THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE FRANCHE-COMTÉ

Cognition Action et Plasticité Sensorimotrice – INSERM UMR1093

École doctorale n°554
Environnements-Santé

Doctorat en Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Par

Clémence BONNET

Porter des lunettes pour entendre différemment ? Les effets consécutifs de l'adaptation prismatique visuomanuelle sur la perception auditive

---

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 21 Mars 2022

Composition du Jury :

Pr. Stéphanie CLARKE	Université de Lausanne (SUISSE)	*Présidente*
Pr. Isabelle OLIVIER	Université Grenoble Alpes	*Rapporteure*
DR. Laure PISELLA	Université de Lyon	*Rapporteure*
DR. Bénédicte POULIN-CHARRONNAT	Université Bourgogne Franche-Comté	*Examinatrice*
Dr. Fabrice SARLEGNA	Aix-Marseille Université	*Examinateur*
Dr. Carine MICHEL	Université Bourgogne Franche-Comté	*Directrice de thèse*

« Mais je suis convaincue que notre expérience de l'injustice, de l'exclusion, de la souffrance nous a conféré une richesse supplémentaire »

Gisèle HALIMI – Une farouche liberté

À ma mamie.

REMERCIEMENTS

Je peux le dire, un doctorat n'est pas un long fleuve tranquille et, surtout, il n'est pas possible de le réaliser en étant seul.e. La vie nous offre parfois de belles rencontres qui nous aident à avancer personnellement et professionnellement. En ce sens, mes premiers remerciements vont à Carine Michel et Bénédicte Poulin-Charronnat.

Je remercie sincèrement Carine qui a cru en moi dès notre première rencontre. Merci d'avoir été autant présente pendant ces trois ans et demi de thèse. Toujours disponible, tu as été d'un grand soutien tant dans le déroulement de nos projets de recherche que lorsque j'ai dû affronter certains aléas de ma vie personnelle. Je te remercie pour tes précieux conseils, pour tous ces savoirs que tu as partagés avec moi, pour la confiance que tu m'as donnée et pour ce côté rassurant que tu n'as pas hésiter à m'offrir. Grâce à toi, j'ai eu la chance de réaliser ma thèse dans les meilleures conditions. Merci infiniment Carine !

Je remercie sincèrement Bénédicte qui m'a fait confiance depuis le début. Merci d'avoir été toujours disponible, merci pour ton écoute, ton soutien et tes conseils avisés. Sache que tu m'as donné confiance et que tu m'as beaucoup appris, notamment par tes capacités de réflexion et ta rigueur ; promis, je tâcherai de ne plus laisser un espace en trop dans mes prochains écrits. Ta bonne humeur est très contagieuse, je te remercie pour les moments de rire lors de nos réunions. Merci infiniment Ben !

J'adresse mes remerciements à Isabelle Olivier et Laure Pisella pour avoir accepté d'expertiser et de rapporter mon travail de thèse. Merci à toutes les deux de me faire l'honneur de vous compter au sein de mon jury de thèse.

Également, j'adresse mes remerciements à Stephanie Clarke et Fabrice Sarlegna pour avoir accepté d'expertiser mon travail de thèse. Je suis très honorée que vous fassiez partie de mon jury de thèse.

Merci à Valérie Gaveau et Olivier White d'avoir accepté de faire partie de mon comité de suivi de thèse. Vos conseils, vos encouragements et votre bienveillance ont participé au bon déroulement de ma thèse.

Je souhaite remercier Charalambos Papaxanthis pour m'avoir accueillie au sein du laboratoire CAPS. Harris, merci de m'avoir mise sur le chemin de Carine pour que je puisse réaliser ma thèse. Alceste vous remercie sincèrement !

Tania, merci pour ta disponibilité et ta bonne humeur chaque fois que je viens t'embêter avec mes questions !

Je n'oublie pas Cyril et Patrick que je remercie sincèrement pour la conception des logiciels expérimentaux et des programmes de traitement de données sans lesquels je n'aurais pu réaliser mes études de thèse. Merci également à Yves pour sa disponibilité lorsque le système SMART faisait des siennes.

Une pensée particulière à Gaëlle Deley et France Mourey. Peut-être sans le savoir, vous m'avez apporté du positif pendant la réalisation de cette thèse. C'est toujours un plaisir de pouvoir partager un moment avec vous autour d'un café ou d'un burger.

Merci aux collègues du CAPS et à ceux du LEAD pour les moments conviviaux passés lors des pauses et des repas quotidiens. Un merci particulier à Dylan pour ton aide en statistiques et surtout pour le partage de tes trouvailles du net, ainsi qu'à Marie pour tes encouragements lors de la dernière ligne droite que nous avons partagée presque en même temps.

Une dédicace aux petits doctorants qui viennent d'arriver. Denis, Maël et Vincent, merci pour votre bonne humeur et vos blagues (plus ou moins) drôles. Vincent, je te passe le flambeau sereinement, l'aventure sera belle aux côtés de Carine et Ben !

Méven, Morgane, Thierry et Thomas, merci à vous pour tous les moments passés au travail autour d'un café et hors travail autour d'une bière ou d'un verre de vin (même si j'attends encore Méven qui m'a promis d'ouvrir sa bouteille…). Je suis très heureuse de vous avoir rencontrés et de vous compter parmi mes p'tits potes.

Merci à Coralie, Lionel et Robin de m'avoir ouvert les portes de l'Expérimentarium. Grâce à vous, j'ai eu la chance de découvrir la vulgarisation scientifique et de participer à la diffusion de nos travaux auprès du grand public, jeune ou moins jeune. Merci à vous pour tous ces chouettes moments remplis de rencontres et de convivialité.

Je tiens à remercier toutes les personnes ayant accepté de participer volontairement aux différentes expérimentations. Cette thèse n'aurait pas été possible sans leur dévouement et leur intérêt pour la recherche scientifique.

Certaines rencontres marquent parfois le début d'une grande amitié. Célia, tu en fais partie. Merci pour ta présence, ton soutien et tes conseils au long de ma thèse. À nos sorties trail (et à mes blessures), à nos matchs de badminton, à tes matchs de NBA dijonnais, à tous les moments passés au Craft et à nos soirées du dimanche midi !

De grosses pensées à mes amies du lycée, Kim et Lucie qui sont toujours présentes depuis de nombreuses années maintenant et qui ont su comprendre que je mette parfois ma vie sociale entre parenthèses. Promis, je me rattrape bientôt !

Et je remercie tous ceux qui ont fait partie de cette aventure de près ou de loin : Alexis, Bouillon, Claudine, Delphine, Geoff, Jerem, Lucie, Maëva, Mathilde, Pierre.

Un grand merci à ma belle-famille pour tous les moments partagés ensemble dans la contrée Haute-Saônoise, votre soutien et votre présence m'ont beaucoup aidée. Une pensée particulière pour Charlotte qui sait toujours trouver les mots apaisants, et à Jeanne et Iris, les deux plus beaux cadeaux arrivés durant ma thèse.

Merci infiniment à ma famille de m'avoir tant donné. Maman, Sandrine, Florian, Camille et Juliette, je vous remercie de m'avoir toujours encouragée et soutenue. Même s'il est pudique, l'amour que vous m'offrez m'aide chaque jour à avancer. Vous êtes mon cocon.

Enfin… Chloé, un merci ne suffirait pas pour reconnaitre tout ce que tu m'apportes. Merci pour ton soutien infaillible, ton écoute, ta présence et ton amour. Tu as réussi à me supporter lors des moments difficiles et tu m'as toujours poussée vers le haut. Puis… merci de m'avoir aussi bien nourrie avec tes pizzas et divers petits plats ainsi que tes délicieuses pâtisseries.

« T'écoutes avec l'œil mais difficile de voir ce que t'entends »

Gaël FAYE

CE TRAVAIL A FAIT L'OBJET DES PUBLICATIONS SUIVANTES

PUBLIÉ

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Bard, P., and Michel, C. 2021. Modifying auditory perception with prisms? Aftereffects of prism adaptation on a wide auditory spectrum in musicians and nonmusicians. *Acta Psychologica*. DOI: 10.1016/j.actpsy.2020.103219

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Vinot, C., Bard, P., and Michel, C. 2021. Cross-modal aftereffects of visuo-manual prism adaptation: Transfer to auditory divided attention in healthy subjects. *Neuropsychology*. DOI: 10.1037/neu0000774

EN RÉVISION

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Rossetti, Y., Perrot, X., and Michel, C. Using prism adaptation to alleviate perception of unilateral tinnitus: A case study. *Cortex*.

SOUMIS

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Ardonceau, V., Sirandré, C., Bard, P., and Michel, C. Visuomanual vertical prism adaptation: Aftereffects on visuospatial and auditory frequency representations. *Frontiers in Psychology*.

AUTRE PUBLICATION

Michel, C., **Bonnet, C**., Podor, B., Bard, P., and Poulin-Charronnat, B. Wearing prisms to hear differently: After-effects of prism adaptation on auditory perception. 2019. *Cortex*, 115: 123-132. DOI: 10.1016/j.cortex.2019.01.015

CE TRAVAIL A FAIT L'OBJET DES COMMUNICATIONS SUIVANTES

- ## Communications orales à des congrès nationaux

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Bard, P., and Michel, C. Porter des lunettes pour entendre différemment ? Les effets de l'adaptation prismatique visuo-manuelle sur la perception de la hauteur des sons. *25ème Forum des Jeunes Chercheurs*, **Dijon, France**, Juin 2019.

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Rossetti, Y., Perrot, X., and Michel, C. Utiliser l'adaptation prismatique pour alléger la perception d'un acouphène unilatéral : une étude de cas. *26ème Forum des Jeunes Chercheurs*, **Besançon, France**, Juin 2021. [Congrès virtuel]

- ## Communications orales à des congrès internationaux

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Bard, P., and Michel, C. Porter des lunettes pour entendre différemment ? Les effets de l'adaptation prismatique sur la perception de la hauteur des sons. *18ème Congrès de l'Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives*, **Paris, France**, Octobre 2019.

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Ardonceau, V., Sirandré, C., Bard, P., and Michel, C. Hearing differently after vertical prism adaptation. *19ème Congrès de l'Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives*, **Montpellier, France**, Octobre 2021.

- ## Communications affichées

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Bard, P., and Michel, C. Modifying auditory perception with prisms? Aftereffects of prism adaptation on a wide auditory spectrum in musicians and nonmusicians. *12th FENS Forum of Neuroscience*, **Glasgow, United Kingdom**, July 2020. [Congrès virtuel]

- Communications de vulgarisation scientifique

Bonnet, C. Rencontre les chercheur.e.s : Après-midi grand public au centre des sciences du goût et de l'alimentation. Dijon, France, Décembre 2021.

Bonnet, C. Des lunettes particulières qui permettent d'entendre différemment ?
Ce travail a été présenté à plusieurs reprises dans le cadre de l'Expérimentarium, au sein d'établissements scolaires, sur la plateforme Zoom (i.e., speed-searching) et dans le cadre de la Nuit des Chercheurs. Ce programme, proposé par l'Université de Bourgogne, a pour objectif de présenter les travaux de recherche au grand public sous formes d'ateliers ou de conférences.



DES LUNETTES PARTICULIÈRES QUI PERMETTENT D'ENTENDRE DIFFÉREMMENT ?

→ NEUROSCIENCES

CLÉMENCE BONNET est jeune chercheure en neurosciences au laboratoire « Cognition, Action et Plasticité Sensorimotrice » de l'INSERM* à Dijon. Son équipe s'intéresse à des lunettes particulières, appelées « lunettes prismatiques ». Celles-ci ont des verres plus épais d'un côté que de l'autre, et des études ont déjà montré qu'elles peuvent tromper notre cerveau. Et si ces lunettes pouvaient aussi modifier notre perception des sons ? C'est ce que cherche Clémence.

* Institut National de la Santé de la Recherche Médicale

« Notre cerveau cache des mystères nous laissant dans l'inconnu. J'ai décidé de le défier et d'en faire mon métier. »

Clémence Bonnet

Notre cerveau nous permet de percevoir le monde qui nous entoure grâce à nos cinq sens. Des chercheurs ont mis au point des objets modifiant notre perception. Parmi eux, les « lunettes prismatiques horizontales » décalent notre champ visuel vers la droite ou vers la gauche, grâce à leurs verres plus épais d'un côté que de l'autre. Elles modifient donc la perception visuelle de ce qui nous entoure. Par ailleurs, si on essaye de visualiser les sons dans notre esprit, nous plaçons les sons graves à gauche et les sons aigus à droite, comme sur un piano.

Les lunettes prismatiques pourraient-elles aussi modifier la manière dont on perçoit des sons ? Clémence enquête !

Pour vérifier cela, elle demande à des adultes de porter des lunettes prismatiques pour que leurs yeux s'adaptent à elles. Avant et après cette adaptation, ils passent un test auditif dans lequel ils écoutent trois sons. Ils commencent par entendre deux sons, un grave et un aigu. Puis après avoir écouté le troisième son, ils doivent dire si pour eux ce son est plus proche du son grave ou du son aigu qu'ils ont entendu juste avant. Ils réalisent cet exercice pour 138 trios de sons.

Clémence a observé que les lunettes modifient bien la perception auditive. Elle va par la suite réfléchir à l'utilisation des lunettes prismatiques comme thérapie, pour aider les personnes souffrant de troubles auditifs.

LES OBJECTIFS

- Mesurer les effets des lunettes prismatiques horizontales sur la perception des sons
- Mesurer les effets des lunettes sur des personnes qui ont des problèmes d'audition

L'EXPÉ www.experimentarium.fr

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES **1**

TABLE DES ILLUSTRATIONS **4**

LISTE DES ABBRÉVIATIONS **6**

INTRODUCTION GÉNÉRALE **7**

CADRE THÉORIQUE **11**

1. PORTER DES PRISMES **12**

1.1. POINT HISTORIQUE 12

1.2. PARADIGME DE L'ADAPTATION PRISMATIQUE 13

1.2.1. Avant exposition aux prismes *13*

1.2.2. Exposition aux prismes *14*

1.2.3. Au retrait des prismes *15*

1.2.4. Compétition des composantes de l'adaptation *16*

1.3. EFFETS CONSECUTIFS SENSORIMOTEURS : UNE ADAPTATION A DIFFERENTS NIVEAUX 17

1.3.1. Niveau visuel *17*

1.3.2. Niveau proprioceptif *19*

1.3.3. Niveau moteur *20*

1.3.4. Additivité des composantes adaptatives *23*

1.3.5. Transfert intermodal de l'adaptation prismatique *24*

1.4. DECALER LE CHAMP VISUEL VERTICALEMENT 25

1.5. EFFETS CONSECUTIFS COGNITIFS : AUTRE VERSANT DE L'ADAPTATION PRISMATIQUE 28

1.5.1. Bénéfices thérapeutiques de l'adaptation prismatique latérale au sein des troubles latéralisés *28*

1.5.1.1. La négligence spatiale unilatérale 28

1.5.1.2. L'algodystrophie 33

1.5.2. Perturbation de la cognition spatiale chez le sujet sain *40*

1.5.2.1. Représentation spatiale explicite 40

1.5.2.2.1. Pseudonégligence latérale et verticale 40

1.5.2.2.2. De la pseudonéligence à un comportement de type négligent 41

1.5.2.2. Représentation spatiale implicite 43

1.5.2.3. Attention spatiale visuelle 46

2. ENTENDRE 48

2.1. PHYSIOLOGIE DE L'APPAREIL AUDITIF HUMAIN 48

2.1.1. L'oreille 48

2.1.2. La cochlée 49

2.1.3. Parcours de l'onde sonore 50

2.1.4. Voies auditives centrales 51

2.2. LA HAUTEUR DES SONS 52

2.2.1. Définition 52

2.2.2. Un élément à valence spatiale 53

2.2.3. Modulation de la représentation spatiale par la hauteur de son 57

2.3. PERCEPTION DE LA HAUTEUR DES SONS 58

2.3.1. De l'unité physique Hertz à l'unité perceptive Mel 58

2.3.2. Tonotopie du système auditif 60

2.3.3. Relation entre hauteur des sons et sonie 62

2.3.1.1. L'audiogramme : mesure de l'acuité auditive 62

2.3.1.2. Courbe isosonique 63

2.4. ATTENTION AUDITIVE ET ECOUTE DICHOTIQUE 65

2.4.1. Comment expliquer l'avantage de l'oreille droite ? 65

2.4.2. Modulation de l'attention auditive par l'adaptation prismatique 67

2.5. INFLUENCES ENTRE SYSTEME AUDITIF ET SYSTEME VISUEL 69

2.5.1. Intégration multisensorielle 69

2.5.2. Piégés par des illusions 70

2.5.3. Perdre la vue ou l'ouïe 71

2.6. TROUBLE AUDITIF LATERALISE : LES ACOUPHENES UNILATERAUX 72

2.6.1. Définition et épidémiologie 72

2.6.2. Méthodes de mesure des caractéristiques de l'acouphène 74

2.6.3. Origines du son/bruit fantôme 75

2.6.4. Conscience et maintien du son/bruit fantôme 76

2.6.5. Capacités attentionnelles des patients acouphéniques 79

2.6.6. Comment soulager la perception du bruit fantôme ? 82

2.6.6.1. Thérapie sonore, stimulation et pharmacothérapie 82

2.6.6.2. Entrainement attentionnel 83

PROBLÉMATIQUE 86

CONTRIBUTION EXPÉRIMENTALE 90

1. ÉTUDE 1 91

1.1. RESUME 92

1.2. SYNTHESE 127

2. ÉTUDE 2 128

2.1. RESUME 129

2.2. SYNTHESE 164

3. ÉTUDE 3 165

3.1. RESUME 166

3.2. SYNTHESE 197

4. ÉTUDE 4 198

4.1. RESUME 199

4.2. SYNTHESE 229

DISCUSSION GÉNÉRALE 230

1. EXISTENCE D'UNE PSEUDONEGLIGENCE AUDITIVE 232

2. EFFETS CONSECUTIFS INTERMODAUX DE L'ADAPTATION PRISMATIQUE SUR LA REPRESENTATION MENTALE DE LA HAUTEUR DES SONS 233

3. L'ATTENTION DIVISEE AUDITIVE : AUTRE CIBLE DE L'ADAPTATION PRISMATIQUE 235

4. VERSANT THERAPEUTIQUE : REPRESENTATION VISUOSPATIALE ET ADAPTATION PRISMATIQUE DANS L'ACOUPHENE UNILATERAL 237

CONCLUSION ET PERSPECTIVES 240

BIBLIOGRAPHIE 245

ANNEXES 266

TABLE DES ILLUSTRATIONS

FIGURE 1 – PERFORMANCE DE POINTAGE VISUOMANUEL EN BOUCLE OUVERTE AVANT (PRETEST), PENDANT (EXPOSITION) ET APRES (POSTTEST) ADAPTATION PRISMATIQUE A UNE DEVIATION OPTIQUE DROITE 13

FIGURE 2 – PROCESSUS SCHEMATISE DE L'ADAPTATION VISUOMOTRICE LORS D'UNE EXPOSITION PRISMATIQUE..... 22

FIGURE 3 – DEPLACEMENTS VERTICAUX OBTENUS LORS D'UNE TACHE DE LANCERS DE BALLES REALISEE AVANT, PENDANT ET APRES ADAPTATION PRISMATIQUE A UNE DEVIATION OPTIQUE VERS LE BAS 26

FIGURE 4 – ERREURS DE POINTAGES OBTENUES LORS D'UNE TACHE DE POINTAGE EN BOUCLE OUVERTE REALISEE AVANT (I.E., PRE), IMMEDIATEMENT APRES (I.E., POST) ADAPTATION PRISMATIQUE A UNE DEVIATION OPTIQUE VERS LE BAS OU VERS LE HAUT, ET A LA FIN DE L'EXPERIENCE (I.E., TARDIF). 27

FIGURE 5 – PERFORMANCE MOYENNE ($\pm$ *SE*) DES PATIENTS HEMINEGLIGENTS (*N* = 3) LORS D'UNE TACHE DE BISSECTION DE LIGNE MANUELLE AVANT (I.E., PRE) ET IMMEDIATEMENT APRES (I.E., POST) ADAPTATION PRISMATIQUE A UNE DEVIATION OPTIQUE DROITE 30

FIGURE 6 – INDICE DE LATERALISATION DES PATIENTS NEGLIGENTS AVANT (I.E., PRETEST), IMMEDIATEMENT APRES (I.E., 0H POSTTEST) ET DEUX HEURES APRES (I.E., 2H POSTTEST) EXPOSITION A DES LUNETTES 32

FIGURE 7 – DROIT-DEVANT VISUEL SUBJECTIF DE CINQ PATIENTS CRPS AVANT ADAPTATION PRISMATIQUE (PRE), IMMEDIATEMENT APRES LA PREMIERE ADAPTATION PRISMATIQUE (IA) ET APRES QUATORZE JOURS DE SEANCES QUOTIDIENNES D'ADAPTATION PRISMATIQUE (POST) 34

FIGURE 8 – INTENSITE DE LA DOULEUR REPORTEE PAR CINQ PATIENTS CRPS AVANT EXPOSITION PRISMATIQUE (PRE), IMMEDIATEMENT APRES LA PREMIERE EXPOSITION PRISMATIQUE (IA) ET APRES QUATORZE JOURS DE SEANCES QUOTIDIENNES D'EXPOSITION PRISMATIQUE (POST)..... 35

FIGURE 9 – PERFORMANCE MOYENNE ($\pm$ *SE*) DES SUJETS SAINS (*N* = 8) LORS D'UNE TACHE DE BISSECTION DE LIGNE MANUELLE AVANT (I.E., PRE) ET IMMEDIATEMENT APRES (I.E., POST) ADAPTATION PRISMATIQUE A UNE DEVIATION OPTIQUE VERS LA GAUCHE 42

FIGURE 10 – BIAIS MOYEN DES REPONSES ($\pm$*SE*) DONNEES LORS D'UNE TACHE DE BISSECTION NUMERIQUE AVANT (I.E., CARRES NOIRS) ET APRES (I.E., CARRES BLANCS) ADAPTATION PRISMATIQUE DE DEVIATION OPTIQUE GAUCHE CHEZ DES PARTICIPANTS SAINS..... 44

FIGURE 11 – EXEMPLE DE STIMULI UTILISES LORS DE LA TACHE DES ECHELLES DE GRIS..... 46

FIGURE 12 – REPRESENTATION SCHEMATIQUE DE L'OREILLE 49

FIGURE 13 – COCHLEE ET MEMBRANE BASILAIRE..... 50

FIGURE 14 – VOIES AUDITIVES CENTRALES, DE LA COCHLEE AU CORTEX CEREBRAL 52

FIGURE 15 – AUDIBILITE DES SONS PURS CHEZ L'HOMME..... 53

FIGURE 16 – REPRESENTATION SCHEMATIQUE DE L'ASSOCIATION SPATIALE DE LA HAUTEUR DES SONS 55

Figure 17 – Cartographies verticale (Panel A) et horizontale (Panels B et C) de la hauteur des sons en fonction de l'expertise musicale (Non-musiciens ; Musiciens) et du contexte de jugement de la hauteur des sons (explicite ; implicite) 57

Figure 18 – Relation entre hauteur physique (i.e., frequence) et hauteur sensorielle (i.e., tonie) de sons purs 60

Figure 19 – Vibration de la membrane basilaire en reponse a des stimuli sonores. 61

Figure 20 – Audiogramme obtenu a l'issue d'un test audiometrique tonal 63

Figure 21 – Courbes isosoniques 64

Figure 22 – Évolution de l'indice de lateralisation de patients heminegligents apres adaptation prismatique (i.e., Prism) ou exposition a des verres plats (i.e., Control) 68

Figure 23 – Representation schematique des voies nerveuses auditives inhibitrices et excitatrices chez un individu sain (partie superieure) et chez un.e patient.e souffrant d'acouphene (partie inferieure). 76

Figure 24 – Évolution naturelle d'un acouphene 77

Figure 25 – Pourcentage moyen de bonnes reponses lors d'une tache d'identification d'un stimulus auditif 79

Figure 26 – Modele explicatif du role de l'attention dans les acouphenes 81

Figure 27 – Presentation des axes du present travail de these 89

Tableau I – Études ayant mesure les effets consecutifs sensorimoteurs de l'adaptation prismatique verticale 25

Tableau II – Études (*N* = 4) ayant mesure les effets consecutifs de l'adaptation prismatique laterale sur le CRPS (ou algodystrophie) 39

LISTE DES ABBRÉVIATIONS

AOD : Avantage de l'Oreille Droite

AP : Adaptation Prismatique

BL : Bissection de Ligne

BO : Boucle Ouverte

CRPS : *Complex Regional Pain Syndrome*, traduit en français par syndrome douloureux régional complexe

DDM : Droit-Devant Manuel

DDV : Droit-Devant Visuel

DO : Déviation Optique

DOD : Déviation Optique vers la Droite

DOG : Déviation Optique vers la Gauche

DOH : Déviation Optique vers le Haut

DOB : Déviation Optique vers le Bas

EVA : Échelle Visuelle Analogique

GABA : *Gamma-AminoButyrique Acid*, traduit en français par acide gamma-aminobutyrique

NS : Non-Significatif

NSU : Négligence Spatiale Unilatérale

ROM : *Range Of Movement*, traduit en français par amplitude du mouvement

CHAPITRE I :
INTRODUCTION GÉNÉRALE

La vue, l'audition, l'odorat, le goût, le toucher, l'appareil vestibulaire et la proprioception : multiples sont les modalités sensorielles de l'être humain. Ces sept sens, qui lui permettent d'interagir avec son environnement physique et social, ne sont pas indissociables et peuvent collaborer pour produire une perception plus fine. Par exemple, pour distinguer la qualité de deux vins d'un même cépage, il est préférable d'allier olfaction, gustation et même vision. Une autre interaction sensorielle, qui peut paraitre plus surprenante, est celle qui lie la vision et l'audition. Nous connaissons tous l'effet de ventriloquie qui nous induit en erreur en nous laissant penser qu'une marionnette est en train de nous parler alors que le son provient en réalité d'une autre source. Dans un contexte plus actuel, le port du masque en raison de la pandémie de la COVID-19 a permis de rendre compte d'une plus grande difficulté de compréhension du discours d'un orateur lorsque les mouvements de ses lèvres sont cachés. Ces exemples non-exhaustifs rendent compte du potentiel impact de la perturbation d'un sens sur un autre.

Expérimentalement, il est possible de perturber nos sens par l'application de perturbations dynamiques comme l'application d'un champ de force par un bras robotisé qui produit des forces dynamiques sur la main du participant alors qu'il réalise des mouvements de pointage vers des cibles visuelles (e.g., Michel, Bonnetain, Amoura, & White, 2018), ou l'utilisation de la force de Coriolis appliquée chez des participants qui réalisent des mouvements de pointage en étant assis sur une chaise rotative (e.g., Sarlegna, Malfait, Bringoux, Bourdin, & Vercher, 2010). La rotation visuomotrice peut aussi perturber nos sens en modifiant la correspondance entre l'index du participant et le curseur associé par une rotation horaire ou antihoraire alors que le participant réalise des mouvements de pointage (e.g., Krakauer, Pine, Ghilardi, & Ghez, 2000). L'adaptation prismatique, qui se trouve être au cœur de ce travail de thèse, perturbe quant à elle la vision et entraine des réponses motrices appropriées ; il s'agit d'une technique qui permet un conflit intersensoriel et sensorimoteur direct (Redding, Rossetti, & Wallace, 2005).

L'adaptation prismatique est le paradigme expérimental le plus ancien utilisé dans l'étude de la plasticité sensorimotrice, qui correspond à notre capacité à produire des comportements moteurs appropriés et précis malgré les modifications corporelles (i.e., croissance) ou environnementales (i.e., modification de la gravité). Bien que les premiers travaux sur l'adaptation prismatique datent de plus de 150 ans, l'intérêt porté à ce paradigme

expérimental connait un grand essor qui ne cesse de croitre depuis la fin des années 90. La diversité des effets de l'adaptation prismatique est aujourd'hui caractérisée par une expansion multimodale jusque dans le domaine auditif. En effet, une récente étude a montré que l'adaptation prismatique viendrait perturber la perception auditive d'individus sains (Michel, Bonnet, Podor, Bard, & Poulin-Charronnat, 2019). C'est principalement dans cette dynamique de recherche que s'inscrit le présent travail de thèse. Les objectifs du premier axe seront d'étudier la perception auditive et sa modulation par l'adaptation prismatique chez des individus sains normoentendants.

Outre ces objectifs très fondamentaux, la recherche comprend également un versant clinique. Dans la modalité auditive, un trouble, connu sous le nom d'acouphène, est aujourd'hui un problème de santé publique majeur. Décrits comme un son/bruit constant qui apparait le plus souvent soudainement dans une oreille ou les deux, les acouphènes touchent entre 10 et 15% de la population adulte. Bien que les recherches épidémiologiques montrent une augmentation de la prévalence avec l'âge, notamment chez les personnes âgées de plus de 70 ans en raison de l'association des acouphènes avec une perte auditive, environ 90% des lycéens déclarent avoir expérimenté la perception d'acouphènes de façon transitoire. L'exposition au bruit pendant les loisirs, particulièrement lors de concerts, de soirées en boite de nuit ou de l'écoute de musiques à intensité trop forte à travers des casques et des écouteurs, entraine la survenue d'acouphènes permanents chez 15% de la population jeune. Des solutions thérapeutiques sont proposées aux patients comme la thérapie comportementale cognitive, le masquage auditif ou des interventions chirurgicales. Le plus souvent, un traitement médicamenteux est administré afin de soulager les symptômes psychologiques associés à l'acouphène (e.g., anxiété, insomnie). Malgré ces essais thérapeutiques et les chiffres de prévalence préoccupants, il n'existe pas aujourd'hui de traitement efficace sur le long terme. Puisque de premiers effets de l'adaptation prismatique au sein de la modalité auditive ont été observés chez les individus sains (Michel et al., 2019), et en nous appuyant sur des études dont les effets de l'adaptation prismatique sur d'autres perceptions fantômes ont été mis en lumière (e.g., Foncelle et al., 2021; Sumitani et al., 2007), le second axe de cette thèse sera un axe clinique qui testera les effets de l'adaptation prismatique chez un patient acouphénique.

Ainsi, le présent manuscrit est composé de quatre parties distinctes. La première partie présentera une revue de la littérature des effets consécutifs de l'adaptation prismatique et de

la modalité auditive, en mettant l'accent sur les représentations mentales et les troubles unilatéraux. La seconde partie correspondra à la contribution expérimentale composée des quatre études réalisées au cours du présent travail de thèse. La troisième partie permettra de discuter des différents résultats obtenus avant de conclure et de proposer des perspectives dans la quatrième et dernière partie.

CHAPITRE II :
CADRE THÉORIQUE

1. Porter des prismes

1.1. Point historique

L'intérêt porté à l'adaptation prismatique, qui consiste à pointer des cibles visuelles en portant des lunettes déviant latéralement le champ visuel, remonte en 1867 avec les premiers travaux de von Helmholtz (1867 ; cité dans McLaughlin & Webster, 1967). En portant des lunettes équipées de prismes qui dévient latéralement le champ visuel (de 9° vers la gauche), il fut le premier à expérimenter l'adaptation prismatique et à en observer ses conséquences. Attraper des objets ou simplement les toucher était devenu des actions compliquées, les prismes entrainant un biais du mouvement de préhension ou de toucher dans le sens de la déviation optique.

Une trentaine d'années plus tard, Stratton (1896) eut l'idée de renverser le champ visuel de 180° grâce à deux lentilles biconvexes. Les portant pendant trois jours sans interruption (excepté la nuit où il les remplaçait par un bandeau), Stratton regardait par la fenêtre, saisissait et maniait des objets, étudiait les mouvements et la position de ses mains et de ses pieds, mais il ne s'aventurait pas à l'extérieur. Lors de la première période d'exposition, tout lui paraissait renversé ; quand Stratton dirigeait ses mains vers le bas, elles lui paraissaient aller vers le haut (et inversement). Au fur et à mesure du temps, les ressentis tactiles et musculaires se sont accordés avec les impressions visuelles et les images renversées lui ont paru réelles. Au retrait des lunettes, la vision initiale dite normale s'est instantanément rétablie, aucune conséquence n'a été observée ou ressentie.

L'adaptation prismatique fut de nouveau un sujet d'étude attractif, d'un point de vue scientifique, depuis les travaux de Held et Hein (1958). Ces deux chercheurs ont défendu une première théorie selon laquelle la condition nécessaire au développement de l'adaptation prismatique serait la réalisation de mouvements actifs, volontaires et sous contrôle visuel ; cette théorie a ensuite été remise en question (voir paragraphe 1.3.3.). Au cours des soixante dernières années, les travaux portant sur l'adaptation prismatique se sont multipliés, la plupart d'entre eux s'intéressant principalement à la compréhension du développement de l'adaptation sensorimotrice.

1.2. Paradigme de l'adaptation prismatique

Le paradigme expérimental le plus utilisé lors d'études portant sur l'adaptation prismatique se décompose en trois étapes successives (e.g., Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; voir Figure 1) : mesure de la performance de base (i.e., prétest)—exposition aux prismes—mesure de l'effet consécutif (i.e., posttest).

