327-337; 388-399.

Ellerbrock, V. J. (1952). The effect of aniseikonia on the amplitude of vertical divergence. *American Journal of Optometry and Archives of American Academy of Optometry, 29*, 403-415.

Epstein, W. (1975). Recalibration by pairing: a process of perceptual learning. *Perception, 4*, 59-72.

Erkelens, C. J. (1987). Adaptation of ocular vergence to stimulation with large disparities. *Experimental Brain Research, 66*, 507-516.

Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature, 415*, 429-433.

Ernst, M. O., Banks, M. S., & Bulthoff, H. H. (2000). Touch can change visual slant perception. *Nature Neuroscience, 3*, 69-73.

Fender, D., & Julesz, B. (1967). Extension of Panum's fusional area in binocularly stabilized vision. *Journal of the Optical Society of America, 57*, 819-830.

Ferman, L., Collewijn, H., Jansen, T. C., & Van den Berg, A. V. (1987). Human gaze stability in the horizontal, vertical and torsional direction during voluntary head movements, evaluated with a three-dimensional scleral induction coil technique. *Vision Research, 27*, 811-828.

Ferraina, S., Battaglia-Mayer, A., Genovesio, A., Archambault, P., & Caminiti, R. (2009). Parietal encoding of action in depth. *Neuropsychologia, 47*, 1409-1420.

Field, D. P., Shipley, T. F., & Cunningham, D. W. (1999). Prism adaptation to dynamic events. *Perception & Psychophysics, 61*, 161-176.

Fincham, E. F. (1962). Accommodation and convergence in the absence of retinal images. *Vision Research, 1*, 425-440.

Fincham, E. F., & Walton, J. (1957). The reciprocal actions of accommodation and convergence. *The Journal of Physiology, 137*, 488-508.

Fisher, S. K., & Ciuffreda, K. J. (1988). Accommodation and apparent distance. *Perception, 17*, 609-621.

Fisher, S. K., & Ciuffreda, K. J. (1990). Adaptation to optically-increased interocular separation under naturalistic viewing conditions. *Perception, 19*, 171-180.

Fisher, S. K., Ciuffreda, K. J., Tannen, B., & Super, P. (1988). Stability of tonic vergence. *Investigative Ophthalmology & Visual Science, 29*, 1577-1581.

Fisher, S. K., & Ebenholtz, S. M. (1986). Does perceptual adaptation to telestereoscopically enhanced depth depend on the recalibration of binocular disparity? *Perception & Psychophysics, 40*, 101-109.

Foley, J. E., & Maynes, F. J. (1969). Comparison of training methods in the production of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology, 81*, 151-155.

Foley, J. M. (1967). Disparity increase with convergence for constant perceptual criteria. *Perception & Psychophysics, 2*, 605-609.

Foley, J. M. (1976). Successive stereo and vernier position discrimination as a function of dark interval duration. *Vision Research, 16*, 1269-1273.

Foley, J. M. (1977). Effect of distance information and range on two indices of visually perceived distance. *Perception, 6*, 449-460.

Foley, J. M. (1980). Binocular distance perception. *Psychological Review, 87*, 411-434.

Foley, J. M. (1985). Binocular distance perception: Egocentric distance tasks. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance, 11*, 133-149.

Foley, J. M. (1991). Binocular space perception. In D. Regan (Ed.), *Binocular Vision* (Vol. 9, pp. 75-92). London: Macmillian Press.

Foley, J. M., & Held, R. (1972). Visually directed pointing as a function of target distance, direction, and available cues. *Perception & Psychophysics, 12*, 263-268.

Freedman, S. J. (1968). On the mechanisms of perceptual compensation. In S. J. Freedman (Ed.), *The neuropsychology of spatially oriented behavior*. Homewood, IL: Dorsey.

Gamlin, P. D. (2002). Neural mechanisms for the control of vergence eye movements. *Annals of the New York Academy of Sciences, 956*, 264-272.

Gauthier, G. M., Nommay, D., & Vercher, J. L. (1990a). Ocular muscle proprioception and visual localization of targets in man. *Brain, 113*(Pt 6), 1857-1871.

Gauthier, G. M., Nommay, D., & Vercher, J. L. (1990b). The role of ocular muscle proprioception in visual localization of targets. *Science, 249*, 58-61.

Genovesio, A., & Ferraina, S. (2004). Integration of retinal disparity and fixation-distance related signals toward an egocentric coding of distance in the posterior parietal cortex of primates. *Journal of Neurophysiology, 91*, 2670-2684.

Ghahramani, Z., Wolpert, D. M., & Jordan, M. I. (1997). Computational models for sensorimotor integration. In P. G. Morasso & V. Sanguineti (Eds.), *Self-organization, computational maps and motor control* (pp. 117-147). Amsterdam: Elsevier.

Ghilardi, M. F., Gordon, J., & Ghez, C. (1995). Learning a visuomotor transformation in a local area of work space produces directional biases in other areas. *Journal of Neurophysiology, 73*, 2535-2539.

Gilinsky, A. S. (1951). Perceived size and distance in visual space. *Psychological Review, 58*, 460-482.

Gogel, W. C. (1961a). Convergence as a cue to absolute distance. *The Journal of Psychology, 52*, 287-301.

Gogel, W. C. (1961b). Convergence as a cue to the perceived distance of objects in a binocular configuration. *The Journal of Psychology, 53*, 475-489.

Gogel, W. C. (1969). The sensing of retinal size. *Vision Research, 9*, 1079-1094.

Gogel, W. C. (1972). Scalar perceptions with binocular cues of distance. *The American Journal of Psychology, 85*, 477-497.

Gogel, W. C. (1976). An indirect method of measuring perceived distance from familiar size. *Perception & Psychophysics, 20*, 419-429.