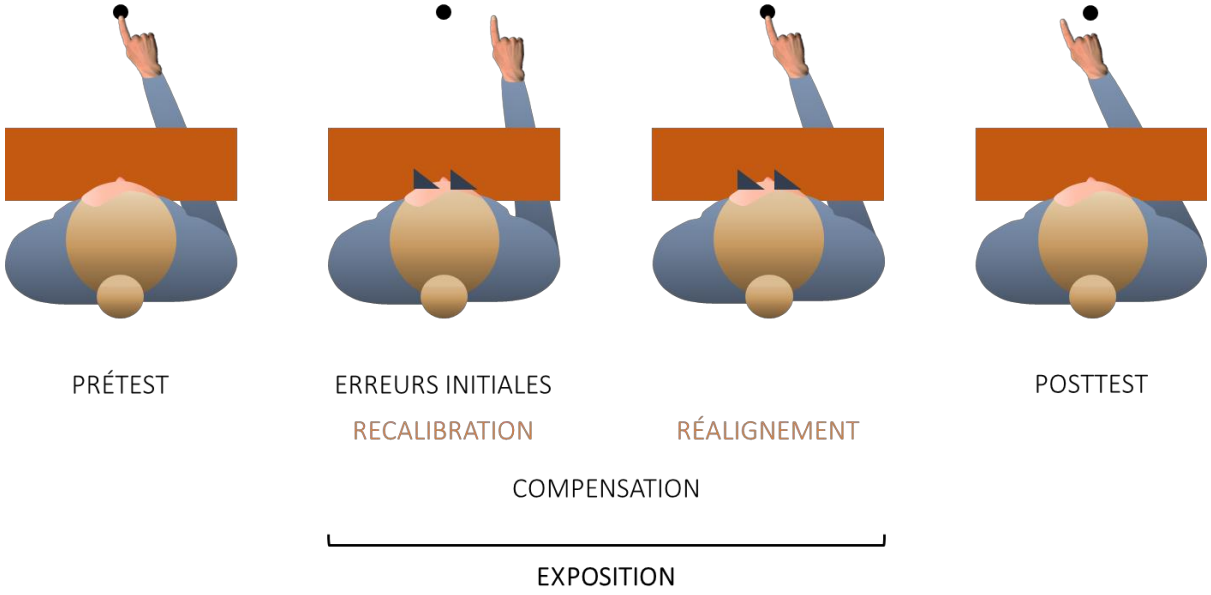


Figure 1 – Performance de pointage visuomanuel en boucle ouverte avant (prétest), pendant (exposition) et après (posttest) adaptation prismatique à une déviation optique droite. Avant exposition, la performance de pointage est correcte. Dès le début de l'exposition aux prismes, des erreurs de pointage sont commises dans le sens de la déviation optique. Au fur et à mesure de l'exposition, les erreurs sont corrigées jusqu'à atteindre une performance correcte. Dès le retrait des prismes, des erreurs de pointage sont commises dans le sens opposé à la déviation optique ; elles correspondent aux effets consécutifs sensorimoteurs. *Figure inspirée de Rode et al. (2015).*

1.2.1. Avant exposition aux prismes

Dans de nombreuses études, le participant réalise lors du prétest une tâche de pointage en boucle ouverte (i.e., sans retour visuel concurrent ni terminal) où la consigne est de fixer une cible visuelle puis de la pointer avec l'index droit en maintenant les yeux fermés. L'objectif de cette première étape est d'évaluer la performance sensorimotrice initiale du participant : avant le port des prismes, le participant atteint précisément la cible, sa performance est correcte (O'Shea et al., 2014).

1.2.2. Exposition aux prismes

Lors de la phase d'exposition aux prismes, le participant réalise des mouvements de pointage en maintenant les yeux ouverts (pour revue : Redding et al., 2005) : soit le participant voit son bras et sa main pendant la durée totale du mouvement (i.e., exposition concurrente), soit le participant voit son index droit uniquement à la fin du mouvement (i.e., exposition terminale). Dès le port des prismes, le participant commet des erreurs de pointage, dans le sens de la déviation optique, qui persistent tant que la position de la main reste invisible. Dès que sa main est visible, le participant corrige son erreur en la compensant grâce aux coordinations visuomanuelles. Après une courte période d'exercice, les erreurs de pointage sont progressivement corrigées jusqu'à de nouveau atteindre une performance correcte (Hay & Pick, 1966). L'exposition aux prismes implique deux types de réponse : la recalibration et le réalignement (e.g., Redding et al., 2005; Rossetti, Koga, & Mano, 1993).

La recalibration, qui a lieu lors de la phase précoce de réduction de l'erreur (Redding & Wallace, 2006; pour revues : Fleury, Prablanc, & Priot, 2019; Prablanc et al., 2020) correspond à la composante stratégique de l'adaptation et inclut la réponse motrice corrective assimilée (Welch, 1974; Welch, Choe, & Heinrich, 1974). Cette réponse compensatoire est un processus cognitif rapide et conscient ; le participant utilise l'information de l'erreur d'un essai de pointage afin de sélectionner une position de cible visuelle virtuelle pour l'exécution de l'essai suivant. Selon Redding et Wallace (2006), la recalibration est une recartographie stratégique des commandes de mouvement pour rapidement réduire l'erreur de performance de pointage dès le début de l'exposition aux prismes.

Le réalignement, seconde phase de l'adaptation, correspond à la composante adaptative de l'adaptation et inclut l'adaptation visuelle et l'adaptation proprioceptive (Redding & Wallace, 2006; Welch, 1974; Welch et al., 1974). En 1974, Welch a qualifié cette composante comme étant la « vraie adaptation », terme introduit afin d'appuyer la distinction entre la composante stratégique et le développement *per se* de l'adaptation. Processus lent et automatique, le réalignement se produit lorsque survient une non-correspondance entre les cartes spatiales (i.e., discordance spatiale). De nouvelles cartographies des représentations internes de notre propre corps sont alors générées afin de contrer la perturbation ressentie. Contrairement à la recalibration qui réduit directement l'erreur engendrée par la déviation optique, le réalignement réduit la discordance spatiale et indirectement l'erreur produite par

le port des prismes (Redding & Wallace, 2006; pour revues : Fleury et al., 2019; Prablanc et al., 2020). D'un point de vue cinématique, la phase terminale du mouvement de pointage est progressivement corrigée jusqu'à la fin de la phase tardive de l'exposition aux prismes. La quantité de corrections apportées lors de la phase terminale du mouvement pendant l'adaptation prismatique prédit l'ampleur des effets consécutifs sensorimoteurs observés au retrait des prismes (O'Shea et al., 2014). Le réalignement sensorimoteur est mesuré comme un décalage en direction opposée à la déviation optique dans la performance de pointage en boucle ouverte. Appelé effet consécutif, cette réponse compensatoire permet d'apprécier le bon développement des effets sensorimoteurs de l'adaptation prismatique (Redding et al., 2005). La tâche de pointage en boucle ouverte sera utilisée au cours des études du présent travail de thèse car il s'agit d'une mesure fiable qui correspond à la somme des effets sensorimoteurs.

1.2.3. Au retrait des prismes

Au retrait des prismes, la performance de pointage en boucle ouverte est de nouveau biaisée, cette fois-ci dans le sens opposé à la déviation optique (pour revue : Fleury et al., 2019). Nommés effets consécutifs sensorimoteurs, ces erreurs de pointage témoignent du bon développement de l'adaptation prismatique (e.g., Michel, Pisella, Halligan, & Luaute, 2003; Redding et al., 2005). Mesurés le plus souvent en angle de pointage (i.e., angle formé entre la cible, la position de départ et la position d'arrivée), par convention, une valeur négative témoigne d'un effet dirigé vers la gauche tandis qu'une valeur positive illustre un effet dirigé vers la droite. L'amplitude de ces effets consécutifs se calcule en soustrayant la performance de pointage en prétest de la performance de pointage en posttest (e.g., Klapp, Nordell, Hoekenga, & Patton, 1974).

Les effets consécutifs sensorimoteurs décroissent jusqu'à atteindre un plateau (e.g., Schintu et al., 2014). Lors d'un pointage en boucle ouverte, ces effets peuvent persister au moins 24 heures (Lackner & Lobovits, 1977) et jusqu'à deux semaines après adaptation (Klapp et al., 1974). La longue durée et l'amplitude plus marquée des effets consécutifs se produisent à la suite de protocoles d'adaptation dits « potentialisés », comme une exposition progressive à la déviation prismatique (Michel, Pisella, Prablanc, Rode, & Rossetti, 2007), un entraînement d'adaptation entrecoupé de pauses (Choe & Welch, 1974; Klapp et al., 1974), ou un pointage

prolongé pendant l'entraînement sensorimoteur (i.e., exposition aux prismes) après lequel les effets sensorimoteurs sont visibles, lors du pointage en boucle ouverte, jusqu'à six heures après le retrait des prismes (Hatada, Rossetti, & Miall, 2006).

1.2.4. Compétition des composantes de l'adaptation

Les processus stratégiques et adaptatifs évoqués précédemment se mettent en place selon un développement compétitif ; l'établissement de l'un se fait au détriment de l'autre.

Ainsi, si la composante stratégique est trop forte, les effets consécutifs sensorimoteurs ne se développent pas. Prenons l'exemple de Stratton (1896) et la rotation de 180° de son champ visuel pendant trois jours (voir paragraphe 1.1.), la vision dite normale s'est rétablie dès le retrait des prismes. Un second exemple provient de l'étude de Richter et al. (2002) où l'objectif était de tester l'inversion droite-gauche pendant sept jours. Aucun effet consécutif n'a été observé au niveau du déplacement locomoteur des participants ou sur la tâche de lancer de fléchettes notamment. Ces résultats s'expliquent par une importante présence de la recalibration qui empêche le développement du réalignement, lui-même responsable des effets consécutifs.

Au contraire, une réduction des corrections stratégiques renforce l'adaptation. Cette situation survient dans le cas du vieillissement pathologique (e.g., Weiner, Hallett, & Funkenstein, 1983) et dans le cas du vieillissement physiologique où les sujets plus âgés (moyenne d'âge : 64 ans) présentent une adaptation plus lente et un effet consécutif qui perdure plus que chez les sujets jeunes (moyenne d'âge : 20 ans ; Fernández-Ruiz, Hall, Vergara, & Díaz, 2000). Les patients souffrant de négligence spatiale unilatérale (NSU) — incapacité à signaler, répondre ou s'orienter vers des stimuli controlatéraux à la lésion cérébrale (e.g., Halligan, Fink, Marshall, & Vallar, 2003) — sont aussi enclins à une adaptation renforcée. La réponse électrodermale, étant une mesure pertinente pour évaluer la conscience de la perturbation optique, n'a montré aucune variation chez les patients NSU quelle que soit la déviation optique utilisée. N'ayant pas conscience de la déviation optique, les effets sensorimoteurs consécutifs se montrent plus durables chez ces patients par rapport aux sujets sains (Rossetti et al., 2015). Enfin, chez les sujets jeunes en bonne santé, la composante stratégique peut être réduite lors d'une exposition progressive qui donne lieu à des effets consécutifs sensorimoteurs plus amples et plus durables (Michel et al., 2007).

1.3. Effets consécutifs sensorimoteurs : une adaptation à différents niveaux

Selon Welch (1974; Welch et al., 1974), l'adaptation prismatique est le résultat combiné de l'adaptation visuelle (i.e., adaptation de la position de l'œil), avec l'adaptation proprioceptive (i.e., adaptation de la position ressentie du bras exposé) et l'adaptation motrice (i.e., adaptation de la réponse motrice).

1.3.1. Niveau visuel

Lors de ses premiers travaux, von Helmholtz (cité dans McLaughlin & Webster, 1967) a étudié le lieu de l'effet adaptatif. Il a constaté que l'adaptation n'était pas cantonnée à sa main droite, utilisée lors de l'exposition aux prismes, mais qu'elle s'était transférée à la main gauche non-utilisée lors de l'exposition aux prismes. De ces résultats, il en a déduit que le changement adaptatif ne pouvait être dans le jugement de la position de sa main droite mais plutôt dans le jugement de la direction de son regard.

Les travaux de la moitié du XX^{ème} siècle ont apporté de nouvelles connaissances quant à l'adaptation visuelle. Des conditions d'exposition prismatique variées ont été utilisées comme la marche (Hay & Pick, 1966), l'observation de l'index immobile avec exposition terminale (Craske, 1967) et la vue de pieds stationnaires (Craske & Crawshaw, 1975) ; cette troisième condition conduisant à une adaptation visuelle pure puisqu'elle s'affranchit de la commande motrice et de la proprioception du bras. Néanmoins, la condition expérimentale classiquement utilisée permettant d'observer une adaptation visuelle consiste à pointer des cibles visuelles avec vision terminale (i.e., l'index n'est visible qu'à la fin du mouvement de pointage). Dans cette condition, le retour visuel est retardé et produit un réalignement largement localisé dans le système sensorimoteur (e.g., Redding & Wallace, 2006; Welch, 1974).

L'indice le plus commun du développement de l'adaptation visuelle est le décalage pré/post de l'estimation du droit-devant visuel : dans une pièce sombre, une diode est déplacée par l'expérimentateur ou par le participant lui-même, jusqu'à l'endroit apparent estimé par le participant comme étant face à lui, dans son axe sagittal médian (e.g., Uhlarik & Canon, 1971). Une autre mesure peut être utilisée pour apprécier l'adaptation visuelle, comme nommer le chiffre que les sujets estiment être situé dans la direction du droit-devant sur une échelle numérique affichée face à eux (Wilkinson, 1971). À l'issue des phases d'exposition et des tests visuels, une modification de la direction du regard a été identifiée tant pendant le

port des prismes que lors des effets consécutifs après le retrait des prismes. Des mesures par photographie de la position de l'œil correspondant à son droit-devant visuel subjectif ont témoigné de la survenue de l'adaptation visuelle dès le port des prismes (McLaughlin & Webster, 1967) et après le retrait des prismes (Craske, 1967), dans le sens de la déviation optique (Kalil & Freedman, 1966). Même si la position perçue de la tête n'a pas été mesurée dans ces études, il est peu probable qu'elle soit à l'origine de la position modifiée de l'œil, étant donné que les sujets mordaient dans une prothèse dentaire pour éviter tout mouvement de la tête lors de l'adaptation prismatique et des mesures par photographie. Ainsi, l'orientation du regard est déplacée dans le sens de la déviation optique (e.g., Wallace, Melamed, & Kaplan, 1973), s'illustrant par une estimation du droit-devant visuel (i.e., droit-devant subjectif) déplacée vers la gauche ou vers la droite de l'axe sagittal médian (i.e., droit-devant réel) après une adaptation prismatique de déviation optique gauche ou droite, respectivement (e.g., Girardi, Mcintosh, Michel, Vallar, & Rossetti, 2004 ; pour revue, Redding & Wallace, 2006).

Ebenholtz (1974) a considéré l'adaptation visuelle comme une conséquence de la déviation visuelle asymétrique prolongée pendant le port des prismes et non comme un recalibrage perceptif. Il a expliqué que le maintien continu de l'œil dans une position particulière pendant le port des prismes (par exemple sur le côté) conduirait à une potentialisation des muscles oculaires, responsable du maintien de la déviation oculaire au retrait des prismes. Il est toutefois important de préciser que les effets consécutifs visuels ne peuvent résulter uniquement de l'asymétrie posturale oculaire pendant l'exposition aux prismes. Une étude a testé l'hypothèse de potentialisation des muscles oculaires en mesurant les effets sensorimoteurs de participants sains après adaptation prismatique de déviation gauche. La condition d'exposition imposait aux participants de regarder leurs pieds, en maintenant leurs yeux tournés vers la droite à travers des prismes de déviation optique gauche. Au retrait des prismes, des effets consécutifs sensorimoteurs se sont produits dans la direction opposée à la déviation optique (i.e., vers la droite dans l'exemple présenté). D'après ces résultats, le développement d'effets consécutifs semble dépendre de l'exposition à la déviation optique, et non du maintien de la position du regard (Craske & Crawshaw, 1975). Selon ces travaux, l'hypothèse de la potentialisation des muscles oculaires formulée par Ebenholtz (1974) ne suffirait pas pour expliquer l'adaptation visuelle : un réalignement du système visuel aurait certainement lieu.

1.3.2. Niveau proprioceptif

Dans ce manuscrit, le terme « proprioception » réfère à la position ressentie et non au mécanisme responsable de ce ressenti. Il existe des récepteurs sur notre corps—dans les articulations, les muscles (i.e., fuseaux neuromusculaires), les tendons (i.e., organes tendineux de Golgi)—qui fournissent des informations pouvant être utilisées comme indicateurs de la position des membres du corps dans l'espace (pour revue : Kornheiser, 1976). Lors de l'exposition aux prismes, l'adaptation proprioceptive peut s'appliquer à la position du bras par rapport au reste du corps et à la position de la tête par rapport au tronc.

Classiquement, l'adaptation proprioceptive du bras se mesure grâce à la tâche du droit-devant proprioceptif. Dans sa forme active, le participant pointe face à lui avec son bras adapté, les yeux fermés, dans la direction de l'axe sagittal de son corps (e.g., Harris, 1963; pour revue : Welch, 1974). Cette méthode implique l'efférence musculaire qui dirige le mouvement du bras, fournissant elle-même des informations sur la position ressentie du membre (pour revue : Kornheiser, 1976). Dans sa forme passive, le bras du participant est dirigé par l'expérimentateur lors de l'estimation du droit-devant proprioceptif, ce qui permet de s'affranchir de toute commande motrice (e.g., Welch, 1974). Après adaptation prismatique, le participant estime son droit-devant proprioceptif comme décalé par rapport au point sagittal médian réel, dans le sens opposé à la déviation optique utilisée (e.g., Fortis, Goedert, & Barrett, 2011; Girardi et al., 2004; Hatada et al., 2006). Les effets consécutifs proprioceptifs de l'adaptation prismatique suivraient un modèle en deux vagues. La première vague aurait lieu lors des quatre heures suivant le retrait des prismes où les effets décroissent jusqu'à atteindre une performance initiale. Un retour vers la significativité surviendrait lors de la seconde vague, à savoir un jour après l'adaptation prismatique et jusqu'à sept jours postadaptation avec un pic à trois jours (Hatada et al., 2006). D'autres méthodes permettent d'apprécier l'adaptation proprioceptive, comme pointer vers la main précédemment exposée—désormais non-visible—avec la main non-exposée en gardant les yeux fermés (Welch, 1974), pointer dans la direction du pied droit sans contrôle visuel (Templeton, Howard, & Wilkinson, 1974), ou évaluer la distance entre la main adaptée et d'autres parties du corps (e.g., son autre main ; Harris, 1963). Une adaptation proprioceptive du poignet est illustrée dans l'étude de Putterman, Robert, et Bregman (1969) où les participants sont adaptés en ayant uniquement le poignet mobile. Après retrait des prismes, les participants doivent utiliser leur avant-bras complet (i.e., le coude est utilisé

comme point pivot) pour pointer des cibles visuelles sans contrôle visuel. L'avant-bras des participants pointe avec précision mais il se plie au niveau du poignet entrainant l'index à pointer de manière inexacte. Sachant que les participants sont persuadés que leur poignet est droit, les auteurs ont conclu à un changement de la proprioception du poignet lors de l'adaptation prismatique.

La position perçue de la tête peut aussi être modifiée (e.g., Redding & Wallace, 1988b; pour revue : Harris, 1965). Lorsqu'un individu regarde à travers des lunettes prismatiques qui dévient son champ visuel vers la gauche, l'image de l'objet situé objectivement droit devant lui est décalée vers la gauche. L'objet est alors perçu comme n'étant pas dans l'axe sagittal médian, mais décalé vers la gauche. Cette perception subjective entraine inconsciemment l'individu à tourner la tête et le regard légèrement vers la gauche afin d'avoir une vision fovéale de la cible, position qui est maintenue au retrait des prismes (pour revue : Kornheiser, 1976). La procédure expérimentale la plus propice à entrainer une telle adaptation proprioceptive de la tête est l'exposition concurrente (i.e., la main et le bras sont visibles pendant le mouvement de pointage). En effet, cette condition produit un réalignement largement localisé dans le système proprioceptif (Redding & Wallace, 1988b). Une méthode simple de mesure de l'adaptation proprioceptive de la tête par rapport au tronc est de demander aux participants d'aligner leur tête avec leur tronc en maintenant les yeux fermés. Après adaptation prismatique, les participants orientent leur tête dans le sens de la déviation optique. De la même façon, lorsque la tête est réellement alignée avec le tronc, les participants la perçoivent comme étant trop orientée vers le côté opposé à la déviation optique (Lackner, 1973a).

1.3.3. Niveau moteur

En 1954, von Holst (cité dans Held, 1961) a pointé l'importance du signal réafférent dans la coordination spatiale en stipulant que le mécanisme d'un mouvement consiste en un signal efférent suivi d'un mouvement en réponse à ce signal, et du signal réafférent provoqué par le mouvement. Quelques années plus tard, en 1961, Held a ajouté à cette théorie le concept de stockage, ou mémoire de corrélation, qui peut se définir comme une « mémoire » qui enregistre et stocke les combinaisons précédentes de signaux efférents et réafférents (voir Figure 2). Lors du port de lunettes prismatiques, cette mémoire devient obsolète en raison de la discordance entre afférence et efférence. La théorie de Held suppose qu'une reprogrammation de la mémoire de corrélation avec de nouvelles combinaisons d'efférence et

d'afférence doit avoir lieu (Held, 1961). En d'autres termes, lors de l'adaptation prismatique, l'utilisation d'un nouveau schéma de contractions musculaires est appris (Harris, 1963).

Les mécanismes permettant au système sensorimoteur de maintenir ses performances et de se réparer lui-même semblent similaires à ceux responsables des ajustements qui accompagnent les changements physiques pendant le développement corporel (i.e., la croissance). Après avoir expérimenté une nouvelle relation sensorimotrice, le cerveau met en place un processus de contrôle adaptatif approprié à la nouvelle situation qui permet au système sensorimoteur de retrouver sa performance initiale (pour revue : Gauthier, Blouin, Bourdin, & Vercher, 2007). En termes de modélisation, ces capacités adaptatives peuvent être expliquées par les modèles internes : le système nerveux s'appuie sur les informations disponibles pour estimer l'état de l'organisme et du monde extérieur (voir Figure 2 ; pour revue : Wolpert, Miall, & Kawato, 1998). Issu de la robotique et adapté au contrôle du mouvement biologique, le concept de « modèle interne » est utilisé pour souligner que le système nerveux central (SNC) modélise le système sensorimoteur et ses interactions avec le monde extérieur (pour revue : Wolpert & Ghahramani, 2000). Deux types de modèles internes coexistent et s'exécutent de façon complémentaire. Le modèle interne inverse calcule la commande motrice adaptée à partir de la connaissance de l'état du système (e.g., pointer une cible dans un nouveau champ de force) alors que le modèle interne prédictif estime les états futurs du système à partir de la commande motrice (e.g., prédire précisément la trajectoire de notre mouvement pour atteindre une cible visuelle ; pour revues : Fleury et al., 2019; Wolpert & Ghahramani, 2000; Wolpert et al., 1998). Les modèles internes sont mis à jour par l'expérience afin d'être adaptables aux changements dans les propriétés du système sensorimoteur (pour revue : Wolpert & Ghahramani, 2000). Lors de l'adaptation prismatique, le contrôle adaptatif reposerait ainsi sur des modifications survenant au sein des modèles internes, se basant sur la copie d'efférence et les erreurs de prédiction issues des divergences entre l'état prédit et l'état réel (voir Figure 2 ; pour revues : Fleury et al., 2019; Gauthier et al., 2007)

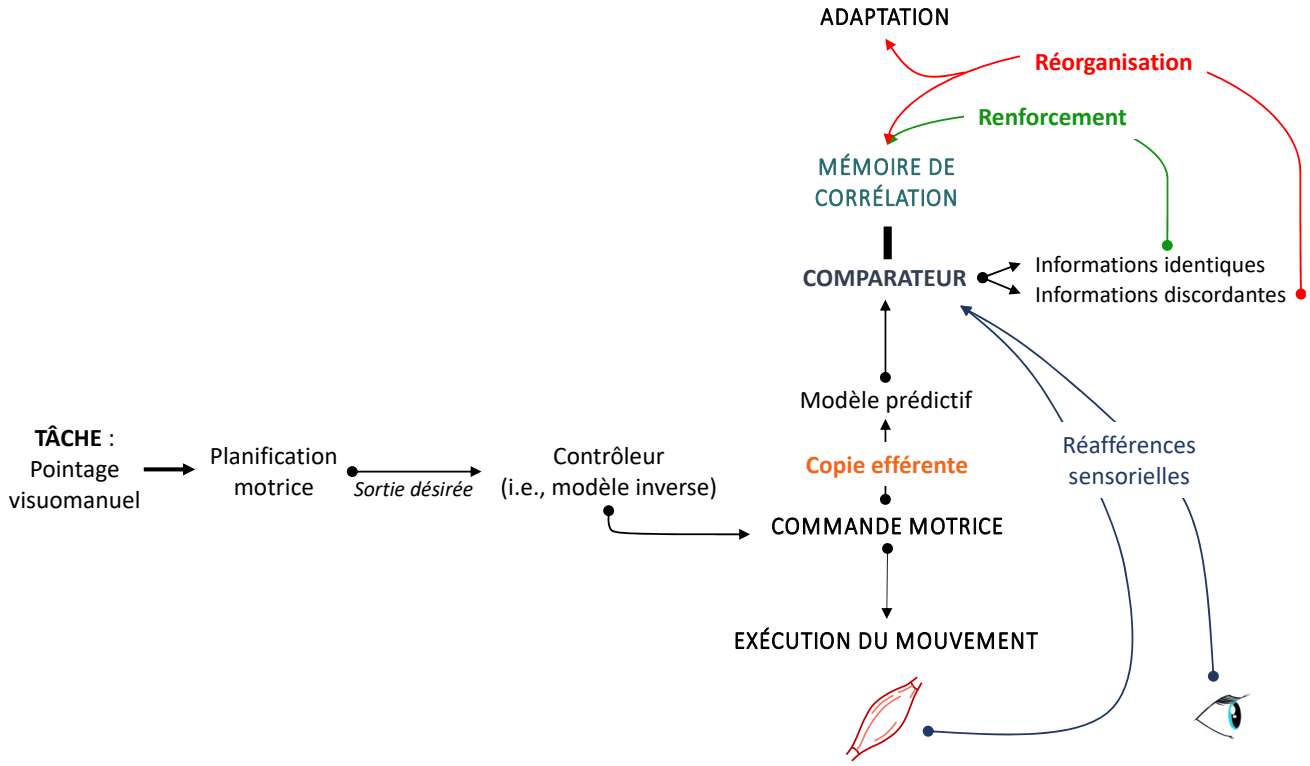


Figure 2 – Processus schématisé de l'adaptation visuomotrice lors d'une exposition prismatique. Lors de l'exécution d'un mouvement (e.g., un pointage visuomanuel), une sortie désirée (i.e., commande du mouvement souhaité) est envoyée au contrôleur (i.e., modèle inverse) qui envoie une commande motrice. Une copie de cette commande (i.e., copie efférente) est envoyée au modèle prédictif. Ce modèle interagit ensuite avec le comparateur qui reçoit, simultanément à la copie efférente, des réafférences sensorielles (visuelles, proprioceptives). La communication entre le comparateur et la mémoire de corrélation permet de comparer les efférences et les réafférences afin de renforcer le mouvement (boucle verte) ou de le réorganiser (boucle rouge), comme c'est le cas dans l'adaptation prismatique. *Schéma inspiré de Gauthier et al. (2007).*

Held (1961) a formulé sa théorie en se basant sur la production active du mouvement, ayant démontré quelques années auparavant que l'adaptation prismatique ne pouvait se développer lorsque l'expérimentateur bougeait passivement le bras des participants (Held & Hein, 1958). Hay, Pick, et Ikeda (1965) ont observé des effets consécutifs après que le bras des participants ait été passivement bougé lors de l'exposition prismatique ; ils ont ainsi remis en question la nécessité de réaliser des mouvements pour s'assurer du développement de l'adaptation. D'autres études ont réfuté l'obligation de production active du mouvement dans le développement de l'adaptation (Craske, 1967; Michel, Gaveau, Pozzo, & Papaxanthis, 2013; Moulden, 1971). Toutefois, l'amplitude de l'adaptation reste plus importante lorsque les mouvements sont activement réalisés (e.g., Paillard & Brouchon, 1981). Cette différence semble être due à une précision moindre et à une plus grande variabilité des mouvements passifs par rapport aux mouvements actifs. Réaliser activement un mouvement fournirait plus d'informations proprioceptives et de façon plus précise, produisant une mise en conflit plus

franche entre vision et proprioception (Paillard & Brouchon, 1968), et permettant la comparaison des réafférences sensorielles aux prédictions motrices (voir Figure 2). Voir son mouvement actif à travers les prismes semble être un facteur important dans l'adaptation prismatique mais non-absolu, son absence n'empêchant pas l'adaptation de se développer.

Ainsi, l'adaptation prismatique modifie la coordination sensorimotrice. En conséquence, une incohérence survient entre les réafférences prédites (basées sur la copie efférente) et les réafférences réelles de la main en mouvement. Les signaux d'erreurs qui en découlent permettent d'ajuster la commande motrice par mise à jour des modèles internes (e.g., pour revue : Fleury et al., 2019) : le cerveau reconstruit une relation appropriée entre les entrées sensorielles et les sorties motrices (Gauthier et al., 2007).

1.3.4. Additivité des composantes adaptatives

Dans la mesure où l'exposition aux prismes entraine une adaptation à plusieurs niveaux (i.e., visuel, proprioceptif et moteur), il semble pertinent de s'interroger sur l'additivité de ces trois composantes adaptatives.

Observée lors du pointage en boucle ouverte, l'adaptation totale ou le déplacement total (*total shift* dans la littérature), correspondrait à la somme algébrique de l'adaptation visuelle (i.e., déplacement du regard dans le sens de la déviation optique ; *visual shift* dans la littérature) et de l'adaptation proprioceptive (i.e., position du bras décalée dans le sens opposé de la déviation optique ou position ressentie du bras comme étant dans le sens de la déviation optique ; *proprioceptive shift* dans la littérature ; e.g., Templeton et al., 1974; Wilkinson, 1971), que l'exposition soit concurrente ou terminale (Redding & Wallace, 1988b). Toutefois, cette relation mathématique a été remise en question après que des études aient montré un déplacement total supérieur à la somme algébrique des adaptations visuelle et proprioceptive évoquée précédemment (Choe & Welch, 1974; Welch, 1974). Les effets consécutifs sensorimoteurs seraient alors la somme de l'adaptation visuelle avec l'adaptation proprioceptive et une troisième composante, l'adaptation motrice (i.e., réponse motrice corrective dans le sens opposé de la déviation optique ; pour revue : Welch, 1974). La cible visuelle de pointage semble être un élément décisif de l'additivité des trois composantes de l'adaptation. L'absence d'une cible conduirait à un modèle à deux composantes combinant adaptations visuelle et proprioceptive, alors que la présence d'une cible mènerait à l'ajout

d'une troisième composante qui est l'adaptation motrice. Sous certaines conditions, le pointage de cibles visuelles pendant l'exposition aux lunettes prismatiques encourage l'assimilation d'une réponse motrice corrective de l'erreur (Redding & Wallace, 1988a; Welch, 1974). Si le pointage est absent ou insuffisant (e.g., courte durée, pratique en masse ; Choe & Welch, 1974), ou si l'exposition est terminale, cette troisième composante ne peut se développer ou uniquement à un niveau très faible (Hatada et al., 2006; Welch et al., 1974).

1.3.5. Transfert intermodal de l'adaptation prismatique

Le lieu de l'adaptation ne semble pas être restreint au membre exposé pendant le port des prismes. Des changements peuvent survenir à différents niveaux du système sensorimoteur : au niveau de la main non-utilisée pendant le port des prismes, qualifié de transfert intermanuel (e.g., Fleury et al., 2019; Redding & Wallace, 1988b) ; au niveau de l'œil non-exposé aux prismes (i.e., un seul œil était exposé et un cache-œil était apposé sur l'autre œil), qualifié de transfert interoculaire (Crawshaw & Craske, 1976) ; au niveau d'autres membres que celui utilisé pendant le port des prismes, qualifié de transfert intermembre (e.g., le genou ; Kahane & Auerbach, 1973) ; au niveau d'autres modalités sensorielles, qualifié de transfert intermodal. Le paragraphe suivant s'intéresse à ce dernier type de transfert.

Le transfert de l'adaptation prismatique s'étend au-delà des modalités directement impliquées lors de l'exposition aux prismes, notamment dans la modalité auditive. Le transfert intermodal peut s'observer lors d'une tâche de localisation auditive réalisée dans une pièce sombre, où le participant doit pointer en direction d'un stimulus auditif (e.g., un bruit blanc). Lors du port de lunettes prismatiques, l'évolution de la performance de pointage de cibles auditives à l'aide d'un pointeur semble suivre celle de la performance du droit-devant proprioceptif (i.e., dans le sens opposé à la déviation optique ; McLaughlin & Bower, 1965). L'estimation du droit-devant auditif permet, avec plus de justesse, d'explorer le transfert de l'adaptation prismatique à l'audition. De la même manière que le droit-devant visuel, l'exposition aux prismes déplace l'estimation de la ligne médiane auditive dans le sens de la déviation optique. Au retrait des prismes, la localisation de la ligne médiane auditive est déplacée dans la direction opposée aux prismes lorsque les stimuli auditifs sont présentés dichotiquement dans un casque (Lackner, 1973a, 1973b), ou dans le sens de la déviation optique lorsque les stimuli auditifs sont des sons ambiants (Hay & Pick, 1966 ; Michel et al.,

2007). Ces effets consécutifs peuvent être attribués à une adaptation proprioceptive de la tête ou des yeux, associée à une liberté de mouvements du corps, au moins de la tête, pendant l'exposition aux prismes (i.e., condition tête libre).

1.4. Décaler le champ visuel verticalement

Depuis la fin du XIX^{ème} siècle, les multiples études portant sur l'adaptation prismatique se sont intéressées à la dimension latérale. Le champ de recherche traitant des effets sensorimoteurs de l'adaptation prismatique verticale est relativement pauvre puisqu'il existe seulement deux études traitant de cette thématique (voir Tableau I; Bultitude, Rafal, & Tinker, 2012; Martin, Greger, Norris, & Thach, 2001).

Références	Participants	Protocole de l'AP	Mesure des effets sensorimoteurs	Résultats
Bultitude et al., 2012	*N* = 20 6 hommes et 14 femmes Sains, droitiers Âge : 62 ans	Pointage de trois cibles alignées verticalement face au participant Adaptation réalisée avec la main droite DO : 15° DOH (*N* = 10) DOB (*N* = 10)	Pointage vertical droit-devant en boucle ouverte (i.e., yeux fermés) ; 10 essais Tâche réalisée - Avant AP (i.e., Prétest) - Après AP (i.e., Posttest) - À la fin de l'expérimentation (i.e., Tardif)	Effet sensorimoteur de l'AP : DOH : effet significatif vers le bas par rapport au Prétest (4.7° en Posttest, $p < .01$; 2.2° en Tardif, $p < .01$) DOB : aucun effet significatif
Martin et al., 2001	*N* = 8 4 hommes et 4 femmes Sains, droitiers Âge : 23 ans	Envoi de balles de 2 cm de diamètre sur une cible, centrée face au participant, au niveau de son épaule, à une distance de 2.5 m 50 lancers de balle avant (i.e., Prétest), pendant et après (i.e., Posttest) AP DO : 17.2° ; DOB Mesure du déplacement vertical		Avant AP : lancers proches de la cible Début AP : dès le premier essai, lancers situés 60 cm en-dessous de la performance de base ; au fur et à mesure du temps, les lancers se rapprochent de la ligne de base Après AP : lancers 60 cm au-dessus de la ligne de base DOB : effet sensorimoteur consécutif vers le haut

Tableau I – Études ayant mesuré les effets consécutifs sensorimoteurs de l'adaptation prismatique verticale. Les résultats présentés ne concernent que les individus sains. AP : Adaptation Prismatique ; DO : Déviation Optique ; DOB : Déviation Optique vers le Bas ; DOH : Déviation Optique vers le Haut.

En 2001, Martin et son équipe ont mesuré les effets sensorimoteurs de l'adaptation prismatique à une déviation vers le bas grâce à une tâche de lancer de balles. L'objectif était de lancer 50 fois des balles en plastique de deux centimètres de diamètre en direction d'une cible, centrée au niveau de l'épaule et située à 2,5 mètres du participant, à condition de ne jamais regarder ses mains. La performance est mesurée avant, pendant et après adaptation prismatique à une déviation optique vers le bas décalant le champ visuel avec un angle de 17,2°. Les résultats sont représentés au sein de la Figure 3. Les lancers étaient proches de la cible lorsqu'ils étaient réalisés avant l'adaptation prismatique. Dès le port des lunettes, le premier essai s'est illustré par un impact de balle situé 60 centimètres en-dessous de la position réelle de la cible. Au cours de l'exposition aux prismes, les lancers se sont rapprochés petit à petit de la cible. Dès le retrait des prismes, la balle a atterri 60 centimètres au-dessus de la position réelle de la cible puis elle s'est rapprochée de la performance initiale au fur et à mesure des lancers.

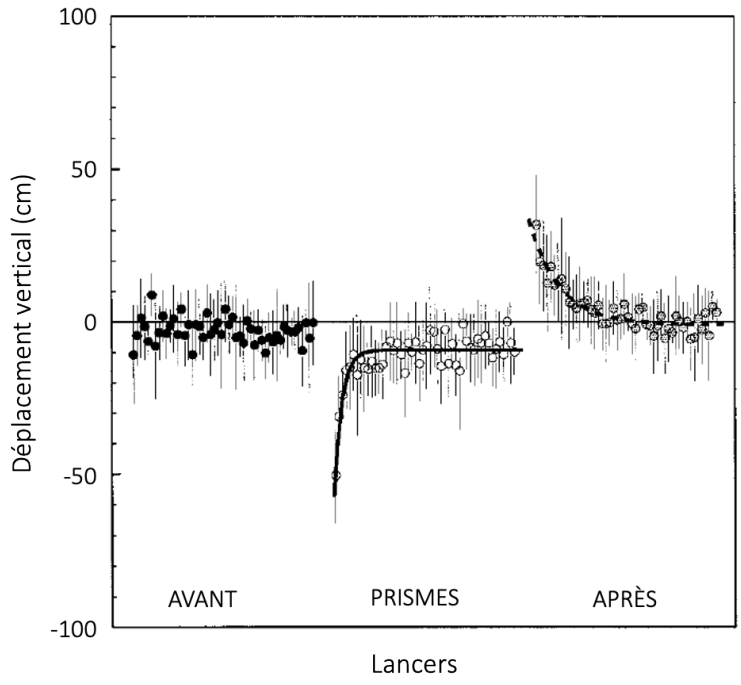


Figure 3 – Déplacements verticaux obtenus lors d'une tâche de lancers de balles réalisée avant, pendant et après adaptation prismatique à une déviation optique vers le bas. L'axe vertical représente les valeurs de déplacement vertical : une valeur négative illustre un déplacement vers le bas, tandis qu'une valeur positive est associée à un déplacement vers le haut. L'axe horizontal représente le décours temporel de l'expérimentation. *Figure issue et traduite de Martin et al. (2001).*

Bultitude et collaborateurs (2012) ont testé les effets de l'adaptation prismatique verticale sur l'initiation de la marche chez des personnes âgées saines ou souffrant de la

maladie de Parkinson. Seuls les résultats des individus sains sont présentés dans ce paragraphe. Lors du port des prismes, les participants ont réalisé des mouvements de pointage en direction de trois cibles visuelles verticalement réparties face à eux. Le développement d'effets consécutifs sensorimoteurs a été mesuré à l'aide une tâche de pointage en boucle ouverte (voir Figure 4). Après adaptation prismatique à une déviation vers le haut, des effets sensorimoteurs ont été observés en direction de la partie inférieure de l'espace. En revanche, à l'inverse de Martin et al. (2001), l'adaptation prismatique à une déviation vers le bas n'a produit aucun effet sensorimoteur.

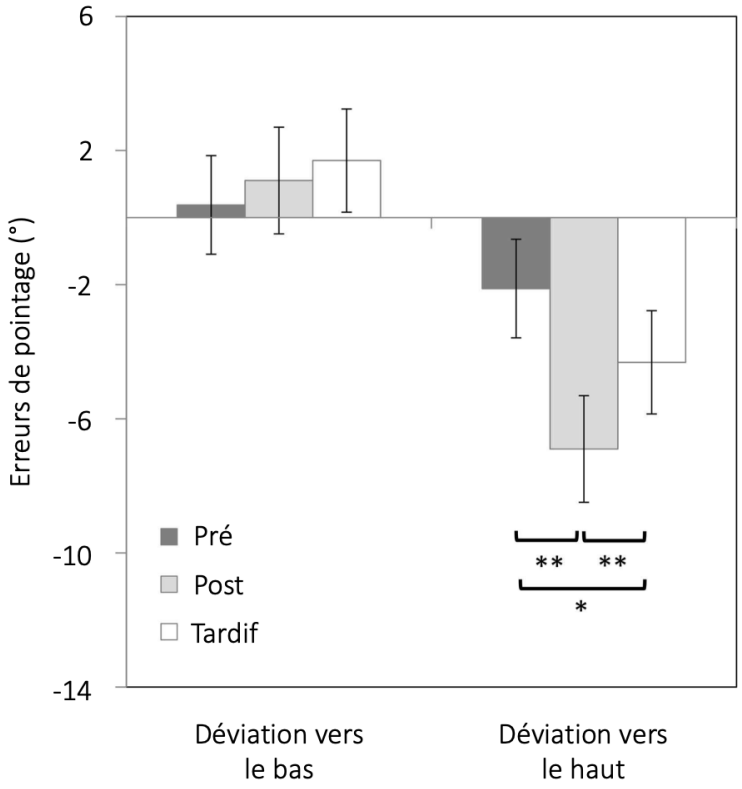


Figure 4 – Erreurs de pointages obtenues lors d'une tâche de pointage en boucle ouverte réalisée avant (i.e., Pré), immédiatement après (i.e., Post) adaptation prismatique à une déviation optique vers le bas ou vers le haut, et à la fin de l'expérience (i.e., Tardif). L'axe vertical représente les valeurs des erreurs de pointage : une valeur négative illustre un déplacement vers le bas, tandis qu'une valeur positive est associée à un déplacement vers le haut. La partie gauche du graphique correspond aux mesures du groupe exposé à une déviation optique vers le bas ; la partie droite du graphique présente les mesures du groupe exposé à une déviation optique vers le haut. *$p < .05$; **$p < .01$. *Figure issue et traduite de Bultitude et al. (2012).*

À ce jour, il semblerait que les deux études présentées précédemment soient les seules à s'être intéressées aux effets consécutifs sensorimoteurs de l'adaptation prismatique verticale. L'une a montré des effets sensorimoteurs dirigés vers le haut après adaptation prismatique à une déviation vers le bas (Martin et al., 2001), et l'autre a observé des effets

sensorimoteurs dirigés vers le bas après adaptation prismatique à une déviation vers le haut mais aucun effet après adaptation prismatique à une déviation vers le bas (Bultitude et al., 2012). La divergence entre les résultats de ces deux travaux de recherche et le faible nombre d'études traitant de cette problématique questionnent sur les effets sensorimoteurs des deux déviations optiques de l'adaptation prismatique verticale. De plus, aucune recherche n'a traité des effets représentationnels de l'adaptation prismatique verticale. Un des axes de ce présent travail de thèse vise à étudier les effets consécutifs sensorimoteurs et représentationnels de l'adaptation prismatique verticale (voir Étude 2).

1.5. Effets consécutifs cognitifs : autre versant de l'adaptation prismatique

Les effets consécutifs de l'adaptation prismatique se produisent également au sein de la cognition. Ce terme 'cognition' réfère à nos habilités mentales indépendantes des coordinations visuomanuelles impliquées dans le développement de l'adaptation prismatique (i.e., tâches attentionnelles, de jugement ou de représentation spatiale). En 1998, Rossetti et collaborateurs ont montré, pour la première fois, des effets consécutifs cognitifs de l'adaptation prismatique de déviation optique droite chez des patients héminégligents (i.e., trouble de la cognition spatiale ; voir paragraphe 1.5.1.1.). À la suite de ces résultats, Colent et collaborateurs (2000) ont observé des effets consécutifs cognitifs de l'adaptation prismatique de déviation optique gauche chez des sujets sains.

1.5.1. Bénéfices thérapeutiques de l'adaptation prismatique latérale au sein des troubles latéralisés

1.5.1.1. La négligence spatiale unilatérale

La négligence spatiale unilatérale (NSU ou héminégligence) survient à la suite d'un accident vasculaire cérébral (AVC). Elle se définit comme une incapacité à signaler, à répondre ou à s'orienter vers des stimuli controlatéraux à la lésion cérébrale, le plus souvent située au niveau du carrefour temporopariétooccipital droit (pour revues, Halligan et al., 2003; Heilman, Valenstein, & Watson, 2000; Vallar, 1998). Cette pathologie affecte diverses fonctions cognitives (e.g., attention, représentation spatiale) et rend difficile le quotidien des patients héminégligents. L'adaptation prismatique améliore une large diversité de symptômes de la NSU ainsi que les activités de vie quotidienne des patients (pour revue : Jacquin-Courtois et al.,

2013). Ce manuscrit présentera uniquement les effets observés sur la représentation spatiale et les capacités auditives, deux notions fondamentales du présent travail de thèse.

La représentation spatiale réfère à la capacité à construire mentalement des cartographies de l'espace environnant. La tâche de bissection de ligne, qui consiste à déterminer le centre de lignes, permet d'étudier la représentation spatiale (e.g., Wolfe, 1923). Dans sa version manuelle, les participants placent une marque à l'endroit de la ligne qu'ils estiment comme étant le centre de la ligne (i.e., centre subjectif). Dans sa version perceptive (i.e., tâche de Landmark), les participants jugent si la ligne qui leur est présentée est scindée à gauche ou à droite du centre réel. En clinique, la tâche de bissection de ligne est très fréquemment utilisée lors du diagnostic du syndrome d'héminégligence ; elle permet de rendre compte de la négligence de l'hémichamp gauche par les patients qui coupent la ligne à droite du centre réel (e.g., Schenkenberg, Bradford, & Ajax, 1980). L'adaptation prismatique de déviation optique droite de 10° (i.e., du côté de l'hémicorps non-affecté) permet de diminuer le biais représentationnel spatial visuel initialement dirigé vers la droite, en le décalant vers la gauche (voir Figure 5 ; e.g., Farnè, Rossetti, Toniolo, & Làdavas, 2002; McIntosh, Rossetti, & Milner, 2002; Rossetti et al., 1998; Striemer & Danckert, 2010 ; pour revue : Jacquin-Courtois et al., 2013). La représentation spatiale implicite d'éléments à valence spatiale (i.e., stimuli associés à une dimension spatiale ; voir paragraphe 1.5.2.2.) est également altérée chez les patients souffrant de NSU. Par exemple, lorsqu'il est demandé à ces patients de déterminer le centre d'un intervalle de deux nombres oralement présentés, l'estimation est biaisée vers les grands nombres qui sont associés avec la partie droite de l'espace (Zorzi, Priftis, Meneghello, Marenzi, & Umiltà, 2006). Ce biais est considérablement diminué à la suite d'une adaptation prismatique de déviation optique droite (Rossetti et al., 2004). Tous ces résultats rendent compte des effets consécutifs bénéfiques de l'adaptation prismatique dans la représentation spatiale, explicite et implicite, chez les patients héminégligents.

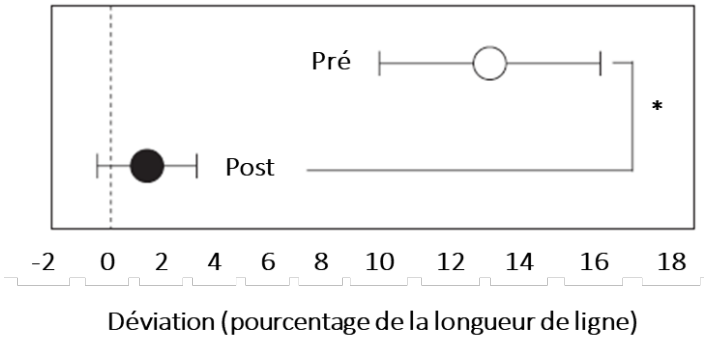


Figure 5 – Performance moyenne (± *SE*) des patients héminégligents (*N* = 3) lors d'une tâche de bissection de ligne manuelle avant (i.e., Pré) et immédiatement après (i.e., Post) adaptation prismatique à une déviation optique droite. La performance en prétest est matérialisée par un cercle blanc ; la performance en posttest est représentée par un cercle noir plein. L'axe des abscisses représente l'écart par rapport au centre, en pourcentage de la longueur totale de la ligne ; les écarts vers la droite sont représentés par des valeurs positives et les écarts vers la gauche sont représentés par des valeurs négatives. Comparaison du prétest par rapport au posttest : *p < .05. *Figure issue et traduite de Striemer et Danckert (2010).*

Les effets consécutifs de l'adaptation prismatique se manifestent au-delà des modalités directement impliquées lors de l'exposition aux prismes (i.e., vision, proprioception, motricité). D'un point de vue sémantique, nous parlerons « d'expansion » de l'adaptation prismatique dans ce manuscrit (Prablanc et al., 2020) ; terme introduit par Jacquin-Courtois et collaborateurs (2013) pour nommer ces effets intermodaux.

La NSU peut entrainer une extinction auditive au niveau de l'oreille gauche des patients (pour revue, Jacquin-Courtois et al., 2013). La tâche d'écoute dichotique—utilisée dans le présent travail de thèse (voir Étude 3)—qui consiste à présenter deux stimuli auditifs différents simultanément, est un paradigme expérimental évaluant l'attention divisée auditive (e.g., Kimura, 1967 ; voir paragraphe 2.4.). Lorsqu'ils réalisent une tâche d'écoute dichotique verbale, les patients héminégligents présentent un biais attentionnel auditif vers la droite, comme le témoigne l'indice de latéralisation (i.e., mesure de l'asymétrie entre les deux oreilles ; une valeur positive indique une asymétrie en faveur de l'oreille droite tandis qu'une valeur négative indique une asymétrie en faveur de l'oreille gauche) qui est très élevé par rapport aux individus sains (e.g., Jacquin-Courtois et al., 2010). Une seule session d'adaptation prismatique de déviation optique droite de 10° atténue l'extinction auditive de patients NSU (*N* = 6) immédiatement après le retrait des prismes et tend à perdurer deux heures après adaptation prismatique (Jacquin-Courtois et al., 2010). Ces effets bénéfiques s'illustrent par une diminution de l'indice de latéralisation, passant de 68 en prétest à 53 immédiatement après adaptation prismatique, et remontant légèrement à 56 deux heures après exposition aux

prismes (Figure 6). Afin de ne pas qualifier ces observations d'effets placebo, il est important de préciser que l'indice de latéralisation des patients héminégligents (*N* = 6) exposés à des verres plats ne diminue pas (prétest : 66 ; posttest immédiat : 70 ; posttest deux heures : 65). L'atténuation de l'extinction auditive peut être attribuée à l'expansion de l'adaptation prismatique au sein de la modalité auditive. Récemment, Tissieres et son équipe (2017) ont répliqué les effets bénéfiques de l'adaptation prismatique sur l'indice de latéralisation de quatre patients NSU ayant réalisé une tâche d'écoute dichotique. Les auteurs ont expliqué que l'adaptation prismatique de déviation optique droite agirait sur le système attentionnel ventral (médiateur de l'attribution de l'attention exogène) en décalant sa dominance hémisphérique en faveur de l'hémisphère gauche. Le système attentionnel ventral de l'hémisphère gauche devra ensuite accéder au système attentionnel dorsal de l'hémisphère droit afin d'obtenir une orientation de l'attention vers la gauche. Ce mécanisme attentionnel est considéré comme opérationnel par les auteurs seulement si le système attentionnel dorsal—médiateur de l'attribution de l'attention endogène—est intact (Tissieres, Elamly, Clarke, & Crottaz-Herbette, 2017). L'expansion de l'adaptation prismatique aux capacités d'écoute dichotique n'a été explorée que chez les patients négligents. Il semble légitime de se demander si cette modulation de l'attention auditive est propre à l'héminégligence en raison de la plasticité cérébrale de récupération, ou si elle peut être observable chez les individus sains pour qui le biais initial est moins prononcé que chez les patients. Cette problématique fera l'objet de l'Étude 3 du présent travail de thèse.

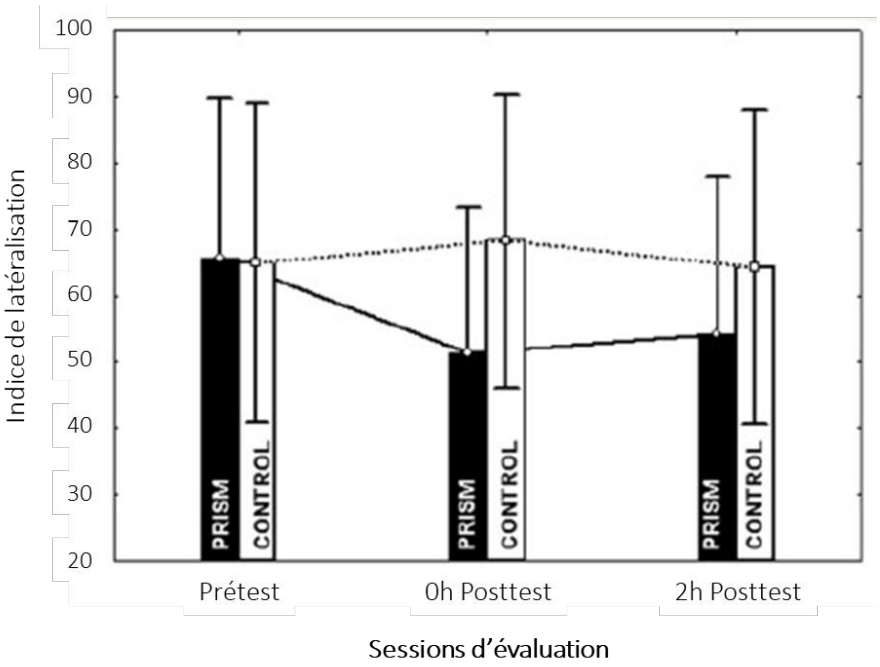


Figure 6 – Indice de latéralisation des patients négligents avant (i.e., Prétest), immédiatement après (i.e., 0h Posttest) et deux heures après (i.e., 2h Posttest) exposition à des lunettes. L'axe vertical indique la valeur de l'indice de latéralisation et l'axe horizontal indique les sessions expérimentales. Le groupe 'PRISM' (barres noires) a été exposé à une adaptation prismatique de déviation optique droite ; le groupe 'CONTROL' (barres blanches) a été exposé à des verres plats. L'indice de latéralisation est significativement réduit immédiatement au retrait des prismes et l'effet tend à persister deux heures après. *Figure issue et traduite de Jacquin-Courtois et al. (2010).*

Enfin, une récente étude a montré que l'adaptation prismatique permet de significativement améliorer l'attention auditive spatiale vers l'espace gauche des patients héminégligents. Lors d'une tâche de localisation auditive où la consigne est de pointer avec sa tête en direction de la position perçue de la source sonore, l'héminégligence entraine une localisation biaisée vers la droite des sources sonores émises dans l'hémi-espace gauche. Comparativement à un groupe contrôle de patients NSU (*N* = 12) qui n'ont pas été exposés aux prismes, le biais initial du groupe de patients NSU exposé à une adaptation prismatique de déviation droite (*N* = 11) a diminué, en étant décalé vers la gauche (Matsuo et al., 2020).

Depuis la fin du XXème siècle, de nombreux travaux se sont intéressés aux effets de l'adaptation prismatique chez les patients NSU. Selon les études présentées ci-dessus, une seule session d'adaptation prismatique serait suffisante pour alléger les symptômes de l'héminégligence, notamment au niveau de la représentation spatiale et de l'attention auditive.

1.5.1.2. L'algodystrophie

Des bénéfices thérapeutiques de l'adaptation prismatique ont également été observés chez des patients souffrant d'algodystrophie (i.e., douleur fantôme). Cette pathologie, aussi appelée syndrome douloureux régional complexe (CRPS : *Complex Regional Pain Syndrome*), est une douleur chronique invalidante consécutive à des lésions périphériques (e.g., fracture ou intervention chirurgicale), associée à un échec thérapeutique fréquent (Christophe et al., 2016; Torta, Legrain, Rossetti, & Mouraux, 2016). Le CRPS se caractérise par une douleur sévère et disproportionnée parfois associée à des changements au niveau de la couleur de la peau (i.e., rougeur), de son aspect (i.e., gonflement) et de sa température (i.e., membre chaud ; Torta et al., 2016). Au-delà des aspects physiologiques, la représentation et l'image du corps sont altérées : la représentation du membre douloureux peut être augmentée pour certains patients, tandis qu'elle est ignorée pour d'autres (i.e., somatoparaphrénie). D'un point de vue comportemental, les patients ont des difficultés à reconnaitre leur propre membre et/ou à estimer sa position, sa taille, son orientation (pour revue : Jacquin-Courtois, Legrain, Sumitani, Miyauchi, & Rossetti, 2012). Lorsque des patients souffrant d'algodystrophie ont pour consigne d'estimer la position de leur ligne médiane corporelle à l'aide d'un point lumineux projeté sur un écran situé à un ou deux mètres (i.e., leur droit-devant visuel), ils présentent tous un biais d'estimation dirigé vers le côté du membre affecté (Figure 7, partie supérieure ; Foncelle et al., 2021; Sumitani et al., 2007). Un biais similaire a également été observé chez une patiente lorsqu'il lui a été demandé de pointer face à elle, les yeux fermés (i.e., droit-devant proprioceptif ; Foncelle et al., 2021). Ces biais initiaux peuvent être assimilés à un déséquilibre de la balance attentionnelle, qui s'illustre par une hyperattention dirigée vers le membre douloureux. L'incongruence entre les sorties motrices et les entrées sensorielles (i.e., hyperattention du côté affecté) peut ensuite générer et maintenir la douleur fantôme (Jacquin-Courtois et al., 2012). Le présent travail de thèse s'est basé sur ces travaux traitant de l'algodystrophie afin d'explorer la performance sensorimotrice et la représentation spatiale chez des patients souffrant d'acouphène, autre perception fantôme unilatérale (voir paragraphe 2.6. ; voir Étude 4).

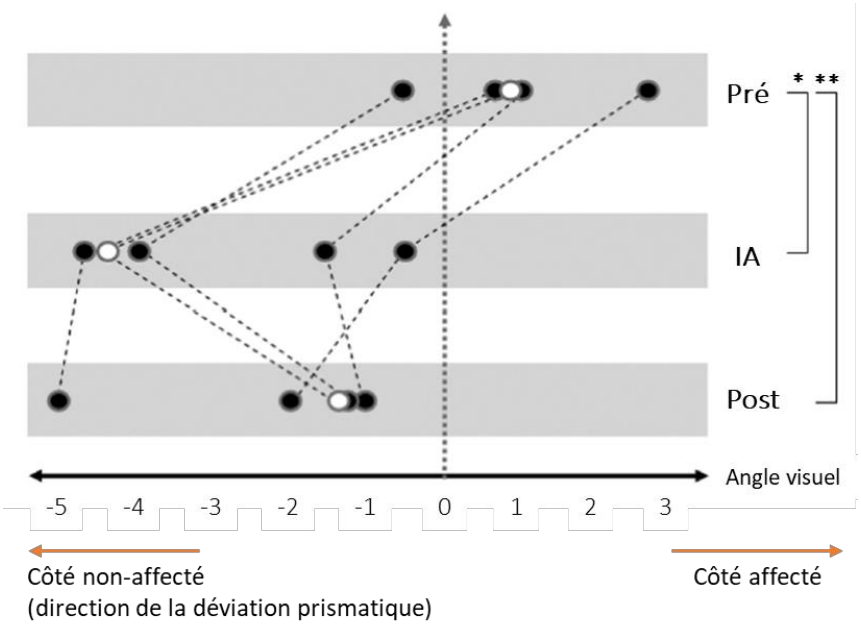


Figure 7 – Droit-devant visuel subjectif de cinq patients CRPS avant adaptation prismatique (Pré), immédiatement après la première adaptation prismatique (IA) et après quatorze jours de séances quotidiennes d'adaptation prismatique (Post). Les cercles blancs représentent les données d'un patient souffrant d'un CRPS du côté gauche ; les cercles noirs représentent les données individuelles de quatre patients souffrant d'un CRPS du côté droit. La flèche verticale en pointillé correspond à la ligne médiane corporelle objective. Les valeurs positives indiquent un décalage vers le côté affecté (flèche orange dirigée vers la droite) et les valeurs négatives indiquent un décalage vers le côté non-affecté (flèche orange dirigée vers la gauche). *p < .01 ; **p < .03. *Figure issue et traduite de Sumitani et al. (2007).*

L'adaptation prismatique à une déviation optique en direction du membre sain réduit le biais de jugement du droit-devant visuel (Figure 7, parties médiane et inférieure ; Sumitani et al., 2007) et le biais de jugement du droit-devant proprioceptif (Foncelle et al., 2021). Dans les deux cas, l'estimation du droit-devant est décalé vers le membre sain. Ce rééquilibre s'accompagne, chez tous les patients, d'un effet analgésique présent immédiatement après une séance d'adaptation prismatique (Foncelle et al., 2021) et à la suite de plusieurs jours de séances quotidiennes (Figure 8 ; e.g., Sumitani et al., 2007 : 14 jours ; Bultitude & Rafal, 2010 : 9 jours) ou biquotidiennes d'adaptation prismatique (Foncelle et al., 2021 : 7 jours ; Christophe et al., 2016 : 5 jours). L'étude de cas de Bultitude et Rafal (2010) a montré une diminution de la douleur, du gonflement et de la température du membre affecté et une augmentation de l'amplitude des mouvements après trois semaines de séances quotidiennes d'adaptation prismatique de déviation optique du côté du membre sain. Deux mois de traitement ont fait complètement disparaitre la douleur et l'utilisation médicamenteuse associée. De plus, la patiente a pu de nouveau réaliser des mouvements nécessitant une motricité fine et précise (e.g., repasser un vêtement, prendre une tasse par son anse). Ces effets consécutifs bénéfiques

de l'adaptation prismatique sur l'algodystrophie sont très prometteurs mais il est impératif de faire attention à la déviation optique utilisée : dévier le champ visuel du côté du membre atteint empire les symptômes et intensifie la douleur (Bultitude & Rafal, 2010; Sumitani et al., 2007). De plus, la main utilisée pendant l'adaptation prismatique semble être aussi un facteur à prendre impérativement en compte : l'utilisation de la main douloureuse pendant l'exposition atténue la douleur perçue par le ou la patient.e tandis que l'utilisation de la main saine tend à l'augmenter (Foncelle et al., 2021).

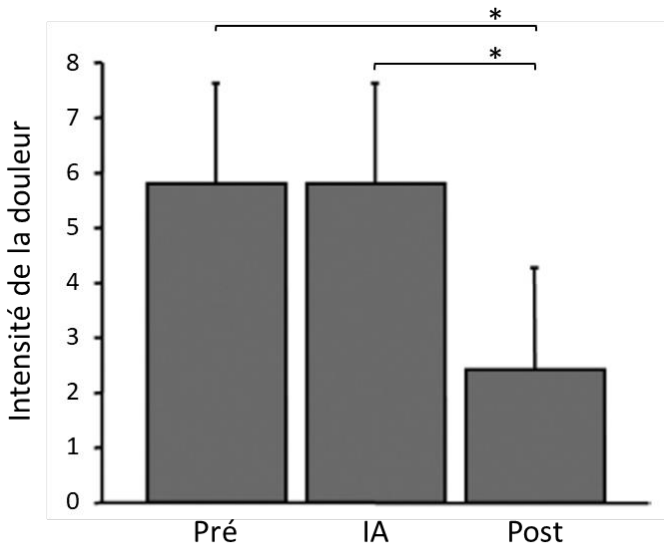


Figure 8 – Intensité de la douleur reportée par cinq patients CRPS avant exposition prismatique (Pré), immédiatement après la première exposition prismatique (IA) et après quatorze jours de séances quotidiennes d'exposition prismatique (Post). *$p < .02$. *Figure issue et traduite de Sumitani et al. (2007).*

Ainsi, par son action sur l'attention visuospatiale, l'adaptation prismatique semble améliorer les symptômes associés au CRPS en rééquilibrant le biais attentionnel initialement dirigé vers le côté du membre affecté. La relation entre attention visuospatiale et douleur ressentie est d'autant plus flagrante dans les résultats de l'étude de cas longitudinale de Sumitani et al. (2007). La variation de l'intensité de la douleur ressentie par la patiente semble avoir parallèlement évolué avec les variations de l'estimation du droit-devant visuel : la douleur s'allège lorsque le centre visuel subjectif est décalé vers le membre sain. De façon encore plus surprenante, des effets consécutifs vers la droite ont été observés dans des tâches de pointage en boucle ouverte et de droit-devant manuel après adaptation prismatique de déviation droite (i.e., du côté du membre sain ; Foncelle et al., 2021). Ces observations vont, certes, totalement à l'encontre de la littérature qui montre des décalages dans le sens opposé à la déviation

optique pour ces deux paramètres (voir paragraphe 1.2.), mais ils témoignent de l'attraction de l'attention par la douleur et du rééquilibre attentionnel provoqué par l'adaptation prismatique. Les auteurs ont expliqué leurs résultats contradictoires à la littérature par les liens étroits qui existent entre les cadres de référence égocentriques, les représentations somatotopiques du corps et la cognition spatiale. Selon cette idée et en se basant sur l'hypothèse de Harris (1999), qui stipule que la douleur émerge d'une incongruence entre l'intention motrice et la perception réelle du mouvement—de la même façon qu'un mal de transport émerge de l'incongruence entre système vestibulaire et sensation visuelle—la diminution de la douleur provoquée par l'adaptation prismatique pourrait être responsable de la normalisation de l'exécution du mouvement (Foncelle et al., 2021). Les effets consécutifs bénéfiques de l'adaptation prismatique sur la douleur fantôme observés à travers les différentes études mentionnées ci-dessus (voir Tableau II) conduisent à se demander si de tels effets peuvent avoir lieu chez des patients souffrant d'acouphène unilatéral, autre sensation fantôme mise en parallèle avec la douleur fantôme (Møller, 1997; Tonndorf, 1987 ; voir Étude 4)

Références	Participants	Protocole de l'AP	Mesures	Résultats
Bultitude et al., 2010 [Étude de cas]	Femme, 53 ans, droitière CRPS survenu 3 mois après une fracture de la main D : → Douleur, fourmillement → Gonflement main et poignet → Hyperalgésie (i.e., réaction exagérée face à une douleur induite expérimentalement) → Température plus élevée au niveau du membre atteint → Rigidité du membre atteint	Protocole longitudinal Évaluation du CRPS sur 9 sessions, s'étalent sur 15 semaines ; séances d'AP quotidiennes le soir ◆ Traitement avec main atteinte (3 semaines) ◆ Pause (13 jours) ◆ Traitement avec main saine (1 semaine) ◆ Traitement avec main atteinte (9 semaines) **AP** : DOG de 17° (i.e., DO du côté sain) ; pointages de deux cibles décalées de 10° à G ou à D de l'axe sagittal	**Effets sensorimoteurs** : pointages en BO avant et après AP (10 essais) **Effets sur le CRPS** : Analyse de l'œdème et de la décoloration ; évaluation visuelle ROM main D : la patiente doit ouvrir et fermer la main ; évaluation visuelle Température : palpation Niveau de douleur : EVA (0 à 10 ; pas de douleur à douleur max)	◆ <u>Traitement avec main atteinte (3 semaines)</u> - ↓ progressive douleur, gonflement, température ; dès le 9ème jour : absence de douleur, traitement médicamenteux interrompu - ↑ ROM à la fin de 2ème semaine de traitement ◆ <u>Pause (13 jours)</u> - Dès le 6ème jour : douleur réapparait - Fin de la pause : reprise du traitement médicamenteux - Retour graduel des symptômes ◆ <u>Traitement avec main saine (1 semaine)</u> - Aggravation des symptômes - Fin de semaine : main moite, raide et gonflée ◆ <u>Traitement avec main atteinte (9 semaines)</u> - ↓ progressive douleur, gonflement, température - ↑ ROM - Au bout de 2 mois : absence de douleur, motricité fine et précise réalisable **Conclusion :** Effets bénéfiques de l'AP sur le CRPS
Christophe et al., 2016	*N* = 7 Patients CRPS	**AP** : semaine d'AP ; 2 fois par jour pendant 5 jours	Mesures prises avant, pendant et après une semaine d'AP **Test de négligence** : BL, analyses cinématiques de la négligence motrice et l'extinction motrice **Cadres de référence égocentrique** : DDV, DDP **Douleur et qualité de vie**	- Aucune négligence motrice ou visuelle - DDV et DDP : non-déviés - ↓ douleur et ↑ qualité de vie jusqu'à 2 semaines post-AP **Conclusion** : Effets bénéfiques de l'AP sur le CRPS