Gogel, W. C. (1978). Size, distance, and depth perception. In E. C. Carterette & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception* (Vol. 9. Perceptual processing, pp. 305-308). New York: Academic Press.

Gogel, W. C., & Da Silva, J. A. (1987). A two-process theory of the response to size and distance. *Perception & Psychophysics, 41*, 220-238.

Gogel, W. C., Loomis, J. M., Newman, N. J., & Sharkey, T. J. (1985). Agreement between indirect measures of perceived distance. *Perception & Psychophysics, 37*, 17-27.

Gogel, W. C., & Tietz, J. D. (1973). Absolute motion parallax and the specific distance tendency. *Perception & Psychophysics 13*, 284-292.

Gogel, W. C., & Tietz, J. D. (1979). A comparison of oculomotor and motion parallax cues of egocentric distance. *Vision Research, 19*, 1161-1170.

Goodale, M. A. (2010). Transforming vision into action. *Vision Research, in press*. doi: 10.1016/j.visres.2010.07.027

Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences, 15*, 20-25.

Goodale, M. A., Milner, A. D., Jacobson, L. S., & Carey, D. P. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature, 349*, 154-156.

Hamilton, C. R. (1964). Intermanual transfer of adaptation to prisms. *The American Journal of Psychology, 77*, 457-462.

Hamilton, C. R., & Bossom, J. (1964). Decay of prism aftereffects. *Journal of Experimental Psychology, 67*, 148-150.

Harris, C. S. (1963). Adaptation to displaced vision: visual, motor, or proprioceptive change? *Science, 140*, 812-813.

Harris, C. S. (1965). Perceptual adaptation to inverted, reversed, and displaced vision. *Psychological Review, 72*, 419-444.

Harris, C. S. (1974). Beware of the straight-ahead shift - non perceptual change in experiments on adaptation to displaced vision. *Perception, 3*, 461-476.

Hatada, Y., Miall, R. C., & Rossetti, Y. (2006). Long-lasting aftereffect of a single prism adaptation: Directionally biased shift in proprioception and late onset shift of internal egocentric reference frame. *Experimental Brain Research, 174*, 189-198.

Hay, J. C., & Pick, H. L., Jr. (1966). Visual and proprioceptive adaptation to optical displacement of the visual stimulus. *Journal of Experimental Psychology, 71*, 150-158.

Hay, J. C., Pick, H. L., Jr., & Ikeda, K. (1965). Visual capture produced by prism spectacles. *Psychonomic Science, 2*, 215-216.

Hay, L. (1970). Contribution à l'étude de l'organisation de l'espace postural chez l'homme : étude expérimentale de l'adaptation des différents segments du corps à une déviation prismatique du champ visuel. *Cahiers de Psychologie, 13*, 3-24.

Hay, L., & Brouchon, M. (1972). Analyse de la réorganisation des coordinations visuo-motrices chez l'homme [Analysis of the reorganization of visual-motor coordination in man]. *L'Année Psychologique (Paris), 72*, 25-38.

Hein, A., & Held, R. (1962). A neural model for labile sensorimotor coordinations. In E. E. Bernard & M. R. Kare (Eds.), *Biological prototypes and synthetic systems* (Vol. 1). New York: Plenum.

Held, R. (1961). Exposure-history as a factor in maintaining stability of perception and coordination. *The Journal of Nervous and Mental Disease, 132*, 26-32.

Held, R. (1965). Plasticity in sensory-motor systems. *Scientific American, 213*, 84-94.

Held, R., & Freedman, S. J. (1963). Plasticity in human sensorimotor control. *Science, 142*, 455-462.

Held, R., & Gottlieb, N. (1958). Technique for studying adaptation to disarranged hand eye coordination. *Perceptual and Motor Skills, 8*, 83-86.

Held, R., & Hein, A. (1958). Adaptation to disarranged hand-eye coordination contingent upon re-afferent stimulation. *Perceptual and Motor Skills, 8*, 87-90.

Held, R., & Hein, A. (1963). Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology, 56*, 872-876.

Helmholtz, H., von. (1910). *Handbuch der Physiologischen Optik. 3rd edition. Voss, Leipzig. English translation by JPC Southall (1925) Treatise on physiological optics* (Vol. 3. The Perceptions of Vision). Rochester, NY: Optical Society of America.

Hering, E. (1868). *Die Lehre vom Binocularen Sehen. Engelman, Leipzig. English translation by B. Brideman and L. Stark (1977)*. New York: Plenum Press.

Heuer, H., & Lüschow, U. (1983). Aftereffects of sustained convergence: some implications of the eye muscle potentiation hypothesis. *Perception, 12*, 337-346.

Hillebrand, F. (1893). Die Stabilität der Raumwerte auf der Netzhaut. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnersorgane, 5*, 1-60.

Hokoda, S. C., & Ciuffreda, K. J. (1983). Theoretical and clinical importance of proximal vergence and accommodation. In C. M. Schor & K. J. Ciuffreda (Eds.), *Vergence eye movements: basic and clinical aspects* (pp. 75-97). Boston, MA: Butterworths.

Howard, I. P. (1970). The adaptability of the visual-motor system. In K. J. Connolly (Ed.), *Mechanisms of motor skill development*. London: Academic Press.

Howard, I. P. (2002). *Seeing in depth* (Vol. 1. Basic mechanisms). Toronto: I. Porteous.

Howard, I. P., Anstis, T., & Lucia, H. C. (1974). The relative lability of mobile and stationary components in a visual-motor adaptation task. *The Quaterly Journal of Experimental Psychology, 26*, 293-300.

Howard, I. P., & Rogers, B. J. (2002). *Seeing in depth* (Vol. 2. Depth perception). Toronto: I. Porteous.

Howard, I. P., & Templeton, W. B. (1966). *Human spatial orientation*. New York: Wiley.

Hughes, J. R. (1958). Post-tetanic potentiation. *Physiological Reviews, 38*, 91-113.

Hung, G. K. (1992). Adaptation model of accommodation and vergence. *Ophthalmic & Physiological Optics, 12*, 319-326.

Hung, G. K., & Semmlow, J. L. (1980). Static behavior of accommodation and vergence: computer simulation of an interactive dual-feedback system. *IEEE Transactions on Bio-Medical Engineering, 27*, 439-447.

Hung, G. K., Semmlow, J. L., & Ciuffreda, K. J. (1986). A dual-mode dynamic model of the vergence eye movement system. *IEEE Transactions on Bio-Medical Engineering, 33*, 1021-1028.

Ingram, H. A., van Donkelaar, P., Cole, J., Vercher, J. L., Gauthier, G. M., & Miall, R. C. (2000). The role of proprioception and attention in a visuomotor adaptation task. *Experimental Brain Research, 132*, 114-126.

Israël, I., Chapuis, N., Glasauer, S., Charade, O., & Berthoz, A. (1993). Estimation of passive horizontal linear whole-body displacement in humans. *Journal of Neurophysiology, 70*, 1270-1273.

Ivanoff, A., & Bourdy, C. (1954). Le comportement de la convergence en vision nocturne (The behavior of convergence in night vision). *Annales d'Optique Oculaire, 3*, 70-75.

Jiang, B. C., & Ramamirtham, R. (2005). The adaptive effect of narrowing the interocular separation on the AC/A ratio. *Vision Research, 45*, 2704-2709.

Jones, R. (1977). Anomalies of disparity detection in the human visual system. *The Journal of Physiology, 264*, 621-640.

Jones, R. (1980). Fusional vergence: sustained and transient components. *American Journal of Optometry and Physiological Optics, 57*, 640-644.

Jones, R., & Kerr, K. E. (1971). Motor responses to conflicting asymmetrical vergence stimulus information. *American Journal of Optometry and Archives of American Academy of Optometry, 48*, 989-1000.

Judge, S. J. (1991). Vergence. In R. H. S. Carpenter (Ed.), *Vision and visual dysfunction* (Vol. 8. Eye movements, pp. 157-172). Cambridge, UK: Macmillan Press.

Judge, S. J. (1996). How is binocularity maintained during convergence and divergence? *Eye (London, England), 10 (Pt 2)*, 172-176.

Judge, S. J., & Cumming, B. G. (1986). Neurons in the monkey midbrain with activity related to vergence eye movement and accommodation. *Journal of Neurophysiology, 55*, 915-930.

Judge, S. J., & Miles, F. A. (1985). Changes in the coupling between accommodation and vergence eye movements induced in human subjects by altering the effective interocular separation. *Perception, 14*, 617-629.

Kalil, R. E., & Freedman, S. J. (1966). Persistence of ocular rotation following compensation for displaced vision. *Perceptual and Motor Skills, 22*, 135-139.

Kertesz, A. E. (1983). Vertical and cyclofusional disparity vergence. In C. M. Schor & K. J. Ciuffreda (Eds.), *Vergence eye movements: basic and clinical aspects* (pp. 317-348). Boston: Butterworths.

Kitazawa, S., Kimura, T., & Uka, T. (1997). Prism adaptation of reaching movements: specificity for the velocity of reaching. *Journal of Neuroscience, 17*, 1481-1492.

Knill, D. C., & Pouget, A. (2004). The Bayesian brain: the role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends in Neurosciences, 27*, 712-719.

Kohler, I. (1964). *The formation and transformation of the perceptual world*. New York: International Universities Press.

Kohnstamm, O. (1915). Demonstration einer katatonieartigen Ersheinung beim Gesunden. *Neurologisches Zentralblatt, 34*, 290-291.

Kornheiser, A. S. (1976). Adaptation to laterally displaced vision: A review. *Psychological Bulletin, 83*, 783-816.

Krakauer, J. W., Pine, Z. M., Ghilardi, M. F., & Ghez, C. (2000). Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. *Journal of Neuroscience, 20*, 8916-8924.

Krishnan, V. V., Phillips, S., & Stark, L. (1973). Frequency analysis of accommodation, accommodative vergence and disparity vergence. *Vision Research, 13*, 1545-1554.

Krishnan, V. V., Shirachi, D., & Stark, L. (1977). Dynamic measures of vergence accommodation. *American Journal of Optometry and Physiological Optics, 54*, 470-473.

Krishnan, V. V., & Stark, L. (1977). A heuristic model for the human vergence eye movement system. *IEEE Transactions on Bio-Medical Engineering, 24*, 44-49.

Künnapas, T. M. (1960). Scales for subjective distance. *Scandinavian Journal of Psychology, 1*, 187-192.

Kurata, K., & Hoshi, E. (1999). Reacquisition deficits in prism adaptation after muscimol microinjection into the ventral premotor cortex of monkeys. *Journal of Neurophysiology, 81*, 1927-1938.

Lackner, J. R. (1973). Visual rearrangement affects auditory localization. *Neuropsychologia, 11*, 29-32.

Landy, L. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M. (1995). Measurement and modeling of depth cue combination: in defense of weak fusion. *Vision Research, 35*, 389-412.

Leibowitz, H. W., & Owens, D. A. (1978). New evidence for the intermediate position of relaxed accommodation. *Documenta Ophthalmologica, 46*, 133-147.

Levy, J. (1969). Physiological position of rest and phoria. *American Journal of Ophthalmology, 68*, 706-713.