Foncelle et al., 2021 [Étude de cas]	Femme, 50 ans CRPS survenu après une chirurgie bénigne de la main gauche → Douleur permanente → Allodynie (i.e., douleur provoquée par un stimulus non-douloureux) → Comportement protecteur envers sa main gauche (port d'une manchette épaisse en fourrure, faible utilisation de la main)	<u>5 périodes</u> : ◆ Mesure initiale ◆ AP main atteinte : 3.5 jours ; 2 sessions / jour (i.e., 7 sessions) ◆ AP main saine : 3.5 jours ; 2 sessions / jour (i.e., 7 sessions) ◆ Pause : 3 jours ◆ AP main atteinte : ½ journée ; 1 session ◆ Suivi à long terme : 8 mois après le traitement **AP** : DOD 15° ; 80 pointages vers des cibles visuelles situées 10° à gauche ou à droite de la ligne corporelle médiane	Mesures réalisées avant la première session d'AP, puis avant et après chaque session d'AP et 8 mois après la dernière session d'AP **Douleur** : EVA graduée de 0 à 100 (pas de douleur à douleur max) **DDM** ; 10 essais pour chaque main **DDV** : LED située à 1 m ou 2 m de la participante ; 10 essais **Pointage en BO** d'une cible visuelle lumineuse ; 10 essais **BL manuelle** ; 10 essais	◆ <u>AP main atteinte</u> : - ↓ douleur - DDM main atteinte : biais initial vers la main atteinte (i.e., vers la G) décalé vers la main saine (i.e., vers la D) après AP - DDM main saine : décalé vers la G - DDV : tendance vers un décalage vers la D après AP, quand LED à 1 m (NS) - BL main atteinte : biais initial vers la G décalé vers la D - BL main saine : performance stable - BO main atteinte : biais initial à G décalé vers la D - BO main saine : biais initial légèrement vers la D décalé vers la G ◆ <u>AP main saine</u> : - ↑ douleur (NS) - DDM main atteinte : stable - DDM main saine : stable - DDV : tendance vers un décalage vers la G après AP, quand LED à 1 m (NS) - BL main atteinte : biais initial vers la G décalé vers la D - BL main saine : performance stable - BO main atteinte / main saine : performance stable **Conclusion :** comportement spatial modifié + effets bénéfiques de l'AP sur la douleur

Sumitani et al., 2007 [Étude de cas]	**Étude longitudinale** *N* = 5 Patients CRPS (4 CRPS côté droit ; 1 CRPS côté gauche) **Étude de cas** Femme, 29 ans CRPS avant-bras droit après facture → Sensation de brûlure → Incoordination motrice → Membre atrophié et rouge foncé → Membre atteint plus froid	**Étude longitudinale** 9 jours successifs ; une séance par jour **AP** : DO 20° du côté du membre sain ; pointage de cibles visuelles avec le membre atteint **Étude de cas** **AP** : - DOG 20° ; 9 jours - Pause ; 2 mois - Prismes neutres ; 2 semaines - DOD 20° (côté atteint) ; 2 semaines - DOG 20° (côté sain) ; 4 semaines - Pause ; 2 mois - DOG 5° ; 2 semaines - DOG 20° ; 2 semaines	Mesures réalisées avant, immédiatement après la première session d'AP et 14 jours après la dernière séance d'AP **Étude longitudinale** Douleur : EVA graduée de 0 à 11 DDV : LED rouge située à 200 cm du patient ; 10 essais **Étude de cas** Douleur : EVA graduée de 0 à 11 DDV : LED rouge située à 200 cm du patient ; 10 essais ROM Œdème et couleur de peau	**Étude longitudinale** ↓ douleur 14 jours après la dernière session d'AP DDV : décalage dans le sens de la DO, immédiatement après la 1ère session d'AP et 14 jours après la dernière session d'AP **Étude de cas** AP DOG 20° - ↓ douleur - DDV : décalage vers la G - ↑ ROM - ↓ œdème / décoloration AP DOD 20° - ↑ douleur - DDV : décalage vers la D - ↓ ROM - ↑ œdème / décoloration AP DOG 5° : aucun effet significatif Pause : - Retour progressif de la douleur - Retour du DDV à la position initiale (i.e., vers le membre atteint) **Conclusion :** Effets bénéfiques de l'AP sur le CRPS

Tableau II – Études (*N* = 4) ayant mesuré les effets consécutifs de l'adaptation prismatique latérale sur le CRPS (ou algodystrophie). AP : Adaptation Prismatique ; BL : Bissection de Ligne ; BO : Boucle Ouverte ; D : Droite ; DDM : Droit-Devant Manuel ; DO : Déviation Optique ; DOD : Déviation Optique vers la Droite ; DOG : Déviation Optique vers la Gauche ; DDV : Droit-Devant Visuel ; EVA : Échelle Visuelle Analogique ; G : Gauche ; NS : Non-Significatif ; ROM : « Range Of Movement », traduit par « amplitude du mouvement ».

En résumé, l'adaptation prismatique produirait des effets consécutifs bénéfiques chez les patients souffrant d'héminégligence ou d'algodystrophie. Ces effets s'étendent à un large éventail de modalités non-sollicitées lors l'exposition aux prismes et à de nombreuses fonctions cognitives. Il semble désormais légitime de se demander si ces effets consécutifs cognitifs sont réservés à ces patients ou s'ils sont également présents chez le sujet sain, indépendamment de la plasticité cérébrale réparatrice développée en cas d'héminégligence ou d'algodystrophie.

1.5.2. Perturbation de la cognition spatiale chez le sujet sain

1.5.2.1. Représentation spatiale explicite

En laboratoire, la tâche de bissection de ligne (voir paragraphe 1.5.1.1.) est un moyen fiable pour évaluer la représentation spatiale visuelle chez les sujets sains (pour revue : Jewell & McCourt, 2000).

1.5.2.2.1. Pseudonégligence latérale et verticale

La performance des sujets sains se caractérise par un biais de faible amplitude d'estimation du centre de la ligne dirigé vers son extrémité gauche. À la différence de l'espace physique, la partie gauche de l'espace est mentalement surreprésentée alors que la partie droite de l'espace est mentalement sous-représentée (e.g., McCourt & Jewell, 1999; McCourt & Olafson, 1997). En référence au biais de négligence orienté vers la droite chez les patients NSU, ce phénomène est nommé pseudonégligence chez les sujets sains. D'un point de vue neuroanatomique, ce biais représentationnel vers la gauche serait l'expression de la dominance de l'hémisphère droit dans les fonctions visuospatiales (e.g., Fink, Marshall, Weiss, & Zilles, 2001). L'expression du biais de pseudonégligence varie selon plusieurs facteurs, comme l'emplacement des lignes : plus la ligne se situe à gauche, plus le biais est marqué alors qu'il est absent lorsque la ligne est présentée dans l'hémichamp droit (Bowers & Heilman, 1980; Michel et al., 2003; Milner, Brechmann, & Pagliarini, 1992) ; la longueur des lignes : plus la ligne est grande et plus le biais est ample (Longo & Lourenco, 2007; McCourt & Jewell, 1999; Michel et al., 2003) ; la posture du participant : la position allongée, particulièrement du côté gauche, accentue la pseudonégligence (Bradshaw, Nettleton, Nathan, & Wilson, 1985; Drakul, Bockisch, & Tarnutzer, 2016) ; l'âge du participant : plus un individu vieillit, plus le biais se décale vers l'hémichamp droit (Goedert, LeBlanc, Tsai, & Barrett, 2010) ; la présence de signaux : l'attention dirigée cause une surestimation de la partie de la ligne du côté du signal et décale

le biais représentationnel dans ce sens (e.g., Milner et al., 1992) ; la dominance oculaire du participant : l'œil droit dominant entraine un biais de pseudonégligence plus marqué et inversement (Schintu et al., 2020). La revue et méta-analyse de Jewell et McCourt (2000) permet de rendre compte d'une liste exhaustive de cette littérature.

Le biais de pseudonégligence est également observé dans la dimension verticale. Nommé biais altitudinal dans la littérature, il se caractérise par une estimation du centre de la ligne dirigé vers son extrémité supérieure, que la tâche de bissection de ligne soit manuelle (Chieffi et al., 2019; Churches, Loetscher, Thomas, & Nicholls, 2017; Falchook, Mody, Benjamin Srivastava, Williamson, & Heilman, 2013; Suavansri, Falchook, Williamson, & Heilman, 2012) ou perceptive (Drain & Reuter-Lorenz, 1996; McCourt & Olafson, 1997). Le biais altitudinal semblerait provenir d'une activation asymétrique des voies visuelles, en faveur de la voie ventrale qui contrôlerait la partie supérieure de l'espace par rapport à la voie dorsale qui contrôlerait la partie inférieure de l'espace (Chieffi et al., 2019; Churches et al., 2017). Cette asymétrie serait d'autant plus marquée avec le vieillissement naturel au cours duquel l'activation du réseau dorsal serait réduite. Ainsi, comme c'est le cas dans la dimension latérale, l'avancée en âge semble accentuer la pseudonégligence verticale (Mańkowska, Heilman, Williamson, & Harciarek, 2018).

1.5.2.2.2. De la pseudonéligence à un comportement de type négligent

La première démonstration des effets consécutifs cognitifs de l'adaptation prismatique chez les individus sains remonte à plus de vingt ans en arrière. Colent et collaborateurs (2000) ont mesuré la performance de participants sains lors de tâches de bissection de ligne manuelle et perceptive, avant et après adaptation prismatique à une déviation optique gauche ou à une déviation optique droite. Les auteurs ont observé que seule l'adaptation à une déviation optique gauche de 15° produit des effets consécutifs représentationnels sur la bissection de ligne perceptive uniquement. Après retrait des prismes, les participants présentaient un biais de bissection dirigé vers la droite ; ce qui semble être une simulation qualitative fidèle à la négligence observée chez les patients NSU. Des études complémentaires ont confirmé l'effet asymétrique de l'adaptation prismatique sur la représentation spatiale visuelle des sujets sains (Figure 9) : seule l'adaptation à une déviation optique gauche affecte la performance de bissection de ligne, qu'elle soit perceptive ou manuelle (Berberovic & Mattingley, 2003; Fortis

et al., 2011; Guinet & Michel, 2013; Michel et al., 2003; Nijboer et al., 2010; Striemer & Danckert, 2010). Le décalage du centre subjectif visuel vers la droite, observé après adaptation prismatique de déviation gauche, est d'autant plus important que les lignes sont longues et situées dans l'hémichamp gauche (Michel et al., 2003). L'adaptation prismatique peut ainsi être considérée comme un révélateur de l'asymétrie fonctionnelle des fonctions visuospatiales : seule l'adaptation prismatique de déviation gauche produit un biais modéré de négligence en agissant sur la dominance de l'hémisphère droit (e.g., Fink et al., 2000, 2001), la déviation droite ne permettant pas d'accroitre le biais comportemental initial dirigé vers la gauche. Les effets consécutifs de l'adaptation prismatique sur la représentation spatiale ne sont pas restreints à l'espace péripersonnel (i.e., espace proche), mais ils sont aussi observés au sein de l'espace extrapersonnel (i.e., espace lointain au-delà de la zone d'atteinte du bras tendu) lors d'une tâche de Landmark (Berberovic & Mattingley, 2003).

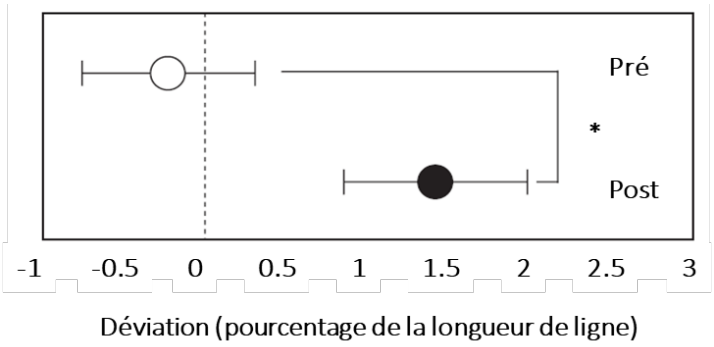


Figure 9 – Performance moyenne (± *SE*) des sujets sains (*N* = 8) lors d'une tâche de bissection de ligne manuelle avant (i.e., Pré) et immédiatement après (i.e., Post) adaptation prismatique à une déviation optique vers la gauche. La performance en prétest est matérialisée par un cercle blanc ; la performance en posttest est représentée par un cercle noir plein. L'axe des abscisses représente l'écart par rapport au centre, en pourcentage de la longueur totale de la ligne ; les valeurs positives indiquent les écarts vers la droite et les valeurs négatives indiquent les écarts vers la gauche. Comparaison du prétest par rapport au posttest : $*p < .05$. *Figure issue et traduite de Striemer et Danckert (2010).*

D'un point de vue méthodologique, il est nécessaire d'être exposé à une amplitude suffisante de déviation optique : le seuil minimum serait de 10° pour observer des effets consécutifs en bissection de ligne manuelle et de 15° en bissection de ligne perceptive (Michel & Cruz, 2015). Par ailleurs, l'évolution dans le temps de l'effet consécutif visuospatial diffère de celle de l'effet consécutif sensorimoteur : il met plus de temps à se développer (i.e., 5 à 10 min après la fin de l'adaptation prismatique ; Schintu et al., 2017, 2014) et ne diminue pas systématiquement au cours du temps (i.e., fluctuation de l'effet jusqu'à 35 min après la fin de

l'adaptation prismatique ; Schintu et al., 2014). Même si aucune corrélation n'existe entre effet sensorimoteur et effet visuospatial (e.g., Schintu et al., 2014), la survenue d'effets consécutifs représentationnels semble dépendre de l'expression initiale du biais de pseudonégligence (e.g., Herlihey, Black, & Ferber, 2012; Schintu et al., 2017). Plus le biais initial vers la gauche est marqué, plus les effets consécutifs vers la droite sont amples (Goedert et al., 2010).

Ainsi, la modulation de la représentation spatiale visuelle latérale par l'adaptation prismatique chez le sujet sain est bien établie : le biais représentationnel initialement localisé vers la gauche est décalé vers la droite après adaptation prismatique de déviation gauche. En revanche, dans la dimension verticale, seule l'existence d'un biais de pseudonégligence altitudinal dirigé vers la partie supérieure de l'espace a été observée à plusieurs reprises (voir paragraphe 1.5.2.2.1.). Aucune étude ne s'est intéressée aux effets de l'adaptation prismatique verticale sur la représentation spatiale visuelle. L'Étude 2 du présent travail de thèse apportera des éléments de réponse à cette partie manquante de la littérature actuelle.

1.5.2.2. Représentation spatiale implicite

La représentation spatiale ne se cantonne pas aux éléments explicitement spatiaux, comme les stimuli visuels par exemple, mais s'étend aux éléments à valence spatiale (i.e., stimuli associés une dimension spatiale) comme les nombres, les lettres ou encore la hauteur des sons.

Les chiffres et les nombres sont mentalement représentés sur une ligne numérique qui possède une organisation horizontale le long d'un continuum de la gauche vers la droite, où les petites valeurs numériques sont représentées à gauche et les grands valeurs numériques sont représentées à droite (i.e., effet SNARC pour *Spatial-Numerical Association of Response Codes* ; Dehaene et al., 1993). Lorsqu'il est demandé à un participant sain d'indiquer le nombre qui se trouve au centre des deux autres nombres sans utiliser d'arithmétique (i.e., tâche de bissection numérique), il évalue mal la distance et son centre numérique subjectif est dirigé vers les petits nombres, spatialement associés avec la partie gauche de l'espace (Longo & Lourenco, 2007). De la même manière, lorsqu'un triplet de nombres (e.g., 42 ; 71 ; 98) est présenté à un participant et qu'il doit indiquer de quelle borne (e.g., 42 ou 98) le nombre-cible (e.g., 71) est le plus distant, un biais est observé en faveur du plus petit nombre (i.e., spatialement associé avec la partie gauche de l'espace ; Loftus, Nicholls, et al., 2009; Oliveri, Rausei, Koch, Torriero,

& Turriziani, 2004). Ce biais de pseudonégligence numérique fait écho au biais de pseudonégligence présent dans la représentation visuospatiale évoquée précédemment (voir paragraphe 1.5.2.2.1.). L'adaptation prismatique de déviation optique gauche est responsable d'un décalage du biais initial de bissection numérique vers les grands nombres, spatialement associés avec la partie droite de l'espace (Figure 10; Loftus, Nicholls, Mattingley, & Bradshaw, 2008). Cet effet consécutif peut être comparé à un léger symptôme d'héminégligence observé à la suite de lésions cérébrales au niveau de l'hémisphère droit (Zorzi, Priftis, & Umiltà, 2002; Zorzi et al., 2006).

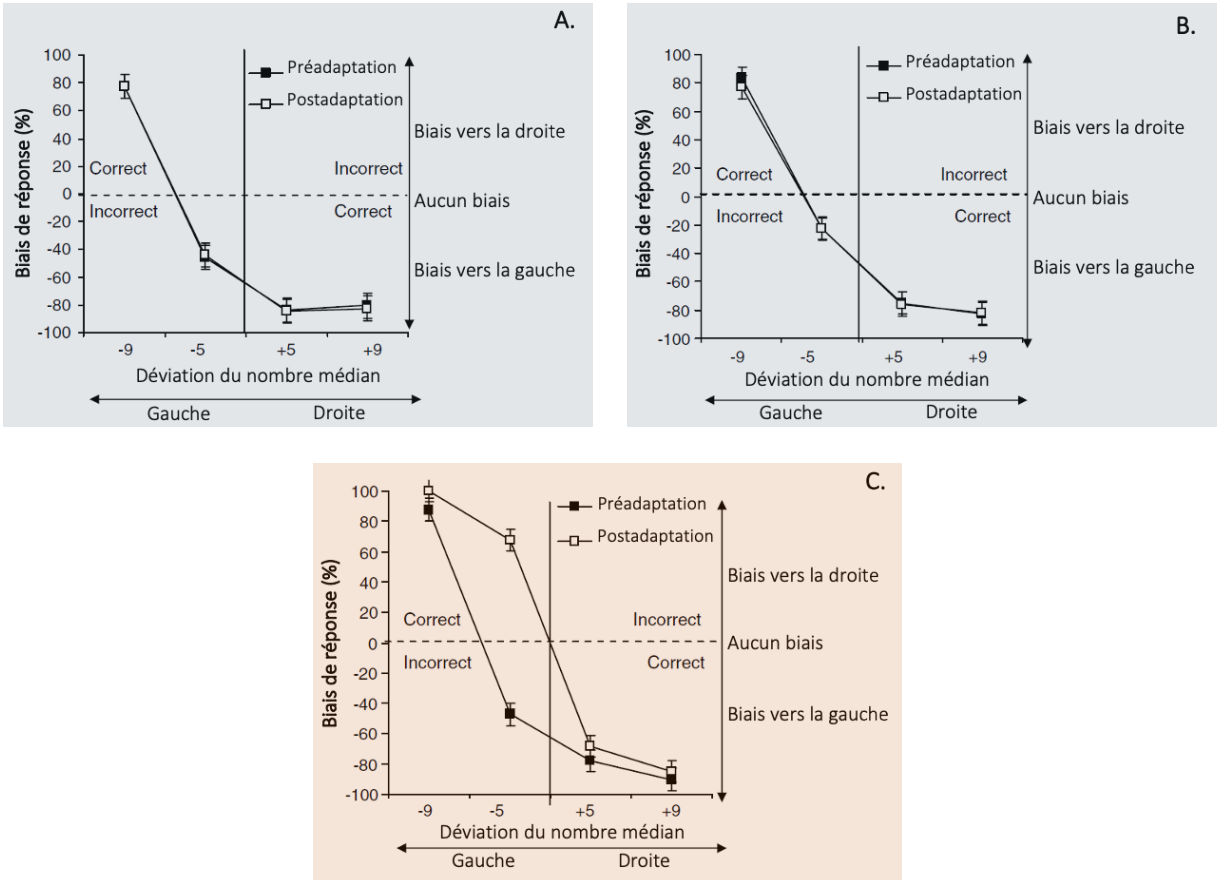


Figure 10 – Biais moyen des réponses (±*SE*) données lors d'une tâche de bissection numérique avant (i.e., carrés noirs) et après (i.e., carrés blancs) adaptation prismatique de déviation optique gauche chez des participants sains. Les réponses correctes et incorrectes sont indiquées dans chacun des quadrants. L'axe des ordonnées représente le biais de réponse exprimé en pourcentage [(réponses droite – réponses gauche) × 100] ; un score négatif indique un biais vers la gauche (i.e., vers la plus petite borne de l'intervalle qui est perçue comme étant plus éloignée du centre) ; un score positif indique un biais vers la droite (i.e., vers la plus grande borne de l'intervalle qui est perçue comme étant plus éloignée du centre). L'axe des abscisses représente la déviation du nombre médian présenté au participant par rapport au centre réel de l'intervalle numérique. Les données sont présentées par groupe en fonction de l'exposition utilisée : le graphique A. illustre le groupe contrôle (i.e., sans déviation) ; le graphique B. illustre l'adaptation à une déviation optique droite ; le graphique C. illustre l'adaptation à une déviation optique gauche. Seule l'adaptation prismatique de déviation optique gauche perturbe la représentation mentale numérique en décalant la bissection numérique vers les grands nombres (i.e., spatialement associés avec l'espace droit). *Figure issue et traduite de Loftus et al. (2008).*

De manière similaire, les lettres sont mentalement représentées sur une ligne alphabétique qui possède une organisation horizontale le long d'un continuum de la gauche vers la droite, où les premières lettres de l'alphabet sont représentées à gauche et les lettres plus tardives de l'alphabet sont représentées à droite (Gevers, Reynvoet, & Fias, 2003; Zorzi et al., 2006). Lorsqu'il est demandé à un participant sain d'indiquer la lettre qui se trouve au centre de deux autres lettres (i.e., tâche de bissection alphabétique), il évalue mal la distance et son centre alphabétique subjectif est dirigé vers les premières lettres de l'alphabet, spatialement associées avec l'espace gauche (Nicholls & Loftus, 2007; Zorzi et al., 2006). De la même façon, lorsqu'un triplet de lettres (e.g., F ; J ; P) est présenté à un participant et qu'il doit indiquer de quelle borne (e.g., F ou P) la lettre-cible est la plus distante (e.g., J), un biais est observé en faveur de la lettre arrivant en premier dans l'alphabet (i.e., spatialement associée avec la partie gauche de l'espace ; Nicholls, Kamer, & Loftus, 2008). Ce biais de pseudonégligence alphabétique est comparable aux biais de pseudonégligence numérique et visuospatial cités précédemment. L'adaptation prismatique de déviation optique gauche entraine un déplacement du biais alphabétique initial vers les lettres arrivant plus tardivement dans l'alphabet, autrement dit vers les lettres spatialement associées avec la partie droite de l'espace (Nicholls, Kamer, et al., 2008). Cet effet consécutif peut être assimilé à un léger symptôme d'héminégligence observé chez des patients ayant subi des lésions au niveau de l'hémisphère droit (Zorzi et al., 2006).

La hauteur des sons est aussi un élément à valence spatiale mentalement représenté sur une ligne mentale horizontale et une ligne mentale verticale. Les sons graves sont mentalement représentés dans la partie gauche et la partie inférieure de l'espace, et les sons aigus sont mentalement représentés dans la partie droite et la partie supérieure de l'espace (Lidji, Kolinsky, Lochy, & Morais, 2007; Rusconi, Kwan, Giordano, Umiltà, & Butterworth, 2006). Ce lien entre hauteur des sons et espace a aussi été observé lorsque des participants ont réalisé une tâche de bissection de ligne manuelle en présence de stimuli sonores. La diffusion de sons graves a décalé la performance de bissection vers la gauche, alors que la diffusion de sons aigus a entrainé un décalage de la bissection vers la droite (Ishihara et al., 2013). Une présentation plus détaillée de la hauteur des sons est exposée dans la seconde partie du présent cadre théorique (voir paragraphe 2.2.2.). Un des enjeux du présent travail de thèse sera de chercher si une pseudonégligence existe ou non dans la représentation mentale de la hauteur des sons. Les effets de l'adaptation prismatique sur la représentation de la hauteur des sons seront

également abordés lors de la contribution expérimentale de ce travail de thèse (voir Études 1 & 2).

1.5.2.3. Attention spatiale visuelle

Les effets consécutifs représentationnels dirigés vers la droite de l'adaptation prismatique latérale peuvent être en partie expliqués par une redistribution de l'attention spatiale au détriment de l'espace gauche, puisque la représentation spatiale dépend de l'orientation de l'attention (e.g., Milner et al., 1992).

La tâche des échelles de gris est un moyen facile pour évaluer la distribution de l'attention spatiale visuelle : la consigne est de juger de la luminance entre deux gradients de luminance inversés en miroir et présentés l'un au-dessus de l'autre face au participant. Lors de cette tâche, le participant doit choisir quel stimulus lui parait le plus sombre, sachant que les deux stimuli sont équiluminants (i.e., jugement par choix forcé). Les individus sains choisissent majoritairement le stimulus dont la partie gauche est sombre comme étant globalement le plus sombre (i.e., rectangle du bas dans la Figure 11 ; e.g., Okubo & Nicholls, 2006). L'adaptation prismatique de déviation gauche inverse ce biais : au retrait des prismes, les participants désignent le stimulus dont la partie droite est sombre comme étant globalement le plus sombre (i.e., rectangle du haut dans la Figure 10 ; Loftus, Vijayakumar, & Nicholls, 2009). Cet effet consécutif cognitif mime un comportement léger de type négligent dans les échelles de gris (Sarri, Greenwood, Kalra, & Driver, 2011). L'adaptation prismatique permet ainsi une redistribution de l'attention spatiale visuelle au détriment de la partie gauche de l'espace ou en faveur de la partie droite de l'espace.



Figure 11 – Exemple de stimuli utilisés lors de la tâche des échelles de gris. Les participants ont pour consigne de choisir quel rectangle leur parait le plus sombre, bien que les deux stimuli soient équiluminants. *Figure issue et traduite de Loftus et al. (2009).*

Tous les effets consécutifs de l'adaptation prismatique évoqués dans cette première partie lui confèrent un large champ d'action. Dans un premier temps, de nombreux travaux de recherche fondamentale chez le sujet sain ont permis l'étude de la plasticité sensorimotrice et de la représentation spatiale visuelle. L'adaptation prismatique latérale, qui a été largement étudiée, entraine des effets consécutifs sensorimoteurs symétriques (i.e., après les deux déviations optiques) et des effets consécutifs cognitifs asymétriques (i.e., principalement après une déviation optique gauche). En revanche, seules deux études se sont intéressées aux effets consécutifs sensorimoteurs de l'adaptation prismatique verticale et aucune ne s'est penchée sur ses effets consécutifs cognitifs. Par ailleurs, les effets de l'adaptation prismatique latérale et verticale sur la hauteur des sons n'ont pas été explorés. Dans un second temps, l'adaptation prismatique a fait l'objet de nombreuses études cliniques, notamment chez des patients souffrant d'héminégligence. Lors de la présentation de la modulation des symptômes associés à la NSU par l'adaptation prismatique, nous avons entrevu l'expansion des effets consécutifs à des modalités non-sollicitées lors de l'exposition aux prismes (e.g., la modalité auditive). De plus, de récentes recherches se sont intéressées à l'impact de l'adaptation prismatique sur un autre trouble unilatéral, l'algodystrophie. Des résultats prometteurs ont montré des bienfaits thérapeutiques au sein d'une petite cohorte de patients après adaptation prismatique à une déviation optique qui dévie le champ visuel du côté du membre non-affecté. La modulation attentionnelle par l'adaptation prismatique pourrait alléger la perception de troubles auditifs unilatéraux.

2. Entendre

Notre oreille possède deux fonctions physiologiques principales : l'audition et l'équilibre. Dans ce manuscrit, nous nous intéresserons uniquement à l'audition qui correspond à notre capacité à entendre et interpréter des sons. Cette faculté est permise grâce à notre oreille, organe sensoriel, décrit comme un système anatamophysiologique complexe qui transforme l'énergie sonore en énergie électrique compréhensible par notre cerveau.

2.1. Physiologie de l'appareil auditif humain

2.1.1. L'oreille

L'oreille se compose de trois parties, sa partie visible n'étant qu'un élément de l'organe auditif (voir Figure 12). L'oreille externe comprend le pavillon et le conduit auditif externe jusqu'au tympan, interface avec l'oreille moyenne. Le tympan est le point de départ de l'oreille moyenne, petite cavité de l'os temporal renfermant un système articulé de trois osselets : le marteau, l'enclume et l'étrier. Ce segment osseux de l'appareil auditif protège l'oreille interne du son de notre propre voix et des stimuli sonores de trop forte intensité en les atténuant. L'oreille moyenne communique également avec l'oreille interne grâce à deux ouvertures nommées fenêtre ronde et fenêtre ovale, mais aussi grâce au pharynx à travers un canal souple appelé trompe d'Eustache. L'oreille interne comprend d'une part l'appareil vestibulaire, organe de l'équilibre, et d'autre part la cochlée, organe de l'audition qui fera l'objet du paragraphe suivant puisqu'elle nous permet d'interpréter les sons par le codage de la hauteur des sons. Véritable labyrinthe osseux et membraneux, l'oreille interne contient deux liquides nommés périlymphe et endolymphe, ce dernier abritant les cellules réceptrices du système auditif connues sous le nom de cellules ciliées. À la sortie de l'oreille interne, émerge le nerf auditif permettant la communication entre l'organe auditif et le cortex cérébral (Bagot, 1996; Bear, Connors, & Paradiso, 2007).

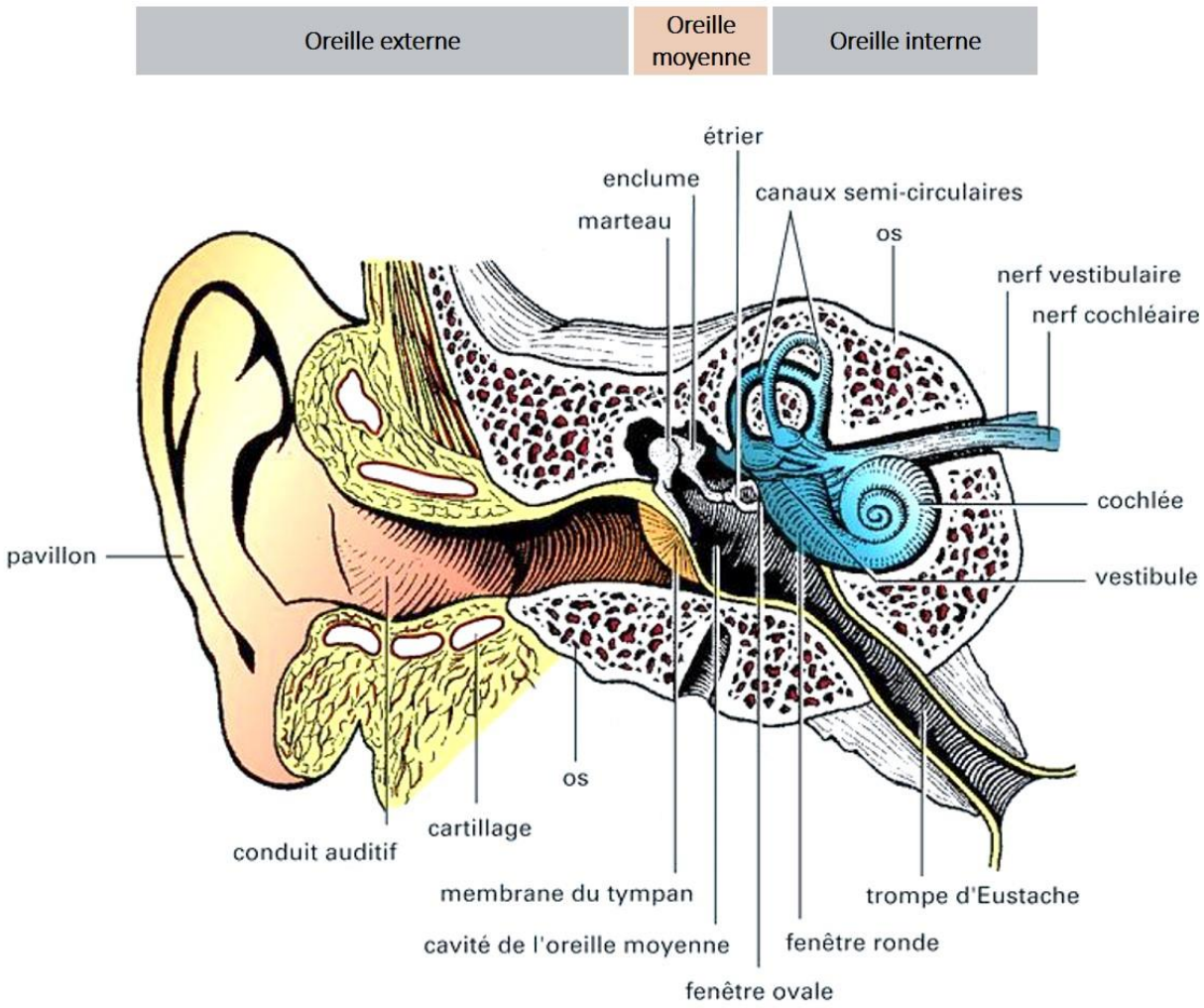


Figure 12 – Représentation schématique de l'oreille. *Figure issue et adaptée de Encyclopædia Universalis France.*

2.1.2. La cochlée

Située au cœur de l'oreille interne, la cochlée se présente comme un tube enroulé en spirale autour d'un axe creux, telle une coquille d'escargot. La cochlée mesure 35 mm pour un diamètre de 2 mm (Bagot, 1996; Ziegler, Wahl, & Eberhard, 2017) et se divise en trois compartiments sur toute sa longueur : le canal cochléaire, contenant l'organe de Corti et l'endolymphe, la rampe vestibulaire et la rampe tympanique, contenant toutes deux la périlymphe. Ces deux rampes sont séparées par une lame osseuse, appelée lame spirale, à laquelle s'attachent deux membranes : la membrane tectoriale et la membrane basilaire, toutes deux formant l'organe de Corti. Si nous déroulons notre cochlée, nous pouvons observer à l'intérieur la membrane basilaire avec une base étroite, rigide et épaisse du côté de l'étrier puis un élargissement, une diminution de l'épaisseur et un assouplissement du côté de

l'hélicotrème au niveau de l'apex (voir Figure 13 ; Bear et al., 2007; Ziegler, Wahl, & Eberhard, 2017). Les cellules ciliées réceptrices auditives s'implantent à la surface de la membrane basilaire et se prolongent par des terminaisons apicales, ou stéréocils, dont le sommet entre en contact avec la membrane tectoriale (Bagot, 1996). La membrane basilaire se comporte comme une banque de filtres passe-bande. En fonction de l'endroit où l'on se trouve sur la membrane basilaire, seule une certaine bande de fréquences peut passer (Plack, Barker, & Hall, 2014 ; voir paragraphe 2.3.2.).