Lewald, J. (2002). Rapid adaptation to auditory-visual spatial disparity. *Learning & Memory, 9*, 268-278.

Luauté, J., Schwartz, S., Rossetti, Y., Spiridon, M., Rode, G., Boisson, D. (2009). Dynamic changes in brain activity during prism adaptation. *Journal of Neuroscience, 29*, 169-178.

Maddox, E. E. (1893). *The clinical use of prisms; and the decentering of lenses. 2nd edition*. Bristol: John Wright & Sons.

Magescas, F., & Prablanc, C. (2006). Automatic drive of limb motor plasticity. *Journal of Cognitive Neuroscience, 18*, 75-83.

Magne, P., & Coello, Y. (2002). Retinal and extra-retinal contribution to position coding. *Behavioural Brain Research, 136*, 277-287.

Maloney, L. T., & Landy, M. S. (1985). A statistical framework for robust fusion of depth information. *Proceedings of SPIE: Visual Communications and Image Processing IV, vol 1199*, 1154-1163.

Mamassian, P., Landy, M. S., & Maloney, L. T. (2002). Bayesian modelling of visual perception. In R. P. N. Rao, B. A. Olshausen & M. S. Lewicki (Eds.), *Probabilistic models of the brain: Perception and neural function* (pp. 13-36). Cambridge, MA: MIT Press.

Martin, T. A., Keating, J. G., Goodkin, H. P., Bastian, A. J., & Thach, W. T. (1996). Throwing while looking through prisms. II. Specificity and storage of multiple gaze-throw calibrations. *Brain, 119*, 1199-1211.

Massaro, D. W. (1988). Ambiguity in perception and experimentation. *Journal of Experimental Psychology. General, 117*, 417-421.

Matthaei, R. (1924). Nachbewegungen beim Menshen. (Untersuchungen uber das sog. Kohnstammsche Phänomen). *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie, 202*, 587-600.

Mayhew, J. E., & Longuet-Higgins, H. C. (1982). A computational model of binocular depth perception. *Nature, 297*, 376-378.

Mays, L. E., & Gamlin, P. D. (1995). Neuronal circuitry controlling the near response. *Current Opinion in Neurobiology, 5*, 763-768.

McLaughlin, S. C., & Bower, J. L. (1965). Selective intermanual transfer of adaptive effects during adaptation to prisms. *Psychonomic science, 3*, 69-70.

McLin, J., Leon N., Schor, C. M., & Kruger, P. B. (1988). Changing size (looming) as a stimulus to accommodation and vergence. *Vision Research, 28*, 883-898.

Meredith, M. A., & Stein, B. E. (1986). Visual, auditory and somatosensory convergence on cells in superior colliculus results in multisensory integrations. *Journal of Neurophysiology, 56*, 640-662.

Meredith, M. A., & Stein, B. E. (1996). Spatial determinants of multisensory integration in cat superior colliculus neurons. *Journal of Neurophysiology, 75*, 1843-1857.

Michel, C., Pisella, L., Prablanc, C., Rode, G., & Rossetti, Y. (2007). Enhancing visuomotor adaptation by reducing error signals: single-step (aware) versus multiple-step (unaware) exposure to wedge prisms. *Journal of Cognitive Neuroscience, 19*, 341-350.

Miles, F. A. (1985). Adaptive regulation in the vergence and accommodation control systems. In A. Berthoz & G. Melvill Jones (Eds.), *Reviews of oculomotor research* (Vol. 1. Adaptive mechanisms in gaze control, pp. 81-94). Amsterdam: Elsevier.

Miles, F. A., Judge, S. J., & Optican, L. M. (1987). Optically induced changes in the couplings between vergence and accommodation. *Journal of Neuroscience, 7*, 2576-2589.

Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2008). Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia, 46*, 774-785.

Mitchell, A. M., & Ellerbrock, V. J. (1955). Fixation disparity and the maintenance of fusion in the horizontal meridian. *American Journal of Optometry and Archives of American Academy of Optometry, 32*, 520-534.

Mittelstaedt, M. L., & Mittelstaedt, H. (2001). Idiothetic navigation in humans: estimation of path length. *Experimental Brain Research, 139*, 318-332.

Mon-Williams, M., & Tresilian, J. R. (1998). A framework for considering the role of afference and efference in the control and perception of ocular position. *Biological Cybernetics, 79*, 175-189.

Mon-Williams, M., & Tresilian, J. R. (1999a). The size-distance paradox is a cognitive phenomenon. *Experimental Brain Research, 126*, 578-582.

Mon-Williams, M., & Tresilian, J. R. (1999b). Some recent studies on the extraretinal contribution to distance perception. *Perception, 28*, 167-181.

Mon-Williams, M., & Tresilian, J. R. (2000). Ordinal depth information from accommodation? *Ergonomics, 43*, 391-404.

Mon-Williams, M., Tresilian, J. R., McIntosh, R. D., & Milner, A. D. (2001). Monocular and binocular distance cues: insights from visual form agnosia I (of III). *Experimental Brain Research, 139*, 127-136.

Mon-Williams, M., Tresilian, J. R., & Roberts, A. (2000). Vergence provides veridical depth perception from horizontal retinal image disparities. *Experimental Brain Research, 133*, 407-413.

Monot, A. (2004). Traitement de l'information spatiale et temporelle. Cours pour le Diplôme Universitaire Sciences de la vision. Année 2004/2005.

Morrison, J. D., & Whiteside, T. C. (1984). Binocular cues in the perception of distance of a point source of light. *Perception, 13*, 555-566.

Morton, S. M., & Bastian, A. J. (2004). Prism adaptation during walking generalizes to reaching and requires the cerebellum. *Journal of Neurophysiology, 92*, 2497-2509.

North, R. V., Sethi, B., & Owen, K. (1990). Prism adaptation and viewing distance. *Ophthalmic & Physiological Optics, 10*, 81-85.

O'Shea, W. F., Ciuffreda, K. J., Fisher, S. K., Tannen, B., & Super, P. (1988). Relation between distance heterophoria and tonic vergence. *American Journal of Optometry and Physiological Optics, 65*, 787-793.

Ogle, K. N. (1962). Spatial localization through binocular vision. In H. Davson (Ed.), *The eye* (Vol. 4, pp. 271-324). New York: Academic Press.

Ono, H. (1991). Binocular visual directions of an object when seen as single or double. In D. Regan (Ed.), *Binocular Vision* (Vol. 9, pp. 1-18). London: Macmillian Press.

Ono, H., Muter, P., & Mitson, L. (1974). Size-distance paradox with accommodative micropsia. *Perception & Psychophysics, 15*, 301-307.

Owens, D. A. (1986). Oculomotor tonus and visual adaptation. *Acta Psychologica, 63*, 213-231.

Owens, D. A., & Leibowitz, H. W. (1975). The fixation point as a stimulus for accommodation. *Vision Research, 15*, 1161-1163.

Owens, D. A., & Leibowitz, H. W. (1976). Oculomotor adjustments in darkness and the specific distance tendency. *Perception & Psychophysics, 20*, 2-9.

Owens, D. A., & Leibowitz, H. W. (1980). Accommodation, convergence, and distance perception in low illumination. *American Journal of Optometry and Physiological Optics, 57*, 540-550.

Owens, D. A., & Leibowitz, H. W. (1983). Perceptual and motor consequences of tonic vergence. In C. M. Schor & K. J. Ciuffreda (Eds.), *Vergence eye movements: basic and clinical aspects* (pp. 25-74). Boston, MA: Butterworths.

Paap, K. R., & Ebenholtz, S. M. (1976). Perceptual consequences of potentiation in the extraocular muscles: an alternative explanation for adaptation to wedge prisms. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance, 2*, 457-468.

Paap, K. R., & Ebenholtz, S. M. (1977). Concomitant direction and distance aftereffects of sustained convergence: a muscle potentiation explanation for eye-specific adaptation. *Perception & Psychophysics, 21*, 307-314.

Paillard, J., & Brouchon, M. (1968). Active and passive movements in the calibration of position sense. In S. J. Freedman (Ed.), *The Neuropsychology of spatially oriented behavior* (pp. 35-56). Homewood, IL: Dorsey.

Paillé, D. (2006). *Influence de la taille du champ de vision sur la perception des distances en environnement virtuel.* Thèse de doctorat en sciences cognitives, Paris VI.

Pearson, T. S., Krakauer, J. W., & Mazzoni, P. (2010). Learning not to generalize: modular adaptation of visuomotor gain. *Journal of Neurophysiology, 103*, 2938-2952.

Perlmutter, A. L., & Kertesz, A. E. (1978). Measurement of human vertical fusional response. *Vision Research, 18*, 219-223.

Philbeck, J. W., & Loomis, J. M. (1997). Comparison of two indicators of perceived egocentric distance under full-cue and reduced-cue conditions. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance, 59*, 601-612.

Phillips, S., & Stark, L. (1977). Blur: a sufficient accommodative stimulus. *Documenta Ophthalmologica. Advances in Ophthalmology, 43*, 65-89.

Pick, H. L., Jr., & Hay, J. C. (1965). A passive test of the Held reafference hypothesis. *Perceptual and Motor Skills, 20*, 1070-1072.

Plooy, A., Tresilian, J. R., Mon-Williams, M., & Wann, J. P. (1998). The contribution of vision and proprioception to judgements of finger proximity. *Experimental Brain Research, 118*, 415-420.

Pobuda, M., & Erkelens, C. J. (1993). The relationship between absolute disparity and ocular vergence. *Biological Cybernetics, 68*, 221-228.

Poulton, E. C. (1981). Human manual control. In V. B. Brooks (Ed.), *Handbook of physiology: the nervous system* (Vol. 2. Motor control). Bethesda, MD: American Physiological Association.

Prablanc, C., Echallier, J. E., Jeannerod, M., & Komilis, E. (1979). Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. II. Static and dynamic visual cues in the control of hand movement. *Biological Cybernetics, 35*, 183-187.

Prablanc, C., Tzavaras, A., & Jeannerod, M. (1975). Adaptation of the two arms to opposite prism displacements. *The Quaterly Journal of Experimental Psychology, 27*, 667-671.

Priot, A. E., Laboissière, R., Sillan, O., Roumes, C., & Prablanc, C. (2010). Adaptation of egocentric distance perception under telestereoscopic viewing within reaching space. *Experimental Brain Research, 202*, 825-836.

Priot, A. E., Paillé, D., Neveu, P., Philippe, M., Buffat, S., Prablanc, C. (2009). Some recent studies on spatial perception in Helmet-Mounted Displays. *Médecine aéronautique et spatiale, 50*, 5-10.

Quinlan, D. J., & Culham, J. C. (2007). fMRI reveals a preference for near viewing in the human parieto-occipital cortex. *Neuroimage, 36*, 167-187.

Rashbass, C., & Westheimer, G. (1961). Disjunctive eye movements. *The Journal of Physiology, 159*, 339-360.

Redding, G. M. (1973). Visual adaptation to tilt and displacement: same or different processes? *Perception & Psychophysics, 14*, 193-200.

Redding, G. M. (1975). Decay of visual adaptation to tilt and displacement. *Perception & Psychophysics, 17*, 203-208.