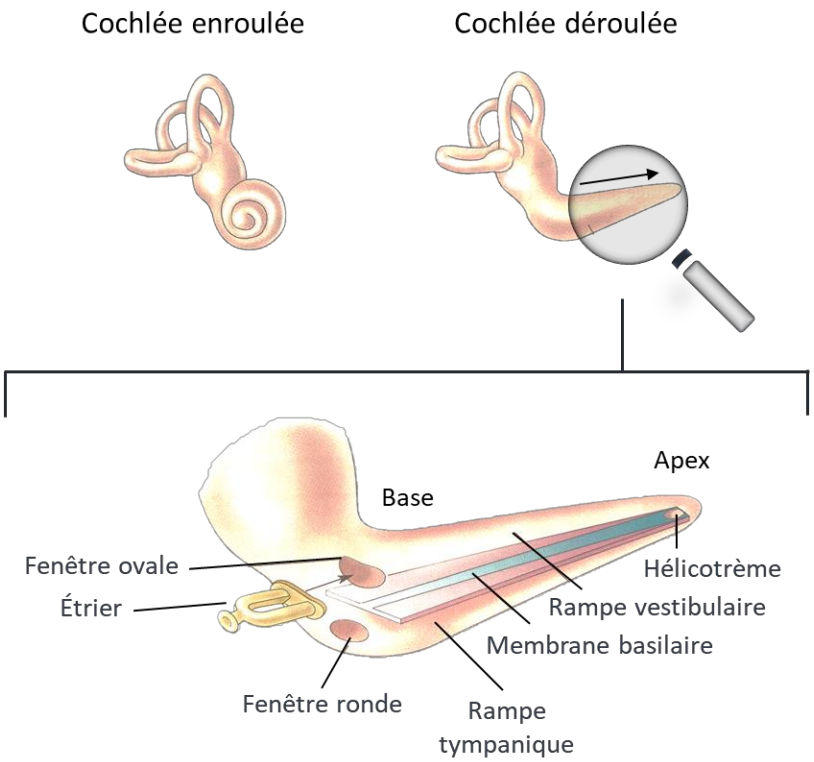


Figure 13 – Cochlée et membrane basilaire. *Figure issue et annotée de Bear et al. (2007).*

2.1.3. Parcours de l'onde sonore

Lorsqu'un son est émis, le pavillon de l'oreille le capte, amplifie le signal sonore et fournit des indices sur la localisation de la source du son. L'onde sonore est ensuite guidée par le conduit auditif jusqu'au tympan. Lorsque l'onde sonore fait vibrer le tympan, les mouvements vibratoires sont transmis à la chaîne des osselets dont les rôles sont d'amplifier l'onde et de transformer mécaniquement la vibration aérienne en vibration hydraulique. D'une manière plus précise, l'étrier transmet les vibrations à la fenêtre ovale qui entraine des ondes

hydrauliques dans la périlymphe de la cochlée, le long des rampes vestibulaire et tympanique. Ces mouvements engendrent des variations de pression de l'endolymphe, qui provoquent des mouvements de la membrane basilaire. Cette dernière ondule vers le haut et vers le bas par rapport à la membrane tectoriale, inclinant les stéréocils des cellules ciliées. Ce déplacement horizontal des stéréocils induit une dépolarisation des cellules réceptrices auditives et la libération de neurotransmetteurs, dont le glutamate, donnant lieu à une transmission nerveuse au niveau de la synapse entre cellule ciliée et fibre du nerf auditif. La transduction mécanoneurale par la cochlée permet alors le codage du signal sonore en termes de fréquence et d'intensité (voir paragraphe 2.3.) : un message nerveux auditif est ensuite envoyé au cortex cérébral par les voies auditives centrales (Bear et al., 2007; Felten & Shetty, 2011; Gazzaniga, Ivry, & Mangun, 2001).

2.1.4. Voies auditives centrales

Après transduction mécanoneurale par les voies périphériques, le potentiel d'action chemine par les fibres afférentes du nerf auditif (voir Figure 14), partant du ganglion spiral jusqu'au tronc cérébral dans lequel le message nerveux est relayé par les noyaux cochléaires et le complexe olivaire supérieur. Ces noyaux auditifs envoient ensuite des projections contro- et ipsilatérales *via* le lemnisque latéral, en direction du colliculus inférieur qui dirige le message nerveux vers le corps genouillé médian situé dans le thalamus (Bear et al., 2007; Felten & Shetty, 2011). Ce dernier relai oriente l'information auditive vers les cortex auditifs primaire et secondaire dont les rôles sont de traiter les éléments fondamentaux (i.e., fréquence et intensité; Hyde, Peretz, & Zatorre, 2008) et l'harmonie, la mélodie ainsi que le rythme (pour revue : Altenmüller, Gruhn, Parlitz, & Liebert, 2000). La hauteur des sons étant au cœur du présent travail de thèse, il semble important de mentionner que son traitement est précisément établi au sein du gyrus de Heschl dont l'activation est fortement corrélée avec l'aptitude musicale (Schneider et al., 2002). Même si les neurones des cortex auditifs primaires sont sensibles bilatéralement aux modulations de fréquence (Hall & Plack, 2009), le cortex auditif droit semble spécialisé dans le traitement de la hauteur des sons (Hyde et al., 2008).

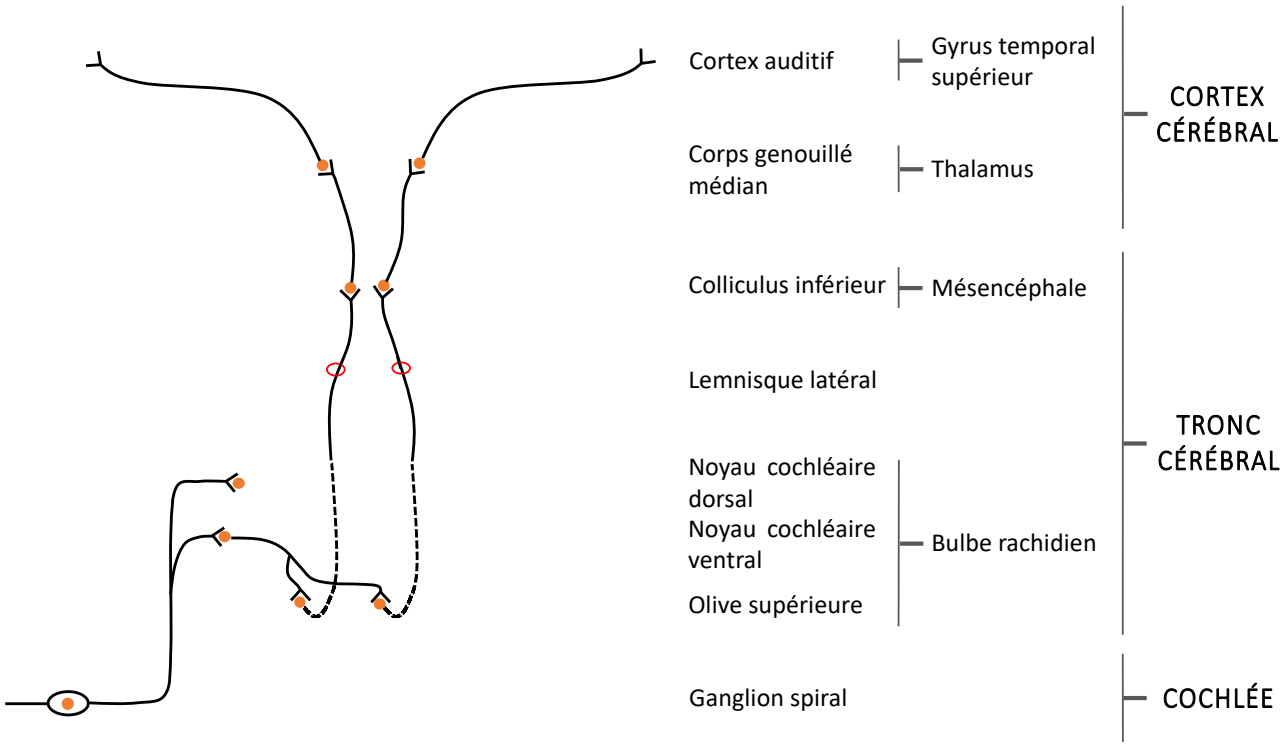


Figure 14 – Voies auditives centrales, de la cochlée au cortex cérébral. La ligne noire représente le nerf auditif ; les cercles pleins orange symbolisent les corps cellulaires neuronaux. *Schéma inspiré de Bear et al. (2007).*

2.2. La hauteur des sons

2.2.1. Définition

La hauteur, traduite par *pitch* en anglais, est l'attribut de la sensation auditive nous permettant de classer les sons en tant que son grave ou son aigu (Bendor & Wang, 2006). Par abus de langage, il est tentant d'attribuer la hauteur d'un son à sa fréquence. Toutefois, même si la hauteur dépend fortement de la fréquence, les deux termes ne sont pas synonymes : la hauteur est l'attribut perceptif tandis que la fréquence est la description physique d'un son (Bagot, 1996; Bendor & Wang, 2006). Un son peut être pur s'il n'est composé que d'une fréquence, ou complexe dans le cas où il comprend plusieurs sons purs de fréquences différentes. Dans ce travail de thèse, nous nous intéresserons uniquement aux sons purs audibles par l'Homme comportant une fréquence comprise entre 20 Hz et 20 kHz (Figure 15 ; Bagot, 1996).

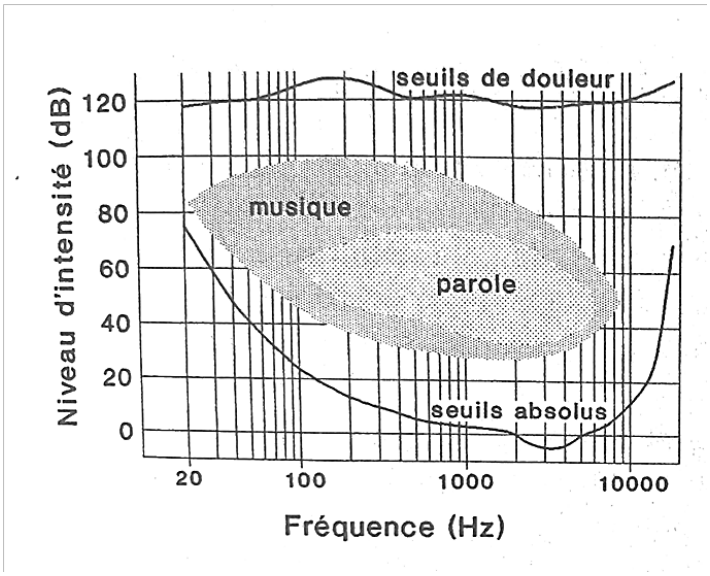


Figure 15 – Audibilité des sons purs chez l'Homme. *Graphique issu de Bagot (1996).*

2.2.2. Un élément à valence spatiale

La valence spatiale décrit la caractéristique spatiale attribuée à un élément que nous associons avec une partie de l'espace. Dans plusieurs langages (e.g., allemand, anglais, français, italien), les termes « haut » et « bas » sont employés pour décrire la hauteur des sons, attribuant sémantiquement un caractère spatial à cet élément perceptif. En 1930, Pratt fut le premier à avancer l'hypothèse d'une véritable correspondance entre espace et hauteur des sons, après avoir observé qu'une présentation successive de notes d'une gamme diatonique (i.e., do, ré, mi, fa, sol, la, si, do) puisse générer la sensation d'un mouvement ascendant. Dans son étude, les participants devaient localiser la position de cinq sons (256 Hz, 512 Hz, 1024 Hz, 2048 Hz, 4056 Hz) sur une échelle numérique de 2,5 mètres orientée de haut en bas. À l'issue de l'expérience, chaque participant a systématiquement jugé les tonalités les plus aiguës vers le haut et les tonalités les plus graves vers le bas (Pratt, 1930). Quelques dizaines d'années plus tard, Roffler et Butler (1968) ont répliqué les résultats de Pratt et ils ont montré que l'association entre la hauteur des sons et l'espace vertical persiste même si la distance entre l'auditeur et la source sonore varie ou si la position de l'auditeur change (allongé sur le dos ou sur le côté ; Roffler & Butler, 1968). Lors de ces études, il était explicitement demandé d'associer la hauteur du son à l'espace. Par conséquent, il n'est pas possible de confirmer que la hauteur du son est cartographiée de manière spontanée ou non dans l'espace, ni de généraliser cette correspondance dans un contexte où il n'est pas explicitement demandé de juger de la hauteur du son.

En 2006, Rusconi et collaborateurs ont utilisé des conditions moins explicites pour tester l'association entre l'espace et la hauteur du son grâce à une tâche de compatibilité stimulus-réponse. L'objectif est de comparer des hauteurs de sons ayant chacun une fréquence différente, en indiquant si le son-cible est plus grave ou plus aigu que le son de référence. La réponse est donnée grâce à des touches de clavier associées horizontalement ou verticalement avec les réponses 'aigu' ou 'grave' ; par exemple, la touche située à gauche peut être associée avec la réponse 'grave' et la touche située à droite avec la réponse 'aigu', l'inverse étant également proposé. Il convient de rappeler que la tâche ne demande pas aux participants de localiser une source sonore dans l'espace, ni de fournir une représentation visuospatiale explicite de la hauteur du son. À l'issue de ces expérimentations, les temps de réaction sont plus rapides et la précision est plus importante lorsque les touches-réponses situées à gauche et en bas sont associées avec les sons graves, et les touches-réponses situées à droite et en haut sont associées avec les sons aigus. Ces résultats témoignent de l'existence d'un système cognitif cartographié de la hauteur des sons où les sons aigus (i.e., hauteur élevée) sont associés avec la partie haute et la partie droite de l'espace, tandis que les sons graves (i.e., hauteur basse) sont associés avec la partie basse et la partie gauche de l'espace (voir Figure 16). Nommée effet SMARC par les auteurs pour *Spatial-Musical Association of Response*, cette association spatiale existe indépendamment de l'expertise musicale. Toutefois, l'association verticale semble être plus automatique chez les non-musiciens qui étaient plus rapides et plus précis lorsqu'ils ont répondu aux sons aigus avec la touche supérieure, et aux sons graves avec la touche inférieure (Rusconi et al., 2005, 2006). Cette influence de l'expertise musicale sur la cartographie mentale de la hauteur des sons sera prise en compte dans les Études 1 et 2 du présent travail de thèse.

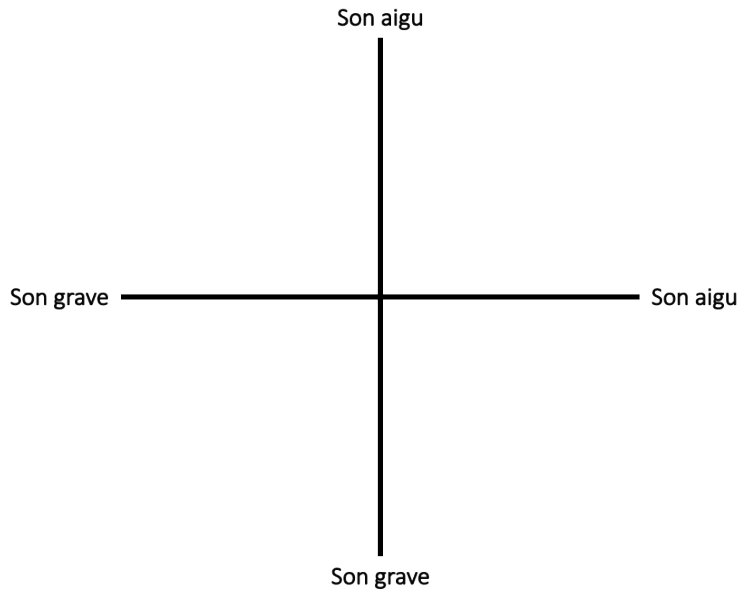
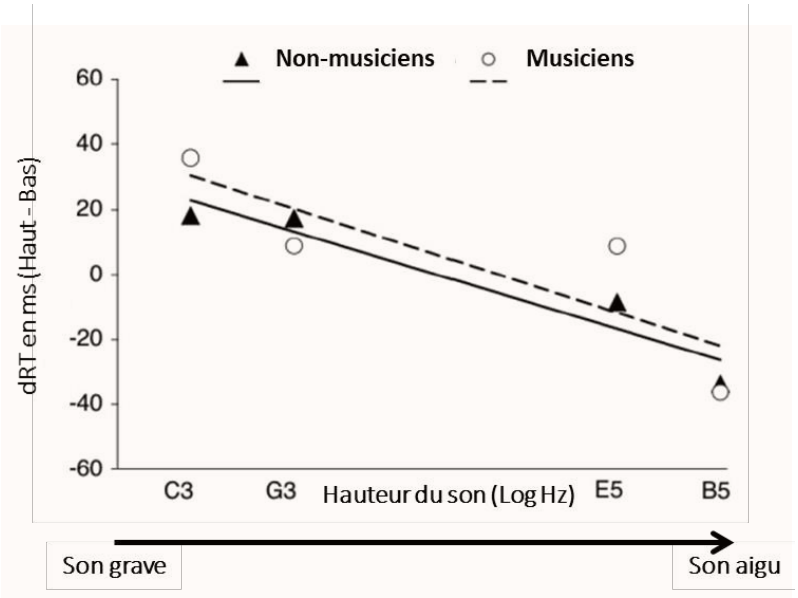


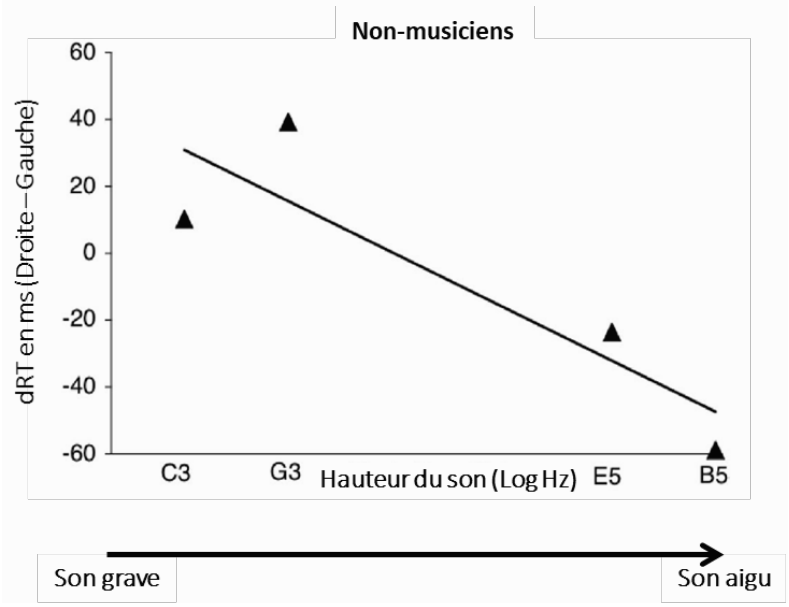
Figure 16 – Représentation schématique de l'association spatiale de la hauteur des sons. Les sons graves sont associés avec les parties gauche et basse de l'espace et les sons aigus sont associés avec les parties droite et haute de l'espace. L'association verticale est indépendante de l'expertise musicale, alors que l'association horizontale est plus automatique chez les musiciens.

À la suite des travaux de Rusconi et al. (2005, 2006), Lidji et son équipe (2007) ont également étudié la représentation de la hauteur des sons. D'une part de façon explicite, ils ont demandé à leurs participants de comparer la hauteur entre deux sons purs isolés ou de juger du contour (i.e., descendant ou ascendant) d'intervalles mélodiques (i.e., composés de deux sons purs). D'autre part, de façon implicite, ils leur ont demandé d'identifier le timbre instrumental (piano ou violon) de sons purs isolés ou d'intervalles mélodiques. Une fois encore, une association entre hauteur des sons et espace est observée tant dans la dimension horizontale que dans la dimension verticale (voir Figure 16). Toutefois, cette association est fonction du contexte de jugement de la hauteur des sons (i.e., explicite ou implicite) et de l'expertise musicale précédemment mentionnée par Rusconi et collaborateurs (2005, 2006). Lorsque les stimuli sont des sons purs, les représentations verticales semblent s'activer automatiquement indépendamment des compétences musicales, que le contexte soit explicite (jugement de la hauteur du son) ou implicite (jugement du timbre instrumental ; voir Figure 17. Panel A.). En revanche, la représentation verticale n'est pas observée lorsque les stimuli sont des intervalles mélodiques, peu importe l'expertise musicale. Concernant l'association horizontale, elle semble être automatique uniquement chez les musiciens, que les stimuli soient des sons purs ou des intervalles mélodiques, indépendamment du contexte de jugement

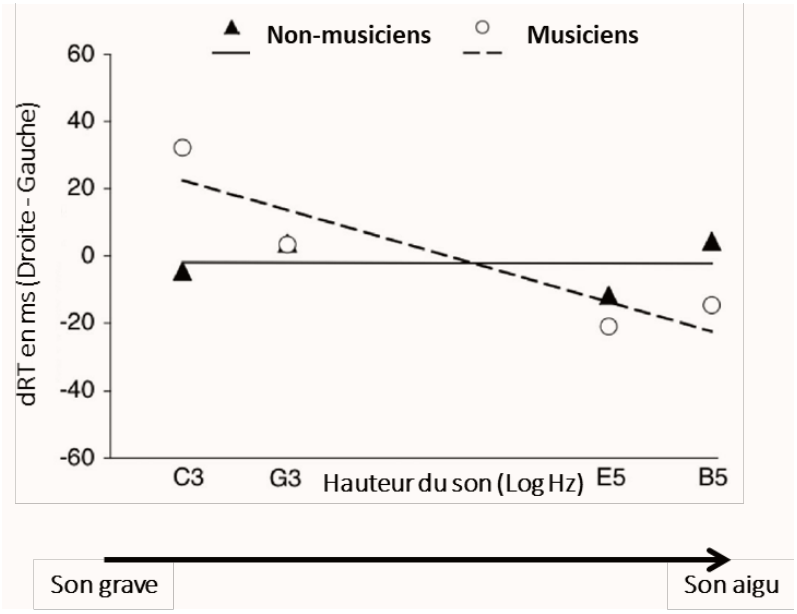
(i.e., explicite ou implicite ; voir Figure 17. Panel B.). L'activation de l'association horizontale pour les intervalles mélodiques est renforcée chez les pianistes par rapport aux autres musiciens inclus dans l'étude (i.e., trompettiste, violoniste, saxophoniste). En revanche, si nous souhaitons observer une association horizontale chez les non-musiciens, les stimuli doivent être des sons purs isolés et la condition doit être explicite (i.e., jugement de la hauteur du son ; voir Figure 17. Panel C. ; Lidji et al., 2007).



Panel A – Association verticale de la hauteur des sons chez les musiciens et les non-musiciens lors de l'identification du timbre instrumental de sons purs isolés (i.e., contexte implicite).



Panel B – Association horizontale de la hauteur des sons chez les non-musiciens lors de la comparaison de la hauteur entre deux sons purs isolés (i.e., contexte explicite).



Panel C – Association horizontale de la hauteur des sons en fonction de l'expertise musicale lors de l'identification du timbre instrumental de sons purs isolés (i.e., contexte implicite).

Figure 17 – Cartographies verticale (Panel A) et horizontale (Panels B et C) de la hauteur des sons en fonction de l'expertise musicale (Non-musiciens ; Musiciens) et du contexte de jugement de la hauteur des sons (explicite ; implicite). L'axe des abscisses représente la hauteur de sons ; l'axe des ordonnées correspond à la différence entre les réponses données avec une touche située en haut ou à gauche et les réponses données avec une touche située en bas ou à droite (i.e., Panel A : haut moins bas ; Panels B et C : droite moins gauche). Les données et les droites de régression ont été obtenues lors d'une tâche de compatibilité stimulus réponse où la consigne était d'identifier le timbre de l'instrument entendu (i.e., contexte implicite ; Panels A et C) ou de comparer la hauteur de deux sons (i.e., condition explicite ; Panel B). *Graphiques issus, traduits et adaptés de Lidji et al. (2007).*

2.2.3. Modulation de la représentation spatiale par la hauteur de son

Comme évoqué dans la première partie du présent cadre théorique (voir paragraphe 1.5.2.), la représentation spatiale se caractérise par la présence d'un biais de pseudonégligence dirigé vers la partie gauche de l'espace (voir paragraphe 1.5.2.1.). L'expression de cette pseudonégligence peut être modulée de différentes façons (voir paragraphe 1.5.2.2.1. ; pour revue : Jewell & McCourt, 2000). Nous nous intéresserons ici à la modulation de la représentation spatiale par l'indiçage spatial.

Dans une tâche de bissection de ligne évaluant la représentation spatiale visuelle, l'ajout de signaux consiste à placer une lettre ou une forme géométrique (e.g., un carré) à une extrémité de la ligne à scinder en deux. Plusieurs études ont rapporté un biais de bissection en direction du signal par rapport à une condition contrôle sans signal (e.g., Fischer, 1994; Milner et al., 1992; Nichelli, Rinaldi, & Cubelli, 1989; Reuter-lorenz, Kinsbourne, & Moscovitch, 1990 ; pour revue : Jewell & McCourt, 2000). Lorsqu'une lettre est placée à côté de l'extrémité gauche de la ligne, le biais de pseudonégligence initial est accentué, alors qu'il est décalé vers la droite

lorsque la lettre est placée à côté de l'extrémité droite de la ligne (e.g., Milner et al., 1992). En présence de deux lettres (i.e., une à chaque extrémité), le biais de bissection est décalé vers la gauche si le participant lit la lettre de gauche en premier, et vice versa (Fischer, 1994). La modulation de la représentation spatiale par indiçage spatial semble plus ample quand le participant doit prêter attention au signal, mais elle persiste lorsqu'il est demandé au participant d'ignorer ce signal (Reuter-lorenz et al., 1990). Ces résultats témoignent de la modulation de la représentation spatiale par l'orientation de l'attention visuelle, indépendamment de la pertinence du stimulus.

La modulation de la représentation spatiale par indiçage spatial visuel, associée à l'association entre la hauteur des sons et l'espace, amènent à se demander si la présentation de sons simples pendant une tâche de bissection de ligne peut modifier la performance de participants sains. Cette problématique a intéressé Ishihara et collaborateurs (2013) qui ont apporté les éléments de réponse suivants. En présence de sons graves, l'estimation du centre de la ligne est décalée vers la gauche alors qu'elle est décalée vers la droite en présence de sons aigus. Ces résultats témoignent de la modulation de la représentation spatiale et de l'attention par des signaux auditifs dans la dimension horizontale (Ishihara et al., 2013).

Les travaux présentés dans cette section 2.2. témoignent des associations entre la hauteur des sons et l'espace, que ce soit en orientation horizontale ou en orientation verticale, et ils rendent compte de l'influence de l'expertise musicale sur cette cartographie. La représentation verticale s'active spontanément chez les musiciens et les non-musiciens alors que la représentation horizontale est plus automatique chez les musiciens que chez les non-musiciens. La valence spatiale de la hauteur des sons est un élément majeur au sein des premiers travaux du présent de travail de thèse (voir Études 1 & 2).

2.3. Perception de la hauteur des sons

2.3.1. De l'unité physique Hertz à l'unité perceptive Mel

Lorsqu'il atteint notre oreille, c'est-à-dire au moment où la pression acoustique heurte notre tympan, le son devient un stimulus. La sensation se déclenche ensuite quand ce stimulus correspond à un son audible, de par sa fréquence et son intensité. La hauteur physique (i.e.,

fréquence) et la sensation de hauteur se distinguent par l'emploi du terme « tonie » qui décrit la hauteur comme une grandeur sensorielle. Par analogie avec l'unité Hertz (Hz) de la fréquence (i.e., grandeur physique), l'unité Mel désigne la tonie (i.e., grandeur sensorielle ; Stevens, Volkmann, & Newman, 1937). Arbitrairement, une tonie égale à 131 Mels est attribuée à un son pur d'une fréquence de 131 Hz (Zwicker & Feldtkeller, 1981). La conversion de l'unité physique en Hertz vers l'unité perceptive en Mel est réalisable selon la formule mathématique suivante ; f étant la fréquence physique du son à convertir (Kamath, Liu, & Whitaker, 2019) :

$$mel = 2595 \times \log\left(1 + \frac{f}{700}\right)$$

La correspondance entre les unités physique et perceptive est non-linéaire (voir Figure 18). Pour les sons graves dont la fréquence n'excède pas 500 Hz, la valeur de tonie en Mel est considérée comme similaire à l'unité physique en Hertz. Au-delà de 500 Hz, cette correspondance est de moins en moins valable à mesure que les sons deviennent aigus. Alors que le seuil physique maximal audible atteint 20 kHz chez l'Homme, la tonie ne peut atteindre que 2400 Mels environ. Afin d'illustrer ces propos, imaginons que nous produisions deux intervalles auditifs identiques. Si nous créons un premier intervalle de sons compris entre 1000 Hz et 1500 Hz et un second intervalle auditif compris entre 3500 Hz et 4000 Hz, l'écart physique équivaut à 500 Hz dans les deux cas alors que l'écart perceptif est différent entre les deux intervalles, prenant respectivement les valeurs de 291 Mels et 127 Mels. Par conséquent, l'oreille humaine perçoit deux intervalles d'étendue différente alors que l'écart physique est strictement identique. De la même façon, lorsque la hauteur physique d'un son pur double, passant par exemple de 2000 Hz à 4000 Hz, sa hauteur perceptive ne double pas, passant de 1521 Mels à 2146 Mels dans notre exemple (i.e., augmentation de 625 Mels). Cette différence marquée entre hauteur physique et hauteur perceptive s'explique par l'existence d'une tonotopie le long du système sensoriel auditif (Zwicker & Feldtkeller, 1981).

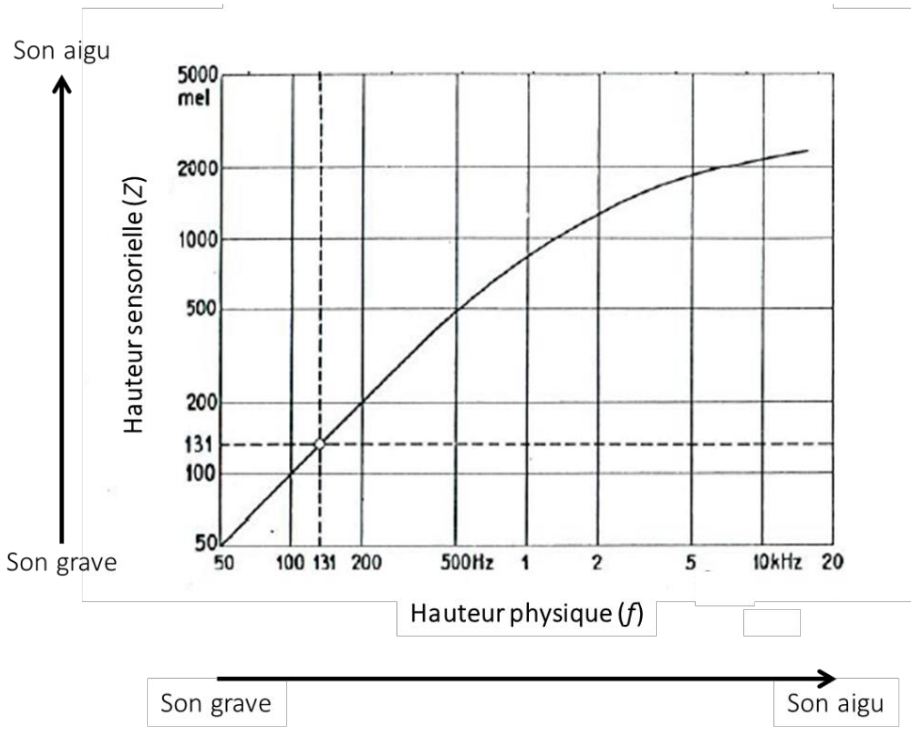


Figure 18 – Relation entre hauteur physique (i.e., fréquence) et hauteur sensorielle (i.e., tonie) de sons purs. L'axe des ordonnées représente la hauteur sensorielle en Mel ; l'axe des abscisses correspond à la hauteur physique en Hertz. Les flèches illustrent la variation de hauteur des sons. *Graphique issu, traduit et adapté de Zwicker et Feldtkeller (1981).*

2.3.2. Tonotopie du système auditif

Notre système auditif est cartographié en fonction de la hauteur des sons : partant des cellules ciliées de la cochlée en direction du cortex auditif, la plupart des neurones sont sensibles à une fréquence donnée. Nommée tonotopie, cette organisation structurée est l'équivalent de la rétinotopie du système visuel (Bear et al., 2007).