Redding, G. M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: a tutorial in theory and method. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 29*, 431-444.

Redding, G. M., & Wallace, B. (1978). Sources of "overadditivity" in prism adaptation. *Perception & Psychophysics, 24*, 58-62.

Redding, G. M., & Wallace, B. (1993). Adaptive coordination and alignment of eye and hand. *Journal of Motor Behavior, 25*, 75-88.

Redding, G. M., & Wallace, B. (1997). *Adaptive spatial alignment*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.

Redding, G. M., & Wallace, B. (2001). Calibration and alignment are separable: evidence from prism adaptation. *Journal of Motor Behavior, 33*, 401-412.

Redding, G. M., & Wallace, B. (2006). Prism adaptation and unilateral neglect: review and analysis. *Neuropsychologia, 44*, 1-20.

Redding, G. M., Wallace, B., Proteau, L., & Elliott, D. (1992). Adaptive eye-hand coordination: implication of prism adaptation for perceptual-motor organization. In L. Proteau & D. Elliott (Eds.), *Vision and motor control* (pp. 105-127). Amsterdam: Elsevier Science Publishers.

Rock, I. (1966). *The nature of perceptual adaptation*. New York: Basic Books.

Rock, I., & Victor, J. (1964). Vision and touch: an experimentally created conflict between the two senses. *Science, 143*, 594-596.

Rogers, B. J., & Bradshaw, M. F. (1993). Vertical disparities, differential perspective and binocular stereopsis. *Nature, 361*, 253-255.

Rogers, B. J., & Bradshaw, M. F. (1995). Disparity scaling and the perception of frontoparallel surfaces. *Perception, 24*, 155-179.

Rosenfield, M. (1997). Tonic vergence and vergence adaptation. *Optometry and Vision Science, 74*, 303-328.

Rosenfield, M., & Ciuffreda, K. J. (1990). Distance heterophoria and tonic vergence. *Optometry and Vision Science, 67*, 667-669.

Rosenfield, M., & Gilmartin, B. (1988). Accommodative adaptation induced by sustained disparity-vergence. *American Journal of Optometry and Physiological Optics, 65*, 118-126.

Rossetti, Y. (1997). Des modalités sensorielles aux représentations spatiales en action : représentations multiples d'un espace unique. In J. Proust (Ed.), *Perception et inter-modalité : Approches actuelles de la question de Molyneux* (pp. 179–221). Paris: Presses Universitaires de France.

Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Farne, A., Li, L., Boisson, D. (1998). Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. *Nature, 395*, 166-169.

Scheiman, M., & Wick, B. (2002). *Clinical management of binocular vision. Heterophoric, accommodative and eye movement disorders* (2nd ed.). Houston, TX: Lippincott Williams & Wilkins.

Schor, C. M. (1979a). The influence of rapid prism adaptation upon fixation disparity. *Vision Research, 19*, 757-765.

Schor, C. M. (1979b). The relationship between fusional vergence eye movements and fixation disparity. *Vision Research, 19*, 1359-1367.

Schor, C. M. (1980). Fixation disparity: a steady-state error of disparity-induced vergence. *American Journal of Optometry and Physiological Optics, 57*, 618-631.

Schor, C. M. (1992). A dynamic model of cross-coupling between accommodation and convergence: simulations of step and frequency responses. *Optometry and Vision Science, 69*, 258-269.

Schor, C. M. (1999). The influence of interactions between accommodation and convergence on the lag of accommodation. *Ophthalmic & Physiological Optics, 19*, 134-150.

Schor, C. M., & Kotulak, J. C. (1986). Dynamic interactions between accommodation and convergence are velocity sensitive. *Vision Research, 26*, 927-942.

Schor, C. M., Kotulak, J. C., & Tsuetaki, T. (1986). Adaptation of tonic accommodation reduces accommodative lag and is masked in darkness. *Investigative Ophthalmology & Visual Science, 27*, 820-827.

Semmlow, J. L., & Hung, G. (1979). Accommodative and fusional components of fixation disparity. *Investigative Ophthalmology & Visual Science, 18*, 1082-1086.

Semmlow, J. L., Hung, G. K., & Ciuffreda, K. J. (1986). Quantitative assessment of disparity vergence components. *Investigative Ophthalmology & Vision Science, 27*, 558-564.

Semmlow, J. L., & Wetzel, P. (1980). Dynamic contributions of binocular vergence components. *Journal of the Optical Society of America, 69*, 639-645.

Sethi, B. (1986). Heterophoria: a vergence adaptive position. *Ophthalmic & Physiological Optics, 6*, 151-156.

Sethi, B., & North, R. V. (1987). Vergence adaptive changes with varying magnitudes of prism-induced disparities and fusional amplitudes. *American Journal of Optometry and Physiological Optics, 64*, 293-298.

Shebilske, W. L., Karmiohl, C. M., & Proffitt, D. R. (1983). Induced esophoric shifts in eye convergence and illusory distance in reduced and structured viewing conditions. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance, 9*, 270-277.

Simani, M. C., McGuire, L. M., & Sabes, P. N. (2007). Visual-shift adaptation is composed of separable sensory and task-dependent effects. *Journal of Neurophysiology, 98*, 2827-2841.

Snijders, H. J., Holmes, N. P., & Spence, C. (2007). Direction-dependent integration of vision and proprioception in reaching under the influence of the mirror illusion. *Neuropsychologia, 45*, 496-505.

Soechting, J. F., & Flanders, M. (1989a). Errors in pointing are due to approximations in sensorimotor transformations. *Journal of Neurophysiology, 62*, 595-608.

Soechting, J. F., & Flanders, M. (1989b). Sensorimotor representations for pointing to targets in three-dimensional space. *Journal of Neurophysiology, 62*, 582-594.

Souza, R., Brenner, E., & Smeets, J. B. J. (2010). A new binocular cue for absolute distance: Disparity relative to the most distant structure. *Vision Research, 50*, 1786-1792.

Stein, B. E., & Meredith, M. A. (1993). *The merging of the senses*. Cambridge: The MIT Press.

Steinbach, M. J. (1987). Proprioceptive knowledge of eye position. *Vision Research, 27*, 1737-1744.

Steinbach, M. J., & Smith, D. R. (1981). Spatial localization after strabismus surgery: evidence for inflow. *Science, 213*, 1407-1409.

Surdick, R. T., Thorpe Davis, E., King, R. A., & Hodges, L. F. (1997). The perception of distance in simulated visual displays: A comparison of the effectiveness and accuracy of multiple depth cues across viewing distances. *Presence: Teleoperators & Virtual Environments, 6*, 513-531.

Swenson, H. A. (1932). The relative influence of accommodation and convergence on the judgment of distance. *The Journal of General Psychology, 7*, 360-380.

Taub, E. (1968). Prism compensation as a learning phenomenon: A phylogenetic perspective. In S. J. Freedman (Ed.), *The neuropsychology of spatially oriented behavior* (pp. 77-106). Homewood, Ill: Dorsey Press.

Teghtsoonian, R., & Teghtsoonian, M. (1970). Scaling apparent distance in a natural outdoor setting. *Psychonomic Science, 21*, 215-216.

Templeton, W. B., Howard, I. P., & Wilkinson, D. A. (1974). Additivity of components of prismatic adaptation. *Perception & Psychophysics, 15*, 249-257.

Tietz, J. D., & Gogel, W. C. (1974). Depth generalization of prismatic aftereffects. *The American Journal of Psychology, 87*, 223-235.

Toates, F. M. (1974). Vergence eye movements. *Documenta Ophthalmologica. Advances in Ophthalmology, 37*, 153-214.

Touzalin-Chretien, P., Ehrler, S., & Dufour, A. (2010). Dominance of vision over proprioception on motor programming: evidence from ERP. *Cerebral Cortex, 20*, 2007-2016.

Tresilian, J. R., & Mon-Williams, M. (2000). Getting the measure of vergence weight in nearness perception. *Experimental Brain Research, 132*, 362-368.

Tresilian, J. R., Mon-Williams, M., & Kelly, B. M. (1999). Increasing confidence in vergence as a cue to distance. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society, 266*, 39-44.

Trotter, Y., Celebrini, S., Stricanne, B., Thorpe, S., & Imbert, M. (1992). Modulation of neural stereoscopic processing in primate area V1 by the viewing distance. *Science, 257*, 1279-1281.

Trotter, Y., Celebrini, S., Stricanne, B., Thorpe, S., & Imbert, M. (1996). Neural processing of stereopsis as a function of viewing distance in primate visual cortical area V1. *Journal of Neurophysiology, 76*, 2872-2885.

Tseng, Y. W., Diedrichsen, J., Krakauer, J. W., Shadmehr, R., & Bastian, A. J. (2007). Sensory prediction errors drive cerebellum-dependent adaptation of reaching. *Journal of Neurophysiology, 98*, 54-62.

Uhlarik, J. J., & Canon, L. K. (1971). Influence of concurrent and terminal exposure conditions on the nature of perceptual adaptation. *Journal of Experimental Psychology, 91*, 233-239.

van Beers, R. J., Sittig, A. C., & Denier van der Gon, J. J. (1998). The precision of proprioceptive position sense. *Experimental Brain Research, 122*, 367-377.

van Beers, R. J., Sittig, A. C., & Denier van der Gon, J. J. (1999a). Localization of a seen finger is based exclusively on proprioception and on vision of the finger. *Experimental Brain Research, 125*, 43-49.

van Beers, R. J., Sittig, A. C., & Gon, J. J. (1999b). Integration of proprioceptive and visual position-information: an experimentally supported model. *Journal of Neurophysiology, 81*, 1355-1364.

van Beers, R. J., Wolpert, D. M., & Haggard, P. (2002). When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Current Biology, 12*, 834-837.

van der Kamp, J., Bennett, S. J., Savelsbergh, G. J., & Davids, K. (1999). Timing a one-handed catch. II. Adaptation to telestereoscopic viewing. *Experimental Brain Research, 129*, 369-377.

Van Pelt, S., & Medendorp, W. P. (2008). Updating target distance across eye movements in depth. *Journal of Neurophysiology, 99*, 2281-2290.

Velay, J. L., Roll, R., Lennerstrand, G., & Roll, J. P. (1994). Eye proprioception and visual localization in humans: influence of ocular dominance and visual context. *Vision Research, 34*, 2169-2176.

Vetter, P., Goodbody, S. J., & Wolpert, D. M. (1999). Evidence for an eye-centered spherical representation of the visuomotor map. *Journal of Neurophysiology, 81*, 935-939.

Viguier, A., Clément, G., & Trotter, Y. (2001). Distance perception within near visual space. *Perception, 30,* 115-124.

von Hofsten, C. (1976). The role of convergence in visual space perception. *Vision Research, 16,* 193-198.

von Hofsten, C. (1979). Recalibration of the convergence system. *Perception, 8,* 37-42.

von Holst, E. (1954). Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *British Journal of Animal Behaviour, 2,* 89-94.

von Holst, E., & Mittelstaedt, H. (1950). Das Reafferenzprinzip. Wechelwirkung Zwischen Zentralnerven system und peripherie. *Naturwissenschaften, 37,* 464-476.

von Noorden, G. K. (2002). *Binocular Vision and Ocular Motility* (6th ed.). St Louis, MI: Mosby.