Au niveau de la cochlée, les différentes fréquences provoquent une déformation de différentes parties de la membrane basilaire. Imaginons une corde tendue et tenue par la main que nous secouons d'un coup sec, l'onde se propage et parcourt la corde de la même manière que l'onde sonore parcourt la membrane basilaire. Selon la théorie de « l'onde propagée » de von Békésy (1948), la distance parcourue par l'onde sonore dépend de la fréquence du stimulus auditif : lorsque le son est aigu (i.e., haute fréquence), l'onde ne se propage pas loin et fait considérablement vibrer la base de la cochlée (voir Figure 19.a.), alors que l'onde sonore produit par un son grave (i.e., basse fréquence) se propage plus loin en direction de l'apex (voir

Figure 19.b.). La vibration de la membrane basilaire est accentuée au niveau de la zone de fréquence de l'onde sonore (voir Figure 19.c. ; Bear et al., 2007; Ziegler et al., 2017).

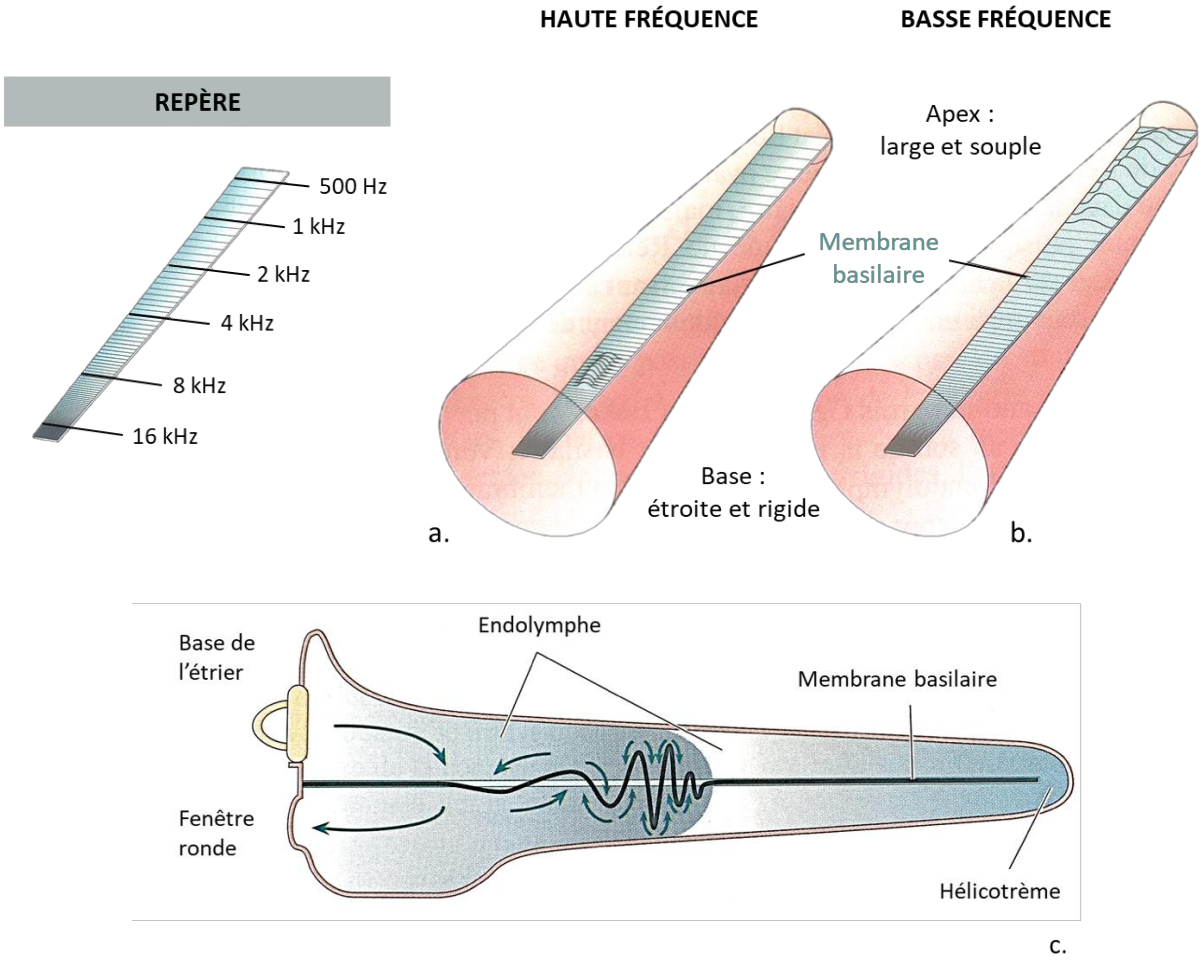


Figure 19 – Vibration de la membrane basilaire en réponse à des stimuli sonores. La partie a. représente une vibration à la suite de la perception d'un son aigu (i.e., haute fréquence) ; la partie b. illustre une vibration à la suite de la perception d'un son grave (i.e., basse fréquence) ; la partie c. retrace le trajet de l'onde sonore le long de la membrane basilaire déroulée, le pic de vibration correspondant à la zone de fréquence du stimulus sonore perçu. *Figure issue et annotée de Bear et al. (2007).*

La tonotopie cochléaire détermine le codage de l'information auditive ; elle s'étend dans les fibres du nerf auditif et dans le noyau cochléaire où il existe un regroupement géographique des neurones en fonction de la fréquence des sons. Cette organisation tonotopique se poursuit ensuite au niveau du tronc cérébral, du corps genouillé médian (ou thalamus auditif) et du cortex auditif (Bear et al., 2007; Plack et al., 2014). Les neurones du cortex auditif droit sont fortement accordés en fréquence (Hyde et al., 2008). L'organisation tonotopique ordonnée du cortex auditif de l'hémisphère droit code les basses fréquences latéralement, alors que les hautes fréquences sont codées médialement. La distribution du

cortex auditif gauche se caractérise par une distribution qui n'est pas aussi bien définie que celle du cortex auditif droit : sa population neuronale répond souvent à plus d'une fréquence. En revanche, les neurones du cortex auditif gauche sont spécifiquement sensibles aux caractéristiques temporelles de l'information auditive (Liégeois-chauvel, Giraud, Badier, Marquis, & Chauvel, 2001).

2.3.3. Relation entre hauteur des sons et sonie

La sonie, traduit par *loudness* en anglais, correspond à l'intensité subjective d'un son ; il s'agit de la force sonore ressentie. Lorsque nous n'avons pas connaissance de la fréquence d'un son, il est difficile de savoir si un son pur d'une intensité physique de 10 décibels (dB) nous est audible. Les mesures de seuil auditif (i.e., intensité physique pour laquelle un son pur est perçu dans 50% des cas) montrent qu'un tel son peut être parfaitement audible pour une fréquence alors qu'il est tout juste perceptible voire complètement inaudible pour d'autres fréquences (Bagot, 1996).

2.3.1.1. L'audiogramme : mesure de l'acuité auditive

La relation entre la sonie et la hauteur des sons se présente sous forme d'une courbe, communément appelée audiogramme, où chaque valeur de seuil (i.e., intensité physique minimale) est attribuée à une fréquence testée. Pour obtenir ce graphique, un test audiométrique se déroule dans une pièce silencieuse, au cours duquel onze sons purs de fréquences différentes (i.e., 125 Hz, 250 Hz, 500 Hz, 750 Hz, 1000 Hz, 1500 Hz, 2000 Hz, 3000 Hz, 4000 Hz, 6000 Hz, 8000 Hz) sont présentés à travers un casque audio. L'objectif de ce test est de déterminer, pour chaque oreille, l'intensité sonore minimale pour laquelle une fréquence donnée est perçue. Les résultats obtenus sont exprimés en dB HL (*Hearing Level*) qui correspond à l'unité physique du seuil auditif. La Figure 20 illustre deux exemples d'audiogramme. La courbe grise représente l'audiogramme d'une personne normoentendante, pour qui toutes les fréquences sont perçues avec un faible seuil auditif (i.e., inférieur ou égal à 10 dB HL). La courbe de couleur marron décrit l'audiogramme d'une personne souffrant de surdité dès que le son pur dépasse 1000 Hz. Pour que cet individu perçoive un stimulus sonore de 1500 Hz ou de 8000 Hz, son intensité doit être augmentée de 25 dB HL ou de 45 dB HL, respectivement, par rapport à un sujet normoentendant.

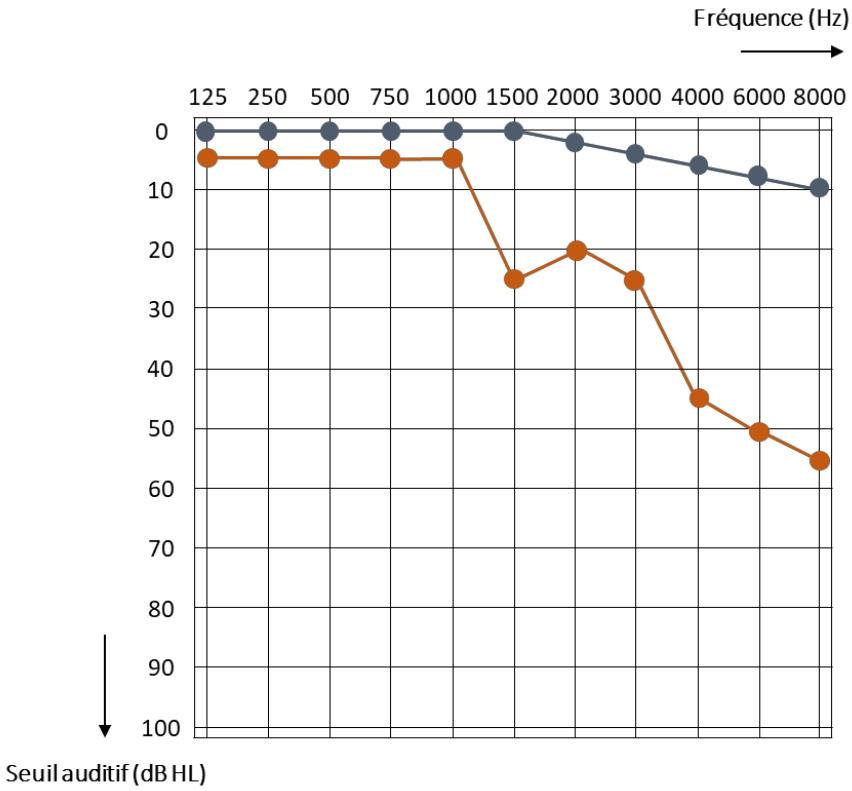


Figure 20 – Audiogramme obtenu à l'issue d'un test audiométrique tonal. L'axe vertical représente les seuils auditifs (dB HL) ; plus la valeur augmente, plus le son est fort. L'axe horizontal correspond aux fréquences testées ; plus la valeur augmente, plus le son est aigu. La courbe en gris illustre les capacités auditives d'un individu sain normoentendant ; la courbe de couleur marron décrit un exemple de courbe obtenue chez un individu souffrant de pertes auditives dès 1500 Hz.

2.3.1.2. Courbe isosonique

Lorsque nous percevons deux stimuli auditifs, il est instinctif pour nous de comparer leur niveau sonore et de dire si l'un parait plus fort que l'autre. Notre cerveau est ainsi capable de comparer deux sons purs quelle que soit leur fréquence. Il est possible de construire une échelle subjective de niveau sonore perçu, nommée échelle de sonie. Ce réseau de courbes normalisées, appelées courbes d'isosonie, relient les sons produisant une même sensation de force sonore (i.e., même sonie). La valeur de la sonie est indiquée en phones sur chaque courbe (voir Figure 21 ; Bagot, 1996).

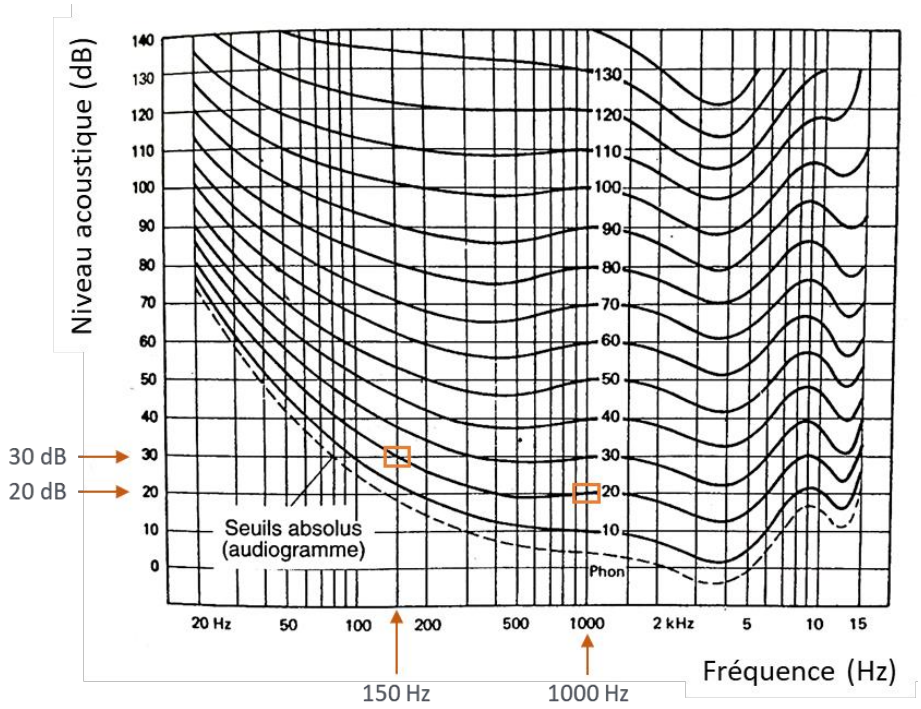


Figure 21 – *Courbes isosoniques.* Chaque ligne relie les sons de même sonie ; la valeur indiquée étant en phones. La courbe inférieure en pointillée correspond aux seuils absolus. *Figure issue et annotée de Bagot (1996).*

Chaque ligne isosonique est construite en comparant un son test variable à un son de référence fixé à 1000 Hz auquel un niveau sonore est attribué. Lorsque l'intensité du son de référence est fixée à 20 dB, l'intensité des autres sons purs est déterminée dans le but d'obtenir une même sonie. Toutes les valeurs sont ensuite reliées entre elles et forment une ligne d'isosonie, le long de laquelle tous les sons possèdent la même sonie. Par exemple, un son pur de 150 Hz à une intensité de 30 dB procure la même sensation de force sonore qu'un son pur de 1000 Hz à 20 dB. Le réseau de lignes isosoniques obtenu permet de déterminer graphiquement la sonie de tout son pur, à condition d'avoir connaissance de sa fréquence et de son intensité (Bagot, 1996).

La perception d'un son pur est fonction de sa hauteur et de son intensité. Les travaux présentés ci-dessus soulignent l'importance de distinguer grandeur physique et grandeur sensorielle perceptive. De plus, ils rendent compte de l'organisation structurée de notre appareil auditif dès l'organe sensoriel perceptif jusqu'à l'interprétation de l'information auditive au sein du cortex cérébral. Il est nécessaire de tenir compte de tous ces paramètres lors de l'élaboration de protocoles visant à investiguer notre perception de la hauteur des sons.

Lors des Études 1 et 2 du présent travail de thèse, nous utiliserons la tâche de bissection d'intervalle auditif qui consiste à juger de la hauteur d'un son-cible entre deux bornes auditives de différents intervalles. À la suite de l'Étude 1, les fréquences des stimuli sonores utilisés dans l'Étude 2 ont été définies à partir de l'unité perceptive Mel.

2.4. Attention auditive et écoute dichotique

Outre la perception de la hauteur des sons, l'attention auditive est également un élément important de la modalité auditive. L'attention divisée auditive est appréciable grâce au paradigme d'écoute dichotique, qui consiste à présenter simultanément deux stimuli auditifs différents dont l'un est émis dans l'oreille gauche et l'autre dans l'oreille droite (e.g., Prete, D'Anselmo, Tommasi, & Brancucci, 2018; Westerhausen & Kompus, 2018). En 1952, Broadbent fut le premier à utiliser la tâche d'écoute dichotique dans le but d'évaluer le rôle et le fonctionnement du système attentionnel dans le traitement des informations. Quinze ans plus tard, Kimura (1967) fit évoluer ce paradigme en l'apportant au service de l'étude de la latéralisation hémisphérique ; elle fut la première à observer un phénomène d'asymétrie de réponse entre l'oreille gauche et l'oreille droite en situation d'écoute dichotique de stimuli verbaux. Nommée avantage de l'oreille droite (AOD), traduit par *right ear advantage* en anglais, cette caractéristique auditive existe chez la majorité des sujets sains lorsqu'ils sont exposés à des stimuli verbaux différents présentés simultanément dans les deux oreilles (D'Anselmo et al., 2016; Kimura, 1967; Phélip, 2014).

2.4.1. Comment expliquer l'avantage de l'oreille droite ?

Afin d'expliquer l'origine de cette asymétrie de réponse, Kimura (1967) a proposé un modèle structural qui repose sur la spécialisation hémisphérique et sur les phénomènes fonctionnels de conduction du message nerveux auditif. Selon elle, chaque hémisphère cérébral ne pourrait traiter que les stimuli en accord avec sa spécialisation : le lobe temporal gauche est spécialisé dans le traitement de stimuli verbaux (Michel, Mauguiere, & Duquesnel, 1986) alors que le lobe temporal droit est inadapté pour ce type de traitement. De plus, en situation d'écoute dichotique, la diffusion de l'information auditive est assurée par les fibres nerveuses controlatérales ; le message provenant de l'oreille gauche est traité par l'hémisphère

droit alors que celui provenant de l'oreille droite est traité par l'hémisphère gauche. La théorie de Kimura explique l'AOD par le fait que le message nerveux auditif perçu par l'oreille droite arrive plus vite au sein de l'hémisphère gauche, par rapport au message nerveux auditif perçu par l'oreille gauche qui doit préalablement passer par l'hémisphère droit (Kimura, 1967).

Kinsbourne (1970) a suggéré que l'AOD ne s'expliquerait pas uniquement par des causes structurales. En amont du modèle proposé par Kimura, il a évoqué une préactivation de l'hémisphère gauche due à l'anticipation du traitement de stimuli verbaux assuré par le lobe temporal gauche. Cette différence d'activation nous conduirait à accorder une attention particulière aux stimuli provenant du champ auditif droit. Pour Kinsbourne, cette préactivation de l'hémisphère gauche produirait un biais attentionnel très tôt dans la perception et serait à l'origine de l'AOD (Kinsbourne, 1970; pour revue : Phélip, 2014).

La perception est considérée comme une séquence du traitement de l'information au sein de laquelle l'attention assure une fonction fondamentale : elle permet un traitement efficace du stimulus. Hiscock, Inch, et Kinsbourne (1999) se sont appuyés sur cette séquence de traitement de l'information pour proposer un autre modèle explicatif de l'AOD. Lors de leur étude, ils ont demandé à des sujets sains de détecter (i.e., dire si le stimulus a été perçu) et/ou de localiser (i.e., dire dans quelle oreille le stimulus a été perçu) un stimulus verbal lors d'une tâche d'écoute dichotique, avec ou sans guidage attentionnel. Un avantage de l'oreille droite a été observé pour la détection et la localisation. La focalisation de l'attention sur une oreille a augmenté la localisation des stimuli sur cette oreille en diminuant le nombre de cibles attribuées à l'oreille opposée, alors qu'elle n'a eu aucun effet sur la détection. Les auteurs ont expliqué ces résultats par un modèle de sélection de l'information en deux stades. Le premier stade de la perception serait rapide et automatique, et il associerait le modèle structural de Kiruma avec le modèle de préactivation de Kinsbourne. Ainsi, aux premiers instants de la perception, les stimuli les plus rapidement traités seraient ceux directement transmis à l'hémisphère cérébral approprié. Le second stade de la théorie de Hiscock et al., plus lent et contrôlé, serait initié à partir de l'influence des informations recueillies lors du premier stade. Ainsi, il se réfèrerait à l'attention sélective et ferait uniquement appel aux processus *top-down* (i.e., attention endogène induite par les intentions, les attentes, les expériences ou les projets d'un individu ; Posner & Peterson, 1990). En absence de facteur attentionnel, le traitement de l'information auditive resterait influencé uniquement par le premier stade, c'est-à-dire par l'asymétrie cérébrale fonctionnelle (Hiscock et al., 1999; Phélip, 2014).

Les facteurs attentionnels prennent une place encore plus importante dans le modèle proposé par Hugdahl et collaborateurs (2009). Selon eux, les biais attentionnels peuvent contraster le traitement initial de l'information verbale. Dans une tâche d'écoute dichotique, l'AOD est observée en situation d'attention non-forcée (i.e., la consigne est d'identifier le stimulus le plus saillant pour le participant), et lorsque l'attention est forcée vers l'oreille droite (i.e., le participant doit focaliser son attention sur les stimuli perçus dans l'oreille droite ; D'Anselmo et al., 2016; Hugdahl et al., 2009; Phélip, 2014). En revanche, l'AOD s'atténue voire disparait lorsque l'attention est forcée vers l'oreille gauche (i.e., le participant doit focaliser son attention sur les stimuli perçus dans l'oreille gauche ; D'Anselmo et al., 2016; Hugdahl et al., 2009; Phélip, 2014). Ainsi, le modèle de Hugdahl et al. (2009) propose que les deux processus attentionnels *bottom-up* (i.e., attention exogène induite par des évènements externes à l'individu ; Posner & Peterson, 1990) et *top-down* s'ajoutent aux mécanismes décrits dans les théories fonctionnelles et structurales de la conduction du message nerveux précédemment citées. Ainsi, les modulations attentionnelles viendraient contraster avec le traitement initial de l'information auditive verbale.

2.4.2. Modulation de l'attention auditive par l'adaptation prismatique

L'AOD présente chez les sujets sains peut être accrue en cas de lésions cérébrales, notamment chez les patients héminégligents (voir paragraphe 1.5.1.1.) qui souffrent d'une extinction auditive de l'oreille gauche, après la survenue de lésions au niveau de l'hémisphère droit (Jacquin-Courtois et al., 2010; Tissieres et al., 2017). Ce déficit auditif peut être mesuré par l'indice de latéralisation (IL), traduit par *lateralization index* en anglais, qui permet la détection et la quantification d'une éventuelle asymétrie dans le rappel de mots présentés aux deux oreilles lors d'une tâche d'écoute dichotique (Bellmann, Meuli, & Clarke, 2001). Plus la valeur de l'IL est positive, plus l'asymétrie auditive est marquée vers l'oreille droite ; à l'inverse, plus la valeur de l'IL est négative, plus l'asymétrie est marquée vers l'oreille gauche.

Dans l'étude de Jacquin-Courtois et al. (2010), l'IL des sujets sains était cohérent avec l'AOD puisqu'il s'élevait à 1.02 (*SE* = 0.99), alors que l'IL des patients héminégligents atteignait 68.5 (*SE* = 10.7), témoignant d'un biais attentionnel auditif très marqué dirigé vers l'oreille droite et donc d'une extinction auditive de l'oreille gauche. L'adaptation prismatique de déviation optique droite a considérablement amélioré l'extinction auditive des patients

héminégligents. Immédiatement et jusqu'à deux heures après le retrait des prismes, l'IL du groupe de patients a significativement été réduit (voir Figure 22). Toutefois, aucune modification n'a été observée au niveau de la performance globale (i.e., pourcentage de bonnes réponses). Ainsi, l'adaptation n'affecterait que les mécanismes latéralisés, comme l'IL. Ces résultats ont témoigné du transfert des effets consécutifs de l'adaptation prismatique au domaine auditif. Les auteurs ont alors suggéré que la recartographie latéralisée de l'information visuomotrice induite par l'adaptation prismatique pourrait altérer l'orientation de l'attention dans d'autres modalités sensorielles que celles impliquées pendant l'exposition aux prismes (Jacquin-Courtois et al., 2010). De plus, l'expansion des effets consécutifs de l'adaptation prismatique à l'audition pourrait être attribuée à une modification, par l'adaptation visuomotrice, d'un niveau commun de représentation spatiale important pour l'intégration multisensorielle (Rossetti et al., 1998). Ce transfert intermodal des effets consécutifs de l'adaptation prismatique au domaine auditif survient à condition que la partie postérieure du lobe temporal ainsi que le lobe pariétal supérieur et le sillon intrapariétal (i.e., système d'attention dorsal ; Corbetta & Shulman, 2002) soient épargnés par les lésions cérébrales (Tissieres et al., 2017).

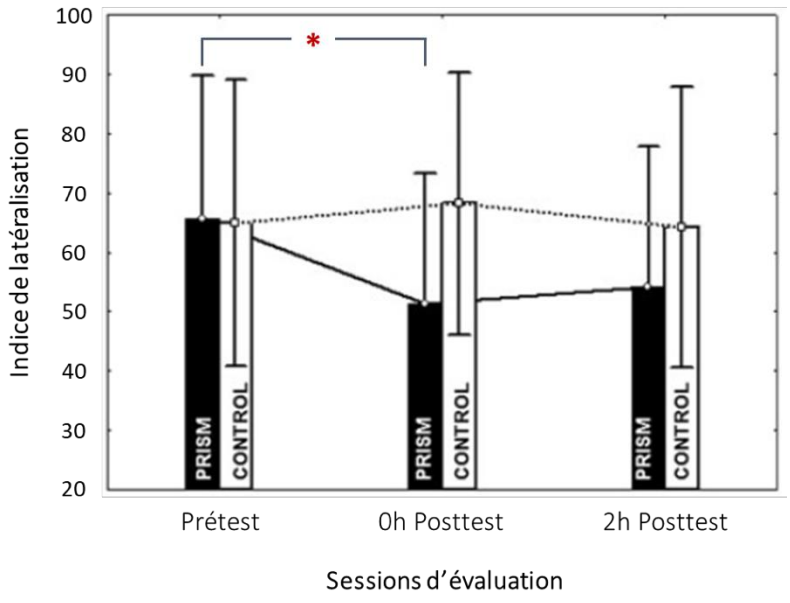


Figure 22 – Évolution de l'indice de latéralisation de patients héminégligents après adaptation prismatique (i.e., Prism) ou exposition à des verres plats (i.e., Control). L'axe vertical représente l'indice de latéralisation ; plus la valeur de l'indice est élevée, plus l'extinction auditive de l'oreille gauche est marquée. L'axe horizontal décrit les sessions d'évaluations : avant l'exposition aux prismes (i.e., Prétest), immédiatement après le retrait des prismes (i.e., 0h Posttest) et deux heures après la fin de l'adaptation prismatique (i.e., 2h Posttest). *p < .05. *Graphique issu, traduit et annoté de Jacquin-Courtois et al. (2010).*

Le paradigme d'écoute dichotique a permis de rendre compte du biais naturel de l'attention auditive vers l'oreille droite pour les stimuli verbaux chez les sujets sains. Également, il a permis de montrer que le biais attentionnel auditif accru du côté de l'oreille droite des patients héminégligents pouvait être atténué après adaptation prismatique. Il serait légitime de penser que l'action de l'adaptation prismatique sur l'attention auditive de ces patients puisse être attribuée à la plasticité de récupération après la survenue de lésions cérébrales. Ainsi, il semble pertinent de se demander si l'attention auditive des sujets sains pourrait être également modulée par l'adaptation prismatique, malgré l'absence d'une plasticité cérébrale postlésionnelle. Nous traiterons de cette problématique lors de l'Étude 3 du présent travail de thèse.

2.5. Influences entre système auditif et système visuel

2.5.1. Intégration multisensorielle

Nous vivons dans un monde multisensoriel, continuellement bombardé d'informations sensorielles de provenance variée. Cette quantité de stimuli est captée par notre cerveau, capable d'intégrer simultanément différentes sources d'informations sensorielles (e.g., une image et un son) : nous parlons ainsi d'intégration multisensorielle. Face à la réception de multiples stimulations sensorielles, notre cerveau est confronté à une décision clef de catégorisation où il doit choisir entre intégrer les stimuli ou les séparer. Cet arbitrage s'appuie sur le degré de congruence spatiale, structurelle et temporelle des stimuli. Le fait de disposer d'informations disponibles à partir de plus d'un seul sens donne lieu à des combinaisons sensorielles qui améliorent la détection et la localisation d'un stimulus, ainsi que la précision et la vitesse de réponse face à ce même stimulus. Lors d'une expérimentation auditive de laboratoire, nous pouvons observer la manière dont le cerveau traite la présentation simultanée d'un stimulus auditif et d'une information visuelle, pertinente ou non-pertinente pour la réalisation de la tâche. L'information visuelle peut améliorer les jugements perceptifs dans le domaine auditif (pour revue : Opoku-Baah et al., 2021). Une situation plus parlante et plus écologique de l'interaction audition-vision est la parole. Lorsque nous discutons avec autrui, la possibilité de voir les mouvements des lèvres de la personne qui parle améliore significativement la compréhension auditive du discours, que l'environnement soit bruyant ou non. La parole est multimodale : des informations redondantes visuelles et/ou auditives

fournissent des signaux saillants à propos de l'orateur et du contenu de son discours. Le contexte actuel de la pandémie, où chacun porte un masque qui recouvre la bouche, rend compte de l'importance de l'intégration multisensorielle lors des échanges sociaux impliquant le langage verbal (pour revue : Opoku-Baah et al., 2021). Les influences entre audition et vision donnent parfois lieu à une situation dite de conflit sensoriel qui mène souvent à des transformations perceptives, communément connues sous forme d'illusions. Dans la section suivante, nous en évoquerons deux : l'effet de ventriloquie et l'effet McGurk.

2.5.2. Piégés par des illusions

L'introduction d'un conflit entre les indices visuel et auditif peut entrainer des illusions perceptives. Une illusion bien connue est l'effet de ventriloquie. Historiquement, le terme ventriloquie remonte à la culture grecque antique et signifie littéralement 'parler par le ventre' (pour revue : Opoku-Baah et al., 2021). Utilisé en forme de divertissement, un ventriloque s'amuse avec son auditoire par sa capacité à synchroniser son discours sur les mouvements de bouche de sa marionnette, tout en minimisant les mouvements de ses propres lèvres. Récemment, le ventriloquisme a été largement popularisé par Jeff Panacloc et sa marionnette Jean-Marc. Le public perçoit alors la parole du ventriloque comme sortant de la bouche de la marionnette : la voix de Jean-Marc (i.e., la marionnette) semble provenir de sa propre bouche alors qu'elle provient de Jeff (i.e., le ventriloque). Pour expliquer ce phénomène, il est important de savoir que notre vision a la capacité de capter la perception auditive lorsqu'un conflit spatial est introduit entre les signaux visuel et auditif. En d'autres termes, lorsque des stimuli auditif et visuel coïncident temporellement mais se montrent spatialement disparates (i.e. comme c'est le cas entre le son produit par Jeff et les mouvements de bouche de Jean-Marc), nous percevons le stimulus sonore au même endroit que le stimulus visuel (pour revues : Gori, 2015; Opoku-Baah et al., 2021). La faible résolution spatiale du système auditif par rapport à celle du système visuel justifie l'effet de ventriloquie spatiale. La vision domine la localisation perçue car elle spécifie l'emplacement de manière plus fiable que l'audition. De son côté, le système auditif est le sens le plus apte concernant les jugements temporels, lui procurant un rôle influent dans le calibrage de la perception temporelle (pour revue : Gori, 2015). Afin d'illustrer ces propos, des études chez les adultes ont montré que lorsqu'un seul flash lumineux est accompagné de deux bips, le flash vous semble alors clignoter deux fois (Shams, Kamitani,

& Shimojo, 2000). Si le rythme du stimulus auditif varie, alors le stimulus visuel vous semble clignoter selon la cadence de ce que vous entendez (pour revue : Gori, 2015).

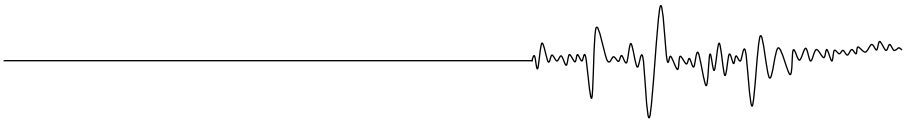
La seconde illusion qui illustre les interactions entre audition et vision est l'effet McGurk. Présent chez les adultes (98 % des participants testés) et chez les enfants (80 % des individus testés), ce phénomène illusoire perceptif se base sur l'interférence qui se produit quand une syllabe auditive (i.e., un phonème) associée à une syllabe visuelle (i.e., visème) incongrue donne lieu à la perception d'une nouvelle syllabe. Par exemple, lorsqu'un phonème /ba-ba/ est doublé par le visème /ga-ga/, nous entendons le percept /da-da/ (McGurk & Macdonald, 1976). Notre cerveau combine ainsi des signaux sensoriels à partir de multiples modalités pertinentes à un objet ou un événement afin d'atteindre la meilleure estimation (e.g., identification d'un objet, d'une parole) pour ensuite minimiser la variance associée avec l'estimation finale.

2.5.3. Perdre la vue ou l'ouïe

En cas de perte de la vue, de meilleures capacités auditives se développent et elles sont d'autant plus marquées lorsque la cécité survient de façon précoce (i.e., jusqu'à deux ans après la naissance ; Gougoux et al., 2004). La performance améliorée des individus aveugles s'observe dans la localisation auditive spatiale lors d'une écoute monaurale (i.e., son perçu dans une seule oreille; Gougoux, Zatorre, Lassonde, Voss, & Lepore, 2005; Lessard, Paré, Lepore, & Lassonde, 1998), et dans une moindre mesure en écoute binaurale (i.e., son perçu dans les deux oreilles; Lessard et al., 1998). L'aptitude à juger du changement de la hauteur des sons se développe davantage chez des individus malvoyants (Gougoux et al., 2004). Cette différence de performance entre individus aveugles et voyants s'explique notamment par une expansion du cortex auditif et de la carte tonotopique. Le développement d'une réorganisation corticale peut être une conséquence de l'absence d'entrée visuelle combinée à une activité auditive accrue, générée par la concentration à long terme des individus aveugles sur des indices non-visuels, afin d'interagir de manière appropriée avec l'environnement (Elbert et al., 2002). Il est intéressant de spécifier que la performance de localisation auditive spatiale peut aussi s'améliorer chez des individus voyants privés de lumière pendant 90 minutes. Lors d'une tâche de pointage vers des cibles acoustiques, la précision de localisation de la source sonore est réversiblement augmentée après la privation de lumière. Un retour aux valeurs de base est observé après 180 minutes de réexposition à la lumière. Ce changement postprivation est

similaire, bien que moindre en magnitude, à l'effet observé chez les personnes aveugles (Lewald, 2007). Les interactions multisensorielles chez les individus sourds paraissent largement moins explorées que chez les personnes aveugles. Néanmoins, il s'avère que les personnes cophotiques (i.e., qui présentent une surdité totale) présentent des difficultés à ignorer des distracteurs visuels lorsqu'ils doivent traiter une autre information sensorielle (i.e., tactile). Cette interférence multisensorielle accrue est d'autant plus marquée lorsque les stimuli visuels sont ipsilatéraux aux autres stimuli à traiter (Heimler, Baruffaldi, Bonmassar, Venturini, & Pavani, 2017). La réorganisation visuelle importante dans la population sourde détermine une dominance visuelle accrue lors de conflits multisensoriels.

2.6. Trouble auditif latéralisé : les acouphènes unilatéraux



« Des bruits. Ni ma voix, ni mon rire, mais des sons insupportables, parasites, bourdonnements, crissements, bruits de cascades, d'éboulements, de moteurs. Des acouphènes. Des sons inventés par l'oreille. En permanence, jour et nuit, et encore plus quand elle ferme les yeux. Je n'ose pas demander à maman ce qu'elle ressent. »

Géraldine Maillet – Acouphènes (2005)

2.6.1. Définition et épidémiologie

Le mot « acouphène » provient du grec *akouein* qui veut dire « entendre » et de *phainem* qui signifie « apparaître ». Traduit par *tinnitus* en anglais, ce terme provient du latin *tinnire* qui signifie « sonner » (pour revues : Baguley, McFerran, & Hall, 2013; Han, Lee, Ryu, & Kim, 2021). L'acouphène est un trouble auditif qui entraine la perception d'un son/bruit parasite. Il peut être qualifié d'acouphène objectif lorsqu'un observateur peut l'entendre ou d'acouphène subjectif lorsque le patient est le seul à percevoir le bruit (pour revue : Lockwood, Salvi, & Burkard, 2002). Les acouphènes objectifs sont plus rares (i.e., environ 4% des patients ; Lockwood et al., 2002) et ont généralement pour origine des causes pulsatiles (i.e., flux sanguin turbulent qui atteint la cochlée), musculaires (e.g., contraction rythmée des muscles du palais ou de la bouche) ou spontanée (i.e., émissions otoacoustiques spontanées par les cellules

ciliées de la cochlée). Le présent travail de thèse s'intéressera uniquement à l'acouphène subjectif, considéré comme une perception fantôme qui se décrit comme la perception consciente d'une sensation auditive en l'absence d'un stimulus externe lui correspondant (e.g., Lockwood et al., 2002). Encore mal compris à ce jour, l'acouphène est un trouble courant qui affecte entre 10 à 15 % de la population adulte mondiale, invalidant 1 à 3 % des patients (Baguley et al., 2013; Eggermont & Roberts, 2004). Le risque de développer un acouphène augmente avec l'âge, notamment au-delà de 50 ans où la prévalence peut atteindre 20.1 % (Møller, 2007b). Dans notre période moderne, de plus en plus d'individus développent un acouphène à un âge plus jeune et, même s'il est rare, le risque n'est pas nul chez les enfants.

Un acouphène subjectif se classe selon différentes caractéristiques (pour revues : Baguley et al., 2013; Han et al., 2021; Møller, 2007). Le premier critère est la rythmique de l'acouphène, à savoir si le son entendu est pulsatile ou non-pulsatile. La majorité des acouphènes subjectifs sont non-pulsatiles et sont décrits comme des sons continus. Le second point soulève la question du type de son perçu, à savoir s'il est perçu comme un son avec une fréquence ou un bruit composé de plusieurs fréquences. Dans le premier cas, les patients décrivent leur acouphène comme étant un bip ou un sifflement, alors que dans le second cas, ils le décrivent comme un bourdonnement ou de l'eau qui coule. La troisième caractéristique concerne la durée de l'acouphène : s'il est temporaire, il disparait tout seul alors que s'il est chronique, il persiste dans le temps. Il est important de préciser qu'un acouphène chronique peut être continu ou intermittent, c'est-à-dire qu'il est présent sur une longue durée mais qu'il peut disparaitre pendant quelques instants avant de réapparaitre. La dernière caractéristique de l'acouphène est sa latéralisation : il est qualifié d'unilatéral lorsqu'il n'atteint qu'une oreille et de bilatéral lorsqu'il atteint les deux oreilles (pour revues : Baguley et al., 2013; Han et al., 2021; Møller, 2007b). Dans ce dernier cas, le bruit fantôme chronique latéralisé est souvent mis en parallèle à une autre perception fantôme latéralisée, l'algodystrophie (i.e., douleur fantôme chronique latéralisée ; voir paragraphe 1.4.1.2. ; De Ridder, Elgoyhen, Romo, & Langguth, 2011; Møller, 1997, 2007c). Afin d'appuyer ces propos, il est important de spécifier qu'une sévérité marquée de l'acouphène s'accompagne souvent d'une perception dite anormale du son, incluant une perte auditive à la fréquence de l'acouphène et une faible tolérance aux sources sonores comme l'hyperacousie où l'individu perçoit un son comme étant plus fort qu'en réalité (Møller, 2007b). Cette hyperacousie s'apparente à l'hyperesthésie rencontrée au sein du système somatosensoriel dans l'algodystrophie, qui se décrit comme une

« acuité anormale de la sensibilité au toucher, à la douleur et à d'autres stimuli sensoriels » (Møller, 2007b).

2.6.2. Méthodes de mesure des caractéristiques de l'acouphène

Les caractéristiques sensorielles de l'acouphène sont mesurées grâce à la méthode d'appariement de la hauteur et de l'intensité du son/bruit fantôme. Réalisé dans une pièce silencieuse, ce test fournit une mesure quantitative afin de suivre l'évolution des acouphènes ; il nous fournit une évaluation psychoacoustique. Dans un premier temps, le patient doit indiquer quel son ressemble le plus à son acouphène (i.e., un son périodique ou un son non-périodique). Le patient apparie la fréquence puis l'intensité de ce stimulus présenté dans l'oreille saine avec la fréquence et l'intensité de l'acouphène présent dans l'oreille atteinte. Alors que l'intensité est exprimée en dB *sensation level* (SL), unité qui représente l'intensité individuelle par rapport au seuil auditif du patient mesuré en dB HL (voir paragraphe 2.3.1.1), la fréquence est annotée en Hz (Nascimento et al., 2019).

Les autoévaluations subjectives permettent d'évaluer la sévérité d'un acouphène. Un des tests les plus connus, nommé *Tinnitus Handicap Inventory* (THI) et créé par Newman et al. (1996), est une évaluation composée de 25 questions pour lesquelles trois réponses sont possibles (i.e., oui ; non ; parfois). Chaque question se rapporte à l'un des domaines suivants : fonctionnel (i.e., limitations rencontrées mentalement, socialement et physiquement) ; émotionnel (colère, frustration, irritabilité, dépression) ; catastrophique (désespoir, perte de contrôle, incapacité à faire face et à s'échapper, peur d'une maladie grave). Le score obtenu varie de zéro à cent et permet de définir le niveau de handicap causé par l'acouphène : léger (0-16), moyen (18-36), modéré (38-56), sévère (58-76) ou catastrophique (78-100). Un autre moyen d'autoévaluation de la sévérité de l'acouphène est l'échelle visuelle analogique, méthode utilisée au sein de l'Étude 4 du présent travail de thèse. Le patient observe une échelle graduée de zéro à dix et indique le score qui, selon lui, illustre la sévérité de son acouphène : plus la valeur estimée se rapproche de dix, plus l'acouphène est perçu comme sévère (Nascimento et al., 2019).

Même si un patient souffrant d'acouphène parvient à mesurer et à décrire le son/bruit fantôme qui envahit ses oreilles et son cerveau, les acouphènes restent une énigme scientifique et clinique tant sur leur étiologie, que sur les dispositifs thérapeutiques efficaces pour soulager

ce trouble auditif oppressant. La suite de ce manuscrit traite de ces deux grandes thématiques et présente l'état de l'art des connaissances actuelles concernant l'étiologie et la persistance de l'acouphène ainsi que les solutions thérapeutiques mises en place pour soulager les patients.

2.6.3. Origines du son/bruit fantôme

Les causes de la survenue d'un acouphène ne sont pas clairement établies, qualifiant ainsi ce trouble auditif d'idiopathique (Møller, 2007b). Néanmoins, la perte auditive semble être le principal facteur de risque même si son association avec l'apparition d'un bruit fantôme n'est pas automatique (Al-Swiahb et al., 2016). Il est ainsi possible de développer un acouphène lorsque nous ne présentons pas de perte auditive et, à l'inverse, il est tout à fait possible de ne pas en développer si nous sommes atteints de surdité. Diverses origines ont été répertoriées pour expliquer la manifestation d'un acouphène, comme un traumatisme sonore, le vieillissement naturel de l'appareil auditif, un traumatisme crânien, des infections de l'oreille, du nez ou de la gorge, une prise de substances ototoxiques (e.g., antibiotiques, diurétiques) ou un accident vasculaire cérébral (pour revues : Eggermont, 2007; Møller, 2007b). L'acouphène est également considéré comme un symptôme dans la maladie de Ménière (i.e., trouble de l'oreille interne) ou dans le schwannome vestibulaire (i.e., tumeur bénigne de la gaine du nerf cochléovestibulaire ; Møller, 2007b).

Il existe une forte présence de lésions cochléaires chez les patients souffrant d'acouphènes, laissant penser que la cochlée puisse être le lieu d'apparition du bruit fantôme. La cochlée est l'élément central de l'appareil auditif qui fournit une entrée excitatrice et une entrée inhibitrice aux noyaux cochléaires (Møller, 2007b). Les neurones du colliculus inférieur sont sous influence inhibitrice GABAergique et ils peuvent décharger intensément lorsque l'inhibition est levée (Figure 23) ; avec l'âge, les neurones GABAergiques meurent à un taux plus élevé que les neurones excitateurs, provoquant une levée de l'inhibition (Møller, 1997). Quand la cochlée est altérée, notamment lors d'une perte auditive, les deux entrées excitatrice et inhibitrice sont réduites. Cette réduction est plus souvent marquée au niveau de l'entrée inhibitrice par rapport à l'entrée excitatrice : les synapses inhibitrices sont plus affectées que les synapses excitatrices. La levée de l'inhibition qui en résulte crée une hypersensibilité et une hyperactivité au niveau des noyaux cochléaires. Par conséquent, les neurones du colliculus inférieur ne sont plus inhibés et déchargent à un taux élevé, produisant une activité accrue au

niveau du thalamus et du cortex auditif (Møller, 1997, 2007b). Cette activité aberrante générée au niveau de la cochlée peut être comparée à celle causée par un stimulus acoustique au-delà du seuil auditif. Les acouphènes peuvent aussi apparaitre chez des patients ayant subi une section complète du nerf auditif. Ceci suggère que le SNC est considéré comme le lieu de perception consciente et persistante de l'acouphène (pour revue : Lockwood et al., 2002). Ce second point fait l'objet de la partie suivante.

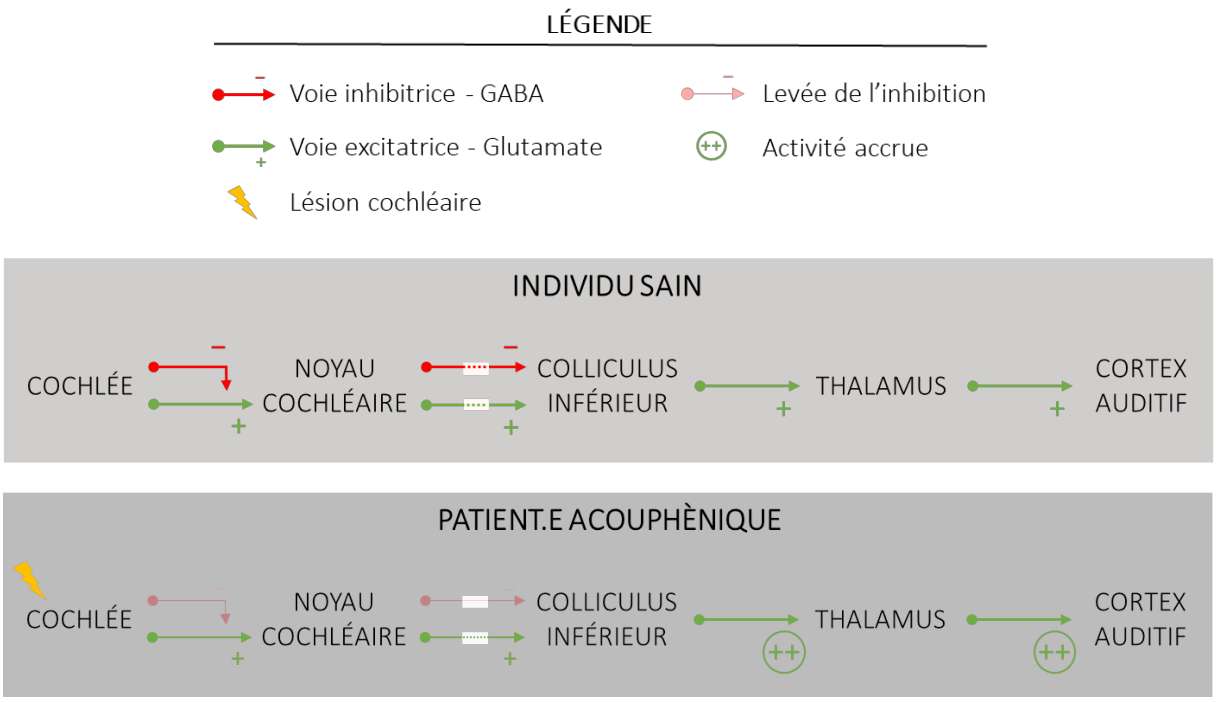


Figure 23 – Représentation schématique des voies nerveuses auditives inhibitrices et excitatrices chez un individu sain (partie supérieure) et chez un.e patient.e souffrant d'acouphène (partie inférieure). Une inhibition nerveuse est naturellement présente au sein du noyau cochléaire et du colliculus inférieur afin de réguler les aires corticales auditives. La survenue d'une lésion cochléaire lève cette inhibition et entraine une activité accrue au sein du thalamus et du cortex auditif qui peut conduire à la perception d'un acouphène.

2.6.4. Conscience et maintien du son/bruit fantôme

L'évolution naturelle de la perception et du maintien de l'acouphène est présentée dans la Figure 23 (Han et al., 2021). Lors de la première phase, l'intensité de l'acouphène se situe en-dessous du seuil de perception et épargne la conscience de l'individu (voir Figure 23 : phase 1). La survenue d'un événement stressant (e.g., explosion soudaine, exposition sonore prolongée) déclenche la perception de l'acouphène (voir Figure 23 : phase 2). Deux voies sont ensuite possibles. Soit l'acouphène déclenche de l'anxiété, qui, à son tour, renforce la perception de l'acouphène ; nous entrons alors dans un cercle vicieux (voir Figure 23 : phase 3-

a). Soit l'acouphène ne produit pas d'anxiété et conduit à une habituation, c'est-à-dire que l'individu s'accoutume au bruit fantôme (voir Figure 23 : phase 3-b).

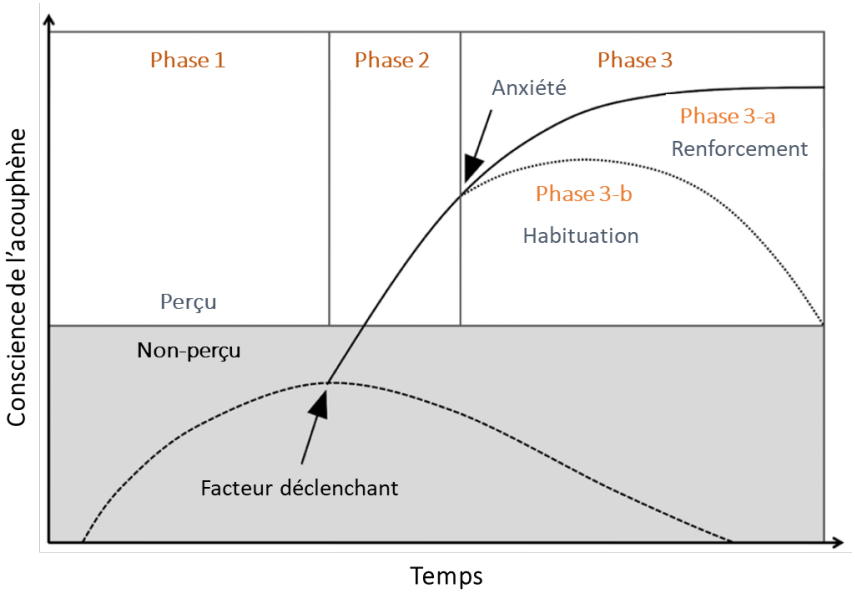


Figure 24 – Évolution naturelle d'un acouphène. En phase 1, l'intensité de l'acouphène est sous le seuil de perception. En phase 2, la survenue d'un évènement stressant déclenche la perception de l'acouphène. En phase 3, deux issues sont possibles : en phase 3-a, l'acouphène déclenche de l'anxiété qui, à son tour renforce la perception de l'acouphène ; en phase 3-b, l'anxiété n'est pas déclenchée et l'individu s'habitue à l'acouphène dont la perception diminue avec le temps. *Figure issue et traduite de Han et al., 2021.*

La sensation d'acouphène ne peut atteindre la conscience que lorsque l'activité neuronale aberrante dans le cortex sensoriel primaire est reliée à un niveau cortical plus large, impliquant les régions frontales, pariétales et limbiques (De Ridder et al., 2011). L'hypothèse de Levine (1999) stipule une diminution de l'activité du nerf auditif, qui conduit à une désinhibition du noyau dorsal cochléaire suivie d'une augmentation de l'activité neuronale dans le SNC, elle-même ressentie comme un acouphène (pour revue : Lockwood et al., 2002). Bien que les anomalies cochléaires soient supposées être la source initiale des acouphènes, la cascade des changements neuronaux qui s'ensuit dans le système auditif central est plus susceptible de maintenir la condition (Baguley et al., 2013). Le maintien de la conscience de la perception de la sensation auditive fantôme est lié à l'activité accrue du SNC qui affecte l'interaction entre système limbique et système auditif (De Ridder et al., 2011). Une activité anormale a d'ailleurs été observée au niveau de l'amygdale, structure de gestion des émotions incluant particulièrement la peur et l'anxiété, chez des patients souffrant d'acouphènes (Møller, 2007a). Des mécanismes mnésiques seraient également susceptibles de renforcer et

de maintenir la conscience de la perception auditive fantôme (De Ridder et al., 2011). Cette activité neuronale inhabituelle à l'origine des acouphènes peut persister sans entrée périphérique (i.e., en présence d'un nerf auditif sectionné), similairement à la persistance de la douleur fantôme sans qu'il n'existe d'entrée périphérique (Møller, 2007c).

Les anomalies du fonctionnement du SNC à l'origine de nombreuses formes d'acouphène résultent le plus souvent de l'expression de la plasticité neuronale, processus similaire entre bruit fantôme et douleur fantôme (Møller, 2007b). La plasticité observée au sein du cortex auditif chez les patients souffrant d'acouphène comporte des similarités avec celle générée dans le cortex somatosensoriel en cas de douleur fantôme (De Ridder et al., 2011). Les changements périphériques peuvent modifier l'excitabilité et entrainer un réacheminement des informations nerveuses ou une nouvelle cartographie du système auditif (Baguley et al., 2013; Møller, 2007b). En cas de perte auditive, la cartographie mentale de la modalité auditive se réorganise, de la même façon que la réorganisation qui a lieu dans la modalité somatosensorielle après une amputation (De Ridder et al., 2011). Même si la réorganisation tonotopique (voir paragraphe 2.3.2.) n'est pas essentielle dans les acouphènes sans perte auditive, l'altération de l'organisation tonotopique figure comme un élément majeur dans le maintien du bruit fantôme (Flor et al., 1995). De potentiels liens semblent exister entre la réorganisation de la carte tonotopique corticale, les changements dans les propriétés de la réponse neuronale (i.e., levée de l'inhibition dans les voies nerveuses auditives) et les acouphènes (Eggermont & Roberts, 2004). Le niveau de plasticité corticale au sein du cortex auditif parait lié au niveau de perception de l'acouphène : plus la réorganisation est prononcée, plus l'acouphène est sévèrement perçu (De Ridder et al., 2011).

Outre ces aspects purement neurofonctionnels, la perception de l'acouphène dépendrait également de la modulation *top-down* par l'attention. La capacité réduite à orienter l'attention peut constituer un mécanisme cognitif qui participe au maintien de la conscience et à la sévérité de l'acouphène (Trevis, McLachlan, & Wilson, 2016). De par leur nature multifactorielle, les acouphènes impliquent le système auditif et les systèmes non-auditifs attentionnels, mnésiques et émotionnels. Même s'il est encore difficile aujourd'hui de comprendre précisément l'origine et le maintien d'un acouphène, les chercheurs s'accordent sur l'existence d'une activité neuronale aberrante à plusieurs niveaux, périphériques et corticaux, où l'attention ne semble pas épargnée.

2.6.5. Capacités attentionnelles des patients acouphéniques

Les facteurs modulant les acouphènes peuvent être environnementaux ou spécifiques aux individus, comme l'attention par exemple (Colagrosso, Fournier, Fitzpatrick, & Hébert, 2019). Les patients souffrant d'acouphènes unilatéraux dirigeraient automatiquement leur attention vers l'oreille atteinte, les mettant en difficulté lorsqu'il s'agit de dévier leur attention vers des stimuli présentés du côté de l'oreille saine. Lors de la présentation successive d'une paire de sons (premier son : S1 et deuxième son : S2) dans chaque oreille (i.e., S1 dans l'oreille droite suivi de S2 dans l'oreille gauche, et inversement), la capacité à identifier S2 est meilleure quand S2 est présenté dans l'oreille atteinte et S1 dans l'oreille saine, par rapport à la condition opposée (voir Figure 24, partie gauche). En revanche, le côté de présentation des stimuli (i.e., oreille gauche ou oreille droite) n'a aucun effet chez les individus sains, même lorsqu'un acouphène unilatéral est simulé, c'est-à-dire lorsqu'un stimulus auditif mimant un acouphène est diffusé dans une oreille pendant la tâche (voir Figure 24, partie droite ; Cuny, Noreña, El Massioui, & Chéry-Croze, 2004).

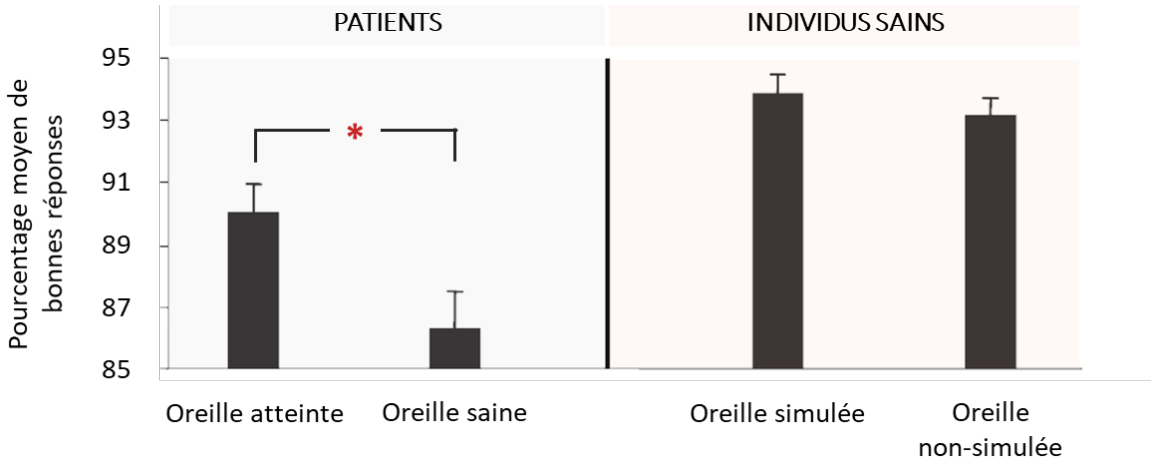


Figure 25 – Pourcentage moyen de bonnes réponses lors d'une tâche d'identification d'un stimulus auditif. L'axe vertical représente le pourcentage moyen de bonnes réponses ; l'axe horizontal décrit l'oreille dans laquelle le stimulus à identifier est présenté. La partie gauche de la figure illustre les données obtenues chez les patients souffrant d'acouphène unilatéral ; la partie droite correspond aux données obtenues chez les individus sains pour lesquels un acouphène était simulé dans une oreille. *Figure issue, traduite et annotée de Cuny et al. (2014).*

L'acouphène unilatéral chronique semble attirer l'attention automatiquement : il existerait une incapacité du système attentionnel à classer le signal de l'acouphène comme une information non-pertinente, empêchant l'habituation. Cet impact du son/bruit fantôme sur les habilités attentionnelles est tributaire de la sévérité de l'acouphène : plus l'acouphène est

sévère, plus il altère l'attention du patient (Cuny et al., 2004; Stevens, Walker, Boyer, & Gallagher, 2007). D'autres travaux plus récents confirment cette hyper-attention dirigée vers l'acouphène, conduisant à une détérioration de l'attention sélective (Husain, Akrofi, Carpenter-Thompson, & Schmidt, 2015; Kandeepan et al., 2019; Lima et al., 2019). Lors de la réalisation de la tâche de Stroop, qui évalue l'attention sélective, les patients souffrant d'acouphènes unilatéraux présentent des temps de réaction allongés et un taux d'erreur plus élevé que les individus sains (Stevens et al., 2007). Ces résultats illustrent un épuisement général des ressources attentionnelles, dû à la présence d'un acouphène unilatéral qui altère la régulation *top-down* de l'information sensorielle nonpertinente (Stevens et al., 2007; Trevis et al., 2016). Des données obtenues par imagerie fonctionnelle ont confirmé l'altération de l'attention auditive chez les patients acouphéniques. Une activité diminuée du réseau attentionnel dorsal a été observée au niveau du sillon intrapariétal droit uniquement dans la modalité auditive, lors de la réalisation d'une tâche de discrimination de stimuli auditifs par des patients souffrant d'acouphène chronique et d'une perte auditive bilatérale. Les individus n'ayant pas de perte auditive et ceux présentant uniquement une perte auditive bilatérale sans acouphène n'ont pas manifesté une telle diminution de l'activité cérébrale (Husain et al., 2015).

Roberts, Husain, et Eggermont (2013) ont proposé un modèle explicatif du rôle de l'attention auditive dans les acouphènes, schématisé dans la Figure 25. Le cortex auditif a pour rôle de construire des représentations dynamiques de l'environnement acoustique, qui intègrent l'entrée auditive actuelle avec l'historique sonore. Ces représentations servent de modèles pour filtrer et prédire l'état sensoriel. Les sons prédits peuvent être lus comme un modèle d'excitation sur une banque de neurones pyramidaux où chaque neurone remplit une fonction de comparaison. De leur côté, les sons présents dans l'environnement génèrent un modèle d'inhibition qui est transmis aux mêmes neurones comparateurs. Chez un individu normoentendant, les deux entrées se correspondent et s'annulent, à condition que l'environnement auditif soit stable ; si un signal inattendu est généré (e.g., alarme), il attire l'attention de l'auditeur et génère la construction d'une nouvelle représentation plus précise de la scène auditive. Chez un patient souffrant d'acouphène, il existe un décalage entre les informations ascendantes et descendantes, qui entraine un déploiement persistant de l'attention auditive. D'un point de vue moléculaire, il existerait une neuromodulation cholinergique dont le rôle serait de renforcer le déséquilibre entre activation et inhibition des

voies auditives, en favorisant l'activation des structures auditives centrales (Roberts et al., 2013).

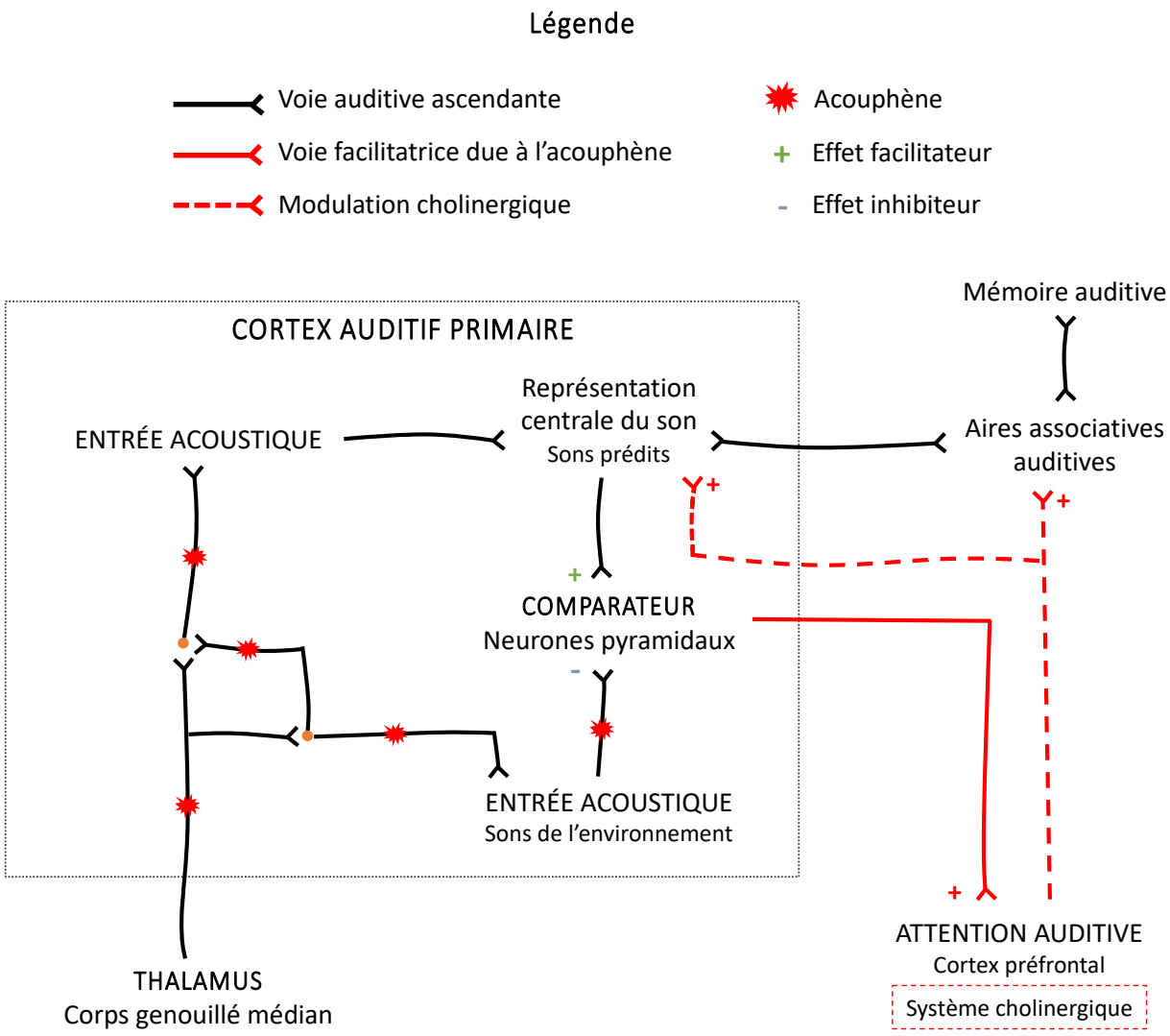


Figure 26 – Modèle explicatif du rôle de l'attention dans les acouphènes. Le cortex auditif construit des représentations de l'environnement acoustique qui intègrent l'entrée auditive actuelle avec l'historique sonore de l'organisme. Chez un individu normoentendant (i.e., traits noirs), l'entrée afférente en provenance du thalamus et l'entrée prédite en provenance de la représentation centrale sont congruentes et s'annulent. Si un évènement sonore inattendu survient (e.g., alarme incendie), une nouvelle représentation est construite afin de palier l'incongruence entre afférence et prédiction. Chez un individu souffrant d'acouphène (i.e., traits rouges et jaunes), la représentation centrale intègre une activité neuronale aberrante non-congruente avec les informations ascendantes. Ce décalage entraine un déploiement persistant de l'attention auditive qui, probablement *via* son système cholinergique, facilite l'activité au niveau des aires associatives auditives et de la représentation centrale du son. Cette modulation cholinergique modifie l'équilibre excitation/inhibition en faveur de l'excitation dans le cortex auditif primaire, qui active à son tour le système attentionnel : nous rentrons dans un cercle vicieux où le cortex auditif primaire traite une information auditive qui n'existe pas en réalité. *Schéma issu, traduit et adapté de Roberts et al. (2013).*

Finalement, une disparité existerait entre l'information auditive prédite par le cerveau et celle réellement délivrée par l'oreille vers le cerveau. Cette divergence activerait ensuite les mécanismes de l'attention auditive, susceptibles de contribuer à l'établissement, la persistance et la modulation des acouphènes. Une exception bouscule ce modèle : lorsque les hauteurs de son contenues dans l'environnement auditif sont proches de celles du bruit fantôme, un phénomène de masquage a lieu et l'expérience de l'acouphène peut s'estomper temporairement (Roberts et al., 2013). Cette méthode de masquage figure parmi les solutions thérapeutiques proposées pour soulager les acouphènes.