Wallace, B., & Redding, G. M. (1979). Additivity in prism adaptation as manifested in intermanual and interocular transfer. *Perception & Psychophysics, 25,* 133-136.

Wallach, H. (1968). Informational discrepancy as a basis of perceptual adaptation. In S. J. Freedman (Ed.), *The neuropsychology of spatially oriented behavior*. Homewood, IL: Dorsey.

Wallach, H., & Floor, L. (1971). The use of size matching to demonstrate the effectiveness of accommodation and convergence as cues for distance. *Perception & Psychophysics, 10,* 423-428.

Wallach, H., & Frey, K. J. (1972a). Adaptation in distance perception based on oculomotor cues. *Perception & Psychophysics, 11,* 77-83.

Wallach, H., & Frey, K. J. (1972b). Differences in the dissipation of the effect of adaptation to two kinds of field displacement during head movements. *Perception & Psychophysics, 11,* 31-34.

Wallach, H., & Frey, K. J. (1972c). On counteradaptation. *Perception & Psychophysics, 11,* 161-165.

Wallach, H., Frey, K. J., & Bode, K. A. (1972). The nature of adaptation in distance perception based on oculomotor cues. *Perception & Psychophysics, 11,* 110-116.

Wallach, H., & Halperin, P. (1977). Eye muscle potentiation does not account for adaptation in distance perception based on oculomotor cues. *Perception & Psychophysics, 11,* 110-116.

Wallach, H., & Karsh, E. B. (1963a). The modification of stereoscopic depth-perception and the kinetic depth-effect. *The American Journal of Psychology, 76,* 429-435.

Wallach, H., & Karsh, E. B. (1963b). Why the modification of stereoscopic depth-perception is so rapid. *The American Journal of Psychology, 76,* 413-420.

Wallach, H., Moore, M. E., & Davidson, L. (1963). Modification of stereoscopic depth-perception. *The American Journal of Psychology, 76,* 191-204.

Wallach, H., & Smith, A. (1972). Visual and proprioceptive adaptation to altered oculomotor adjustments. *Perception & Psychophysics, 11*, 413-416.

Wann, J. P., & Ibrahim, S. F. (1992). Does limb proprioception drift? *Experimental Brain Research, 91*, 162-166.

Wann, J. P., & Mon-Williams, M. (2002). Measurement of visual aftereffects following virtual environment exposure. In K. Stanney (Ed.), *Handbook of virtual environments* (pp. 731-749). London: Lawrence Erlbaum Associates.

Warren, D. H. (1980). Response factors in intermodality localization under conflict conditions. *Perception & Psychophysics, 27*, 28-32.

Warren, D. H., & Cleaves, W. T. (1971). Visual-proprioceptive interaction under large amounts of conflict. *Journal of Experimental Psychology, 90*, 206-214.

Warren, D. H., & Rossano, M. J. (1991). Intermodality relations: vision and touch. In M. A. Heller & W. Schiff (Eds.), *The psychology of touch*. London: Erlbaum.

Warren, D. H., & Schmitt, T. L. (1978). On the plasticity of visual-proprioceptive bias effects. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance, 4*, 302-310.

Weiner, M. J., Hallett, M., & Funkenstein, H. H. (1983). Adaptation to lateral displacement of vision in patients with lesions of the central nervous system. *Neurology, 33*, 766-772.

Welch, R. B. (1969). Adaptation to prism-displaced vision: the importance of target pointing. *Perception & Psychophysics, 5*, 305-309.

Welch, R. B. (1974). Research on adaptation to rearranged vision: 1966-1974. *Perception, 3*, 367-392.

Welch, R. B. (1986). Adaptation of space perception. In K. R. Boff, L. Kaufman & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance* (Vol. 1. Sensory process and perception). New York: Wiley.

Welch, R. B., & Abel, M. R. (1970). The generality of the "target-pointing effect" in prism adaptation. *Psychonomic Science, 20*, 226-227.

Welch, R. B., Bridgeman, B., Anand, S., & Browman, K. E. (1993). Alternating prism exposure causes dual adaptation and generalization to a novel displacement. *Perception & Psychophysics, 54*, 195-204.

Welch, R. B., Choe, C. S., & Heinrich, D. R. (1974). Evidence for a three-component model of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology, 103*, 700-705.

Welch, R. B., & Rhoades, R. W. (1969). The manipulation of informational feedback and its effects upon prism adaptation. *Canadian Journal of Psychology, 23*, 415-428.

Welch, R. B., Widawski, M. H., Harrington, J., & Warren, D. (1979). An examination of the relationship between visual capture and prism adaptation. *Perception & Psychophysics, 25*, 126-132.

Westheimer, G., & Mitchell, A. M. (1956). Eye movement responses to convergence stimuli. *A.M.A. Archives of Ophthalmology, 55*, 848-856.

Wick, B. (1985). Forced vergence fixation disparity curves at distance and near in an asymptomatic young adult population. *American Journal of Optometry and Physiological Optics, 62*, 591-599.

Wilkinson, D. A. (1971). Visual-motor control loop: a linear system? *Journal of Experimental Psychology, 89*, 250-257.

Willey, R., Gyr, J. W., & Henry, A. (1978). Changes in the perception of spatial location: a test of potentiation vs. recalibration theory. *Perception & Psychophysics, 24*, 356-360.

Witten, I. B., & Knudsen, E. I. (2005). Why seeing is believing: merging auditory and visual worlds. *Neuron, 48*, 489-496.

Wolpert, D. M. (1997). Computational approaches to motor control. *Trends in Cognitive Sciences, 1*, 209-216.

Wundt, W. (1862). *Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnenehmung*. Leipzig - Heidelberg: C. F. Winter.