2.6.6. Comment soulager la perception du bruit fantôme ?

À ce jour, aucun traitement ne peut être considéré comme bien établi en termes de réduction à long terme de l'impact d'un acouphène, au-delà des effets placebo (Lockwood et al., 2002). Nous comptons néanmoins de nombreux essais thérapeutiques pour tenter de soulager les patients.

2.6.6.1. Thérapie sonore, stimulation et pharmacothérapie

La thérapie sonore, qui figure parmi les traitements les plus connus, consiste à présenter au patient un bruit blanc (i.e., son composé de toutes les fréquences) ou un masquage (i.e., son de même hauteur que l'acouphène), avec une intensité légèrement en-dessous de celle de l'acouphène perçue par l'individu. L'objectif est d'enrichir l'environnement sonore du patient avec un son externe qui se rapproche de celui de son acouphène, afin qu'il développe un phénomène d'habituation face à ce bruit et que la perception de son acouphène soit amoindrie voire supprimée (pour revues : Han et al., 2021; Møller, 2007b). Même si certains patients sont soulagés, l'efficacité de cette thérapie sonore reste non-concluante à l'heure actuelle. Dans la même veine, des prothèses auditives permettraient d'atténuer voire d'éliminer la perception de l'acouphène chez 50 % des patients testés. Ces aides auditives amélioreraient la qualité de vie du patient en traitant sa perte auditive. Par conséquent l'environnement sonore du patient serait enrichi, ce qui rendrait les acouphènes moins perceptibles (Han et al., 2021).

La stimulation électrique de la cochlée est une autre thérapie qui a été utilisée dans le traitement de l'acouphène. Chez les patients souffrant d'acouphène avec ou sans perte auditive, stimuler leur cochlée peut supprimer leur son/bruit fantôme (Møller, 2007b). Un

autre moyen de stimuler la cochlée consiste à apposer de façon chirurgicale des implants cochléaires afin de restaurer la sortie cochléaire vers le cerveau, dans le but d'abolir les acouphènes (Møller, 2007b). La stimulation magnétique transcrânienne répétitive (rTMS), qui consiste à émettre une série d'impulsions magnétiques indolores pendant un intervalle de temps, supprime l'acouphène lorsque la bobine magnétique est placée au niveau de la région temporopariétale gauche du patient (pour revue : Soleimani, Jalali, & Hasandokht, 2016). Enfin, la stimulation transcrânienne à courant direct (tDCS), qui est une technique de stimulation électrique indolore modifiant l'excitabilité cérébrale, entraine des effets bénéfiques sur plusieurs jours lorsqu'elle est appliquée de façon anodale (i.e., excitatrice) au niveau de la région temporopariétale gauche chez des patients souffrant d'acouphènes bilatéraux ou unilatéraux (Yuan, Yadollahpour, Salgado-Ramírez, Robles-Camarillo, & Ortega-Palacios, 2018).

La pharmacothérapie occupe également une place au sein des essais thérapeutiques des acouphènes. Principalement composée d'antidépresseurs (Han et al., 2021), elle permet d'atténuer les symptômes dépressifs et/ou anxieux que les patients peuvent développer à cause de leur.s acouphène.s. Les essais pharmaceutiques comprennent également des benzodiazépines, communément connus sous le nom d'anxiolytiques, qui interagissent avec les récepteurs GABAergiques (i.e., inhibiteurs) pour pallier la levée de l'inhibition impliquée dans de nombreuses formes d'acouphènes pathologiques ou dues au vieillissement, le taux de GABA diminuant avec l'âge. En outre, les récepteurs NMDA au glutamate (i.e., neurotransmetteur excitateur) sont probablement impliqués dans les acouphènes. En effet, neurotransmetteur excitateur de l'appareil auditif, le glutamate régule le nerf auditif et sa libération excessive pourrait entrainer la survenue d'acouphènes. Afin de contrer la sursollicitation de ces récepteurs qui conduit à une suractivation des voies nerveuses auditives, un antagoniste (i.e., bloqueur des récepteurs NMDA) peut être administré pour diminuer la transmission glutamatergique dans les cellules ciliées (Møller, 2007b; Noreña, 2015). Selon la littérature, ces substances chimiques n'ont pour le moment pas fait leurs preuves chez l'être humain, même si des résultats encourageants sont observés chez le modèle murin.

2.6.6.2. Entrainement attentionnel

Le système attentionnel semble biaisé chez les patients souffrant d'acouphènes (voir paragraphes 2.5.4. et 2.5.5.). Ainsi, moduler l'attention pourrait soulager la perception des acouphènes. Un entrainement attentionnel, composé de vingt sessions quotidiennes, consiste

à afficher, sur un écran, trois points alignés horizontalement face à des patients souffrant d'acouphène unilatéral. La consigne consiste à fixer le point central puis à déclencher un mouvement de saccade des yeux vers le point situé à gauche ou à droite, dès que le point central se transforme en diamant ou en carré, respectivement. Des stimulations visuelle (i.e., flash), auditive (i.e., son pur monaural de la même hauteur que l'acouphène) et tactile (i.e., brève vibration sur la tempe) accompagnent ce changement de direction du regard, simultanément au mouvement réalisé soit du côté de l'acouphène (i.e., groupe 'intégration'), soit du côté opposé au son/bruit fantôme (i.e., groupe 'diversion de l'attention'). Aux termes des vingt jours d'entrainement, des bénéfices prometteurs surviennent dans les deux groupes de patients testés, indépendamment du côté où les stimuli supplémentaires sont délivrés. Les scores obtenus aux questionnaires d'autoévaluation de la sévérité de l'acouphène décroissent, les compétences attentionnelles, audiovisuelles, visuelles et auditives sont améliorées, les saccades visuelles vers le côté de l'acouphène sont diminuées, la hauteur des acouphènes est globalement réduite et l'intensité à tendance à régresser (Spiegel et al., 2015).

L'attention semble être un élément-clef de l'acouphène. Elle jouerait un rôle important dans le maintien de la perception du son/bruit fantôme, laissant penser qu'elle puisse être une cible thérapeutique pour alléger la perception du son/bruit fantôme. Puisqu'il est connu que l'adaptation prismatique module notre attention (voir paragraphe 1.5.2.3.), il semble tout à fait envisageable que l'adaptation prismatique puisse influer sur la perception de l'acouphène. En effet, un soulagement survient chez les patients souffrant d'algodystrophie (i.e., douleur fantôme) après adaptation à des prismes déviant le champ visuel du côté du membre sain (voir paragraphe 1.5.1.2.). Les acouphènes et l'algodystrophie sont deux sensations fantômes qui partagent des points communs, notamment aux niveaux cérébral et attentionnel (e.g., Møller, 2007c). De plus, les systèmes auditif et visuel s'influencent conjointement (voir paragraphe 2.5.). Il semble donc légitime de s'interroger sur de potentiels effets consécutifs de l'adaptation prismatique sur la perception de l'acouphène. Nous traiterons de cette problématique lors de l'Étude 4 du présent travail de thèse.

Cette seconde partie a permis de rendre compte du fonctionnement du système auditif humain, de ses interactions avec le système visuel et de sa perturbation par la survenue du trouble auditif latéralisé qu'est l'acouphène. Dans la mesure où nous venons de voir que l'acouphène conduirait à une hyperattention orientée du côté de l'oreille atteinte, il est légitime de se demander si ce trouble module aussi la représentation spatiale, étant elle-même dépendante de l'orientation de l'attention. L'acouphène est un trouble tellement hétérogène dans sa façon d'apparaitre et d'exister, qu'il rend la tâche thérapeutique difficile. À ce jour, aucun traitement efficace n'a été validé pour l'ensemble des patients. Toutefois, la piste de l'entrainement attentionnel parait intéressante en termes d'efficacité pour soulager les patients acouphéniques. L'objectif de cet entrainement est de dévier l'attention focalisée sur l'oreille atteinte en direction de l'oreille saine afin que le patient soit moins concentré sur son acouphène et, par conséquent, qu'il le perçoive moins. En ayant connaissance des interactions visuoauditives ainsi que de la modulation de troubles unilatéraux (e.g., algodystrophie) et de l'attention par l'adaptation prismatique (voir Partie 1), il semble pertinent de se pencher sur l'impact de l'utilisation de lunettes prismatiques sur l'acouphène qui est un trouble auditif latéralisé.

CHAPITRE III :
PROBLÉMATIQUE

Lorsque nous faisons face à des changements de l'environnement (e.g., atteindre un objet sous l'eau), notre plasticité sensorimotrice permet au système nerveux de mettre en place des compensations motrices et sensorielles appropriées. Ce phénomène peut s'observer grâce au paradigme expérimental de l'adaptation prismatique. Bien que les effets sensorimoteurs de l'adaptation prismatique soient largement étudiés, de nombreuses questions restent en suspens quant à l'expansion de ses effets consécutifs aux modalités sensorielles non-sollicitées lors de l'exposition aux prismes, comme l'audition.

Le présent travail de thèse s'articule autour de trois axes de recherche principaux (voir Figure 26). Dans un premier temps, nous essaierons de comprendre comment la hauteur des sons est mentalement représentée dans la dimension latérale (Étude 1) et dans la dimension verticale (Étude 2). Dans un second temps, nous évaluerons les effets consécutifs de l'adaptation prismatique dans la modalité auditive chez le sujet sain. Nous verrons si l'adaptation visuomanuelle latérale (Étude 1) et verticale (Étude 2) module la représentation mentale de la hauteur des sons, et si l'attention auditive peut être modifiée après adaptation prismatique latérale (Étude 3). Le troisième axe aborderab un aspect clinique : nous explorerons les acouphènes unilatéraux en évaluant leur influence sur la représentation spatiale visuelle et le comportement sensorimoteur, puis nous étudierons l'impact de l'adaptation prismatique sur la perception de l'acouphène (Étude 4).

La première étude a pour objectif d'analyser la représentation mentale de la hauteur des sons et sa modulation par l'adaptation prismatique latérale. En se basant sur la littérature existante traitant de la représentation spatiale visuelle et de la représentation mentale des éléments à valence spatiale, nous avons émis l'hypothèse d'un biais initial de pseudonégligence auditive dirigé vers les sons graves (spatialement associés avec la partie gauche) qui sera décalé vers les sons aigus (spatialement associés avec la partie droite) après adaptation prismatique de déviation optique gauche.

La seconde étude a pour but d'étudier les effets de l'adaptation prismatique verticale sur (1) la performance sensorimotrice, (2) la représentation spatiale visuelle verticale et (3) la représentation mentale de la hauteur des sons. Nous nous sommes attendus à observer des effets sensorimoteurs de l'adaptation prismatique verticale dans le sens opposé à la déviation optique utilisée. Également, nous avons émis l'hypothèse d'une dissociation des effets

consécutifs de l'adaptation prismatique verticale entre la représentation de l'espace visuel vertical et la représentation de la hauteur des sons. Respectivement, nous avons prédit un décalage du biais initial de pseudonégligence visuelle altitudinale vers la partie inférieure de l'espace après adaptation prismatique de déviation vers le haut, et un décalage du biais initial de pseudonégligence auditive vers les fréquences aiguës (spatialement associées avec la partie supérieure de l'espace) après adaptation prismatique de déviation vers le bas.

La troisième étude s'intéresse aux effets de l'adaptation prismatique sur l'attention auditive chez le sujet sain. En se basant sur les effets bénéfiques observés chez le patient héminégligent, nous ne savons pas si la modulation de l'attention auditive est uniquement réservée aux patients cérébrolésés ou si elle existe chez tout individu sain. Afin de répondre à ces interrogations, nous avons utilisé la tâche d'écoute dichotique avant et après adaptation prismatique. Le calcul de l'indice de latéralisation nous a permis de mesurer l'attention auditive des participants. Sachant que l'adaptation prismatique de déviation droite décale l'attention auditive vers l'oreille gauche chez les patients héminégligents et que l'adaptation prismatique de déviation gauche entraine des effets cognitifs chez le sujet sain, nous avons supposé une accentuation de l'attention auditive vers l'oreille droite après adaptation prismatique de déviation optique gauche chez les sujets sains.

Enfin, la quatrième et dernière étude est une étude de cas visant à explorer le lien éventuel entre représentation spatiale et acouphènes unilatéraux, ainsi que les effets consécutifs de l'adaptation prismatique sur la perception de ce trouble auditif (i.e., sonie et tonie). Nous avons choisi d'explorer les effets d'une exposition à des verres plats, à des prismes de déviation droite et à des prismes de déviation gauche, chacune réalisée au cours de trois sessions différentes. La tâche de bissection de ligne manuelle a été utilisée pour évaluer la représentation spatiale visuelle. Sachant qu'un acouphène unilatéral entraine une hyperattention vers l'oreille atteinte, nous avons supposé observer un biais représentationnel visuel dirigé vers cette oreille. Également, nous avons utilisé la méthode de *matching* pour estimer la perception de l'acouphène. Nous avons émis l'hypothèse d'une modification de cette perception après adaptation prismatique de déviation optique vers l'oreille non-affectée par le biais d'une modulation de l'attention et, par conséquent, de la représentation spatiale.

MODALITÉ AUDITIVE

Représentation mentale de la hauteur des sons



Exploration de l'existence d'un biais de pseudonégligence auditive

Études 1 & 2

Exploration de la représentation mentale de la hauteur des sons dans un spectre auditif large

Étude 1

Expansion des effets de l'adaptation prismatique à la modalité auditive



Effets de l'adaptation prismatique latérale sur l'attention auditive

Étude 3

Effets de l'adaptation prismatique latérale sur la représentation de la hauteur des sons au sein d'un spectre auditif large

Étude 1

Effets de l'adaptation prismatique verticale sur la représentation de la hauteur des sons

Étude 2



Étude du lien entre représentation spatiale visuelle et acouphène unilatéral

Modulation de la perception de l'acouphène après adaptation prismatique

Étude 4

Figure 27 – Présentation des axes du présent travail de thèse. L'investigation de la représentation mentale de la hauteur des sons est symbolisée en orange (Axe 1) ; l'exploration de l'expansion des effets de l'adaptation prismatique au sein de la modalité auditive est symbolisée en gris bleuté (Axe 2) ; l'étude de cas portant sur les acouphènes unilatéraux est symbolisée en noir (Axe 3).

CHAPITRE IV :
CONTRIBUTION EXPÉRIMENTALE

1. ÉTUDE 1

Modifier la perception auditive avec des prismes ? Effets consécutifs de l'adaptation prismatique sur un large spectre auditif chez les musiciens et les non-musiciens

Modifying auditory perception with prisms? Aftereffects of prism adaptation on a wide auditory spectrum in musicians and nonmusicians

Clémence Bonnet, Bénédicte Poulin-Charronnat, Patrick Bard, and Carine Michel

Publié dans Acta Psychologica (2021)

DOI: 10.1016/j.actpsy.2020.103219

Article mis en forme en Annexe 1

1.1. Résumé

L'adaptation prismatique consiste à pointer des cibles visuelles en portant des prismes qui dévient le champ visuel latéralement. Les effets consécutifs ne sont pas restreints au niveau sensorimoteur mais ils s'étendent à la cognition spatiale. Il existe un lien entre la représentation spatiale et les fréquences auditives, avec une association des basses fréquences du côté gauche et des hautes fréquences du côté droit de l'espace. La présente étude visait premièrement à évaluer la représentation des fréquences auditives sur une large gamme de fréquences chez des musiciens et des non-musiciens. Nous avons utilisé la tâche de « jugement de bissection d'intervalle auditif » au sein de trois intervalles auditifs. Les résultats ont montré un comportement de pseudonégligence chez les musiciens et les non-musiciens pour les deux intervalles considérés comme étant de haute fréquence, reflétant un biais perceptif du centre subjectif de l'intervalle vers les basses fréquences. Le second objectif de cette étude était d'évaluer les effets consécutifs de l'adaptation prismatique sur un spectre auditif élargi. Les résultats ont montré des effets consécutifs de l'adaptation à une déviation optique gauche pour les deux intervalles considérés comme étant de haute fréquence chez les musiciens et les non-musiciens. Une adaptation à une déviation optique gauche affecte la perception auditive dans un spectre auditif étendu, en décalant le centre subjectif de l'intervalle vers les hautes fréquences. La présente étude fournit des résultats novateurs sur la représentation de la perception auditive et sa modulation par l'adaptation prismatique.

Modifying Auditory Perception with Prisms?

Aftereffects of prism adaptation on a wide auditory spectrum in musicians and nonmusicians

Clémence Bonnet[1], Bénédicte Poulin-Charronnat[2], Patrick Bard[2], and Carine Michel[1]

[1]INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon

[2]LEAD, CNRS UMR5022, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France

Author Note

Carine Michel and Clémence Bonnet, INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon; Patrick Bard and Bénédicte Poulin-Charronnat, Université Bourgogne Franche-Comté, LEAD - CNRS UMR5022, Université de Bourgogne, Pôle AAFE, 11 Esplanade Erasme, 21000 Dijon, France.

Correspondence concerning this article should be addressed to Clémence Bonnet, INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon.

E-mail: clemence.bonnet@u-bourgogne.fr

ABSTRACT

Prism adaptation consists of pointing to visual targets while wearing prisms that shift the visual field laterally. The aftereffects are not restricted to sensorimotor level but extend to spatial cognition. There is a link between spatial representation and auditory frequency, with an association of low frequencies on the left side and high frequencies on the right side of space. The present study aimed first at evaluating the representation of auditory frequencies on a wide range of frequencies in musicians and nonmusicians. We used the 'auditory interval bisection judgment' within three auditory intervals. The results showed a pseudoneglect behavior in pretest in musicians and nonmusicians for high frequency intervals, reflecting a perceptual bias of the subjective interval center toward lower frequencies. The second aim of the present study was to evaluate the aftereffects of prism adaptation on an expanded auditory spectrum. The results showed aftereffects of adaptation to a leftward optical deviation for high frequency intervals in musicians and nonmusicians. Adaptation to a leftward optical deviation affects the auditory perception on an extended auditory spectrum, by shifting the subjective interval center toward high frequencies. The present study provides innovative data about representation of auditory perception and its modulation by prism adaptation.

Keywords:
Prism adaptation
Auditory perception
Auditory bisection judgment
Musical expertise

1. Introduction

1.1. Sensorimotor plasticity and prism adaptation

Sensorimotor plasticity is defined by our capacity to produce an appropriate motor response in reaction to environmental (e.g., hypergravity or microgravity) or bodily (e.g., when growing up) changes. A classical experimental paradigm for studying sensorimotor plasticity is prism adaptation. It consists of pointing to visual targets while wearing prisms that shift the visual field laterally (Stratton, 1896). Before prism exposure, participants' pointing is accurate. As soon as the prisms are worn, participants make pointing errors in the direction of the optical deviation. Based on error signals, they correct their trajectory and gradually improve their performance to make accurate pointing movements. After prisms' removal, participants make pointing errors in the direction opposite to the prismatic shift (e.g., Redding & Wallace, 1996). These sensorimotor aftereffects of prism adaptation can be explained by visual, proprioceptive, and motor control changes (e.g., Kornheiser, 1976; Redding et al., 2005).

1.2. Prism adaptation effects on spatially valued elements

Prism adaptation acts on the sensorimotor level but also affects spatial cognition (see Michel, 2006, 2016, for reviews). The cognitive level refers to our ability to build a mental image of the space mapped across the brain (Bisiach et al., 1979). Cognitive aftereffects of prism adaptation were mainly highlighted thanks to the line-bisection task (e. g., Colent et al., 2000), which is an invaluable tool to assess space representation. In its perceptual version, participants are requested to judge whether a line has been transected to the left or the right of its true center (e.g., Milner et al., 1992). Performance in healthy participants is characterized by a leftward bias of the line center estimation corresponding to a mental over-representation of the left part of space, and an under-representation of the right part of space (e.g., McCourt & Jewell, 1999). Called pseudoneglect (see, Jewell & McCourt, 2000, for review), this behavior is due to the dominance of the right hemisphere in visuo-spatial processes (e.g., Corballis, 2003; Zago et al., 2017). Following adaptation to a leftward optical deviation, pseudoneglect becomes a neglect-like behavior (i.e., a shift to the right of the estimated center), with a mental over-representation of the right part of space, and an under-representation of the left part of space (e.g., Colent et al., 2000; Fortis et al., 2011; Michel, Pisella, et al., 2003; Michel, Rossetti, et al., 2003).

Furthermore, there are nonspatial elements which activate mental spatial representation. For instance, in the visual domain, numbers are represented on a left-to-right mental horizontal scale. Small numbers (e.g., 1, 2) are associated with the left part of this horizontal scale, while large numbers (e.g., 9, 10) are associated with the right part of this horizontal scale (Dehaene et al., 1993). Letters are also spatially represented on a left-to-right mental horizontal line. Early letters (e.g., A, B) are represented on the left side and later letters (e.g., Y, Z) on the right side of this horizontal line (Zorzi et al., 2006). These horizontal mental scales were observed thanks to stimulus-response compatibility studies, which showed that participants were faster and more accurate to press the response key when it was compatible with the spatial feature of the stimulus (e.g., pressing the left key for smaller numbers). In both cases (numerical and alphabet mental lines), when healthy participants have to estimate the center between two stimuli (two numbers or two letters), they show a pseudoneglect bias toward the smaller numbers and the early letters (i.e., to the stimuli with left spatial correspondence; Loftus et al., 2009; Longo & Lourenco, 2007; Nicholls & Loftus, 2007). After adaptation to a leftward optical deviation, as for the line-bisection task, this bias becomes a neglect-like behavior, with a shift of the subjective estimation of the interval center toward the larger numbers and later letters (i.e., to the stimuli with right spatial correspondence; Loftus et al., 2008; Nicholls et al., 2008). All these data demonstrate that leftward optical deviation also modulates the mental representation of spatially valued elements.

1.3. Auditory frequencies are spatially valued elements

The association between stimuli and space exists not only in the visual domain but also in the auditory domain. As letters and numbers, auditory frequencies are represented along a left-to-right mental line with low frequencies on the left of the mental line and high frequencies on the right. This analogy, called SMARC effect (Spatial-Musical Association of Response Codes), was observed following stimulus-response compatibility experiments, in which auditory stimuli and responses share the same spatial position (Rusconi et al., 2006). Participants were faster and more accurate when left responses were associated with low frequencies and right responses with high frequencies. It is worth noting that this association is more prevalent in musicians than in nonmusicians (Lidji et al., 2007; Rusconi et al., 2006). Moreover, the space-auditory frequency association was confirmed by the modulation of space representation when

listening to auditory frequencies. In a line-bisection task, hearing low frequencies shifted the subjective interval center to the left, while hearing high frequencies caused a bisection bias to the right (Ishihara et al., 2013). These results reflect the left-to-right association between auditory frequencies and space.

1.4. Prism adaptation affects auditory perception

Knowing that prism adaptation to a leftward optical deviation produces cognitive effects on spatially-valued elements and that auditory frequencies are associated with spatial location, Michel et al. (2019) have recently shown that prism adaptation modifies the perception of auditory frequencies. They used a new experimental paradigm, the 'auditory interval bisection judgment', which allows the estimation of the subjective center of an auditory interval, limited by two auditory frequencies. This singular auditory task was proposed by analogy with the well-known paradigm of perceptual line-bisection (see Section 1.2). Two main results were observed. First, the authors showed the existence of an auditory pseudoneglect. Before prism adaptation, there was a pseudoneglect bias in the subjective estimation of the auditory interval center toward the lower auditory frequencies. Second, they showed an effect of the adaptation to a leftward deviation on auditory frequency perception. There was a shift of the estimated auditory interval center toward the higher frequencies following adaptation to a leftward optical deviation in musicians only. The present study was in direct line with the work of Michel and collaborators.

The aim of the present study was twofold. First, we investigated the representation of auditory frequencies in a wider auditory spectrum than Michel et al. (2019) in musicians and nonmusicians. We examined whether the auditory pseudoneglect was present in this wider auditory spectrum, and if so, if its amplitude is modulated as in the visual space for which the pseudoneglect bias (i.e., leftward bias in the estimation of the line center) is more pronounced on the left part of space (see Michel, 2016 for review; Michel, Pisella, et al., 2003). If the auditory system behaves in a similar way as the visual system, the auditory pseudoneglect (i.e., bias of the estimated center of the auditory interval toward the lower interval limit) should be more pronounced for the lower frequencies of the auditory spectrum.

Second, we studied the cognitive aftereffects of prism adaptation in the wider auditory spectrum. In the visual field, the influence of adaptation to a leftward optical deviation on space

representation was found to be more pronounced on the left part of space, where the leftward pseudoneglect bias is stronger (see Michel, 2016 for review; Michel, Pisella, et al., 2003). In visual line-bisection, the greater the initial leftward pseudoneglect bias is, the greater the amplitude of the rightward representational aftereffects following prism adaptation to a leftward optical deviation are (Goedert et al., 2010; Herlihey et al., 2012; Michel, Pisella, et al., 2003). If the auditory system responds to prism adaptation like the visual system, adaptation to a leftward optical deviation should induce a greater bias of the subjective center toward the higher interval limit for lower frequencies of the auditory spectrum. The more pronounced the auditory pseudoneglect is, the greater the amplitude of aftereffects of prism adaptation on auditory perception should be.

2. Experiment 1

2.1. Material and methods

2.1.1. Sample size estimation

An a priori power analysis was performed for sample size estimation based on data from the published study of Michel et al. (2019) (N = 7 for each optical deviation), and corresponding to our main hypothesis, which compared the percentages of 'low' responses in pretest to posttest after adaptation to a leftward optical deviation. The effect size in this study was d = −1.08, considered to be large using Cohen's (1988) criteria. A priori analysis for a t-test comparison between two dependent means with α = 0.05 and power = 0.80, indicated that the required sample size with this effect size (G*Power 3.1; Faul et al., 2007) is approximately N = 9. Our proposed sample size of N = 12 by group is then adequate for the main objective of Experiment 1.

2.1.2. Participants

Forty-eight volunteers participated in the first experience. They were randomly divided into two groups of 24 participants according to their musical expertise: Group M (10 females, 14 males, mean age = 23.21, SD = 2.89 years) was composed of musicians, who had more than 5 years of musical training and were still playing music (8 play the piano, 3 play the guitar, 3 play drums, 3 play the violin, 2 play the trombone, 1 plays the flute, 1 plays the electric bass,

and 3 play two or three instruments: clarinet/drums, guitar/bass/drums/piano, violin/piano/singing), and Group NM (11 females, 13 males, mean age = 23.87, *SD* = 3.44 years) was composed of participants having no musical background or less than 5 years of musical training, and no current musical practice. Both groups were each randomly divided into two subgroups of 12 participants according to the optical deviation used during prism adaptation: Groups ML and NML were exposed to a 15° leftward optical deviation and Groups MR and NMR were exposed to a 15° rightward optical deviation during prism adaptation procedure. All participants were healthy, with normal or corrected to normal vision, and without auditory or neurological deficits. Except six ambidextrous participants (2 ML, 1 MR, 1 NML, 2 NMR), all were right-handed according to the Edinburgh Handedness Inventory (Group ML: *M* = 0.76, *SD* = 0.24; Group MR: *M* = 0.86, *SD* = 0.20; Group NML: *M* = 0.72, *SD* = 0.26; Group NMR: *M* = 0.77, *SD* = 0.23). After being informed of the experimental procedures, all participants gave their written consent and completed a musical expertise questionnaire. They were completely naive as to the purpose of the experiment, spatial representation of auditory frequencies, and prism adaptation. They were debriefed after the experiment. The experimental protocol was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki (1964).

2.1.3. Experimental procedure

For all groups, the experimental procedure was divided into four sessions: a pretest (before prism adaptation: auditory interval bisection judgment and open-loop pointing task), the prism adaptation procedure, a posttest (after prism adaptation: open-loop pointing task, auditory interval bisection judgment), and a late-test (open-loop pointing task; see Fig. 1).

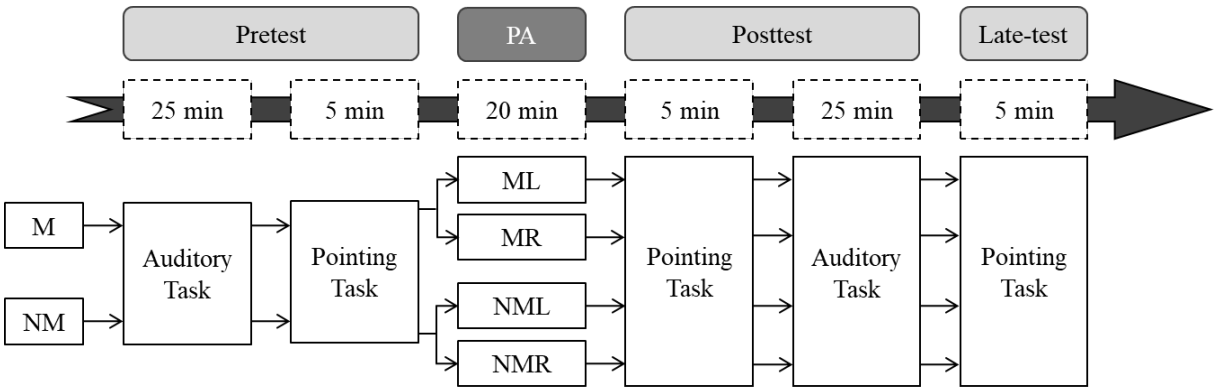


Fig. 1. Experimental paradigm used in Experiments 1 and 2. M: Musicians; NM: Nonmusicians; PA: Prism Adaptation; ML: Musicians exposed to a Leftward optical deviation; MR: Musicians exposed to a Rightward optical deviation; NML: Nonmusicians exposed to a Leftward optical deviation; NMR: Nonmusicians exposed to a Rightward optical deviation.

2.1.3.1. Auditory interval bisection judgment.

Three auditory intervals were used, two frequencies defined each of them (AF1 and AF2) and nine other auditory frequencies were used as target auditory frequencies (TAF) within the auditory intervals (see Table 1). All the auditory frequencies were pure tones created with Amadeus Pro software and lasted 500 ms.

Auditory interval	AF1	AF2	Center	TAF
Interval 1 (I1)	200 Hz	800 Hz	500 Hz	300 Hz, 350 Hz, 420 Hz, 460 Hz, 500 Hz, 540 Hz, 580 Hz, 650 Hz, 700 Hz
Interval 2 (I2)	1850 Hz	2450 Hz	2150 Hz	1950 Hz, 2000 Hz, 2070 Hz, 2110 Hz, 2150 Hz, 2190 Hz, 2230 Hz, 2300 Hz, 2350 Hz
Interval 3 (I3)	3500 Hz	4100 Hz	3800 Hz	3600 Hz, 3650 Hz, 3720 Hz, 3760 Hz, 3800 Hz, 3840 Hz, 3880 Hz, 3950 Hz, 4000 Hz

Table 1 – Auditory frequencies used during auditory interval bisection judgment in Experiment 1. AF: Auditory Frequency; AF1: low limit of the auditory interval; AF2: high limit of the auditory interval; TAF: Target Auditory Frequency.

The paradigm was the same as the one used by Michel et al. (2019), and every trial followed the event sequence displayed in Fig. 2. Each trial began by a pink noise (2000 ms) to avoid auditory memory influences of previous stimuli. After a silence of 500 ms, the participants listened to the auditory interval. The two auditory limits of the auditory interval were presented separated by a silence of 500 ms. The order of presentation of both frequencies was counterbalanced, with AF1/AF2 for half of the trials and the reverse for the other half. For I1, AF1 was 200 Hz and AF2 was 800 Hz (half of the trials: 200 Hz–800 Hz, the other half: 800 Hz–200 Hz), for I2, AF1 was 1850 Hz and AF2 was 2450 Hz (half of the trials: 1850 Hz–2450 Hz, the other half: 2450 Hz–1850 Hz), and for I3 AF1 was 3500 Hz and AF2 was 4100 Hz (half of the trials: 3500 Hz–4100 Hz, the other half: 4100 Hz–3500 Hz). A silence of 1000 ms followed the presentation of the auditory interval and the TAF was then presented during 500 ms. For every interval, TAF could take nine frequency values with four extreme values (frequencies close to the auditory limits; e.g., 1950 Hz, 2000 Hz, 2300 Hz, 2350 Hz for I2) repeated four times, all the other values were repeated six times. Finally, the auditory interval bisection judgment was composed by 46 trials per interval, resulting in 138 trials, pseudo-randomized for each

participant. The same interval could not be presented in two successive trials, and the same was true for the TAF. A pseudo-randomized order was used for each participant, for both pretest and posttest, which were split into two equivalent blocks. In this auditory interval bisection judgment, participants had to indicate to the experimenter if the TAF was closer to the low or to the high limit of the interval, by answering 'low' or 'high'. At the end of every trial, the experimenter scored the response in the PsyScope software, which was used to present the stimuli.

The participants began by a training, in which they had to distinguish the low and high limits of the intervals later used in the experiment, then they performed four training trials of the auditory interval bisection judgment (with auditory frequencies close to the limits of an interval not used in the experiment; 700 Hz–1300 Hz) to ensure that they clearly understood the instructions. All participants reported that they had neither difficulty (1) to distinguish between the low and the high limit for each interval, nor (2) to perform the auditory interval bisection judgment.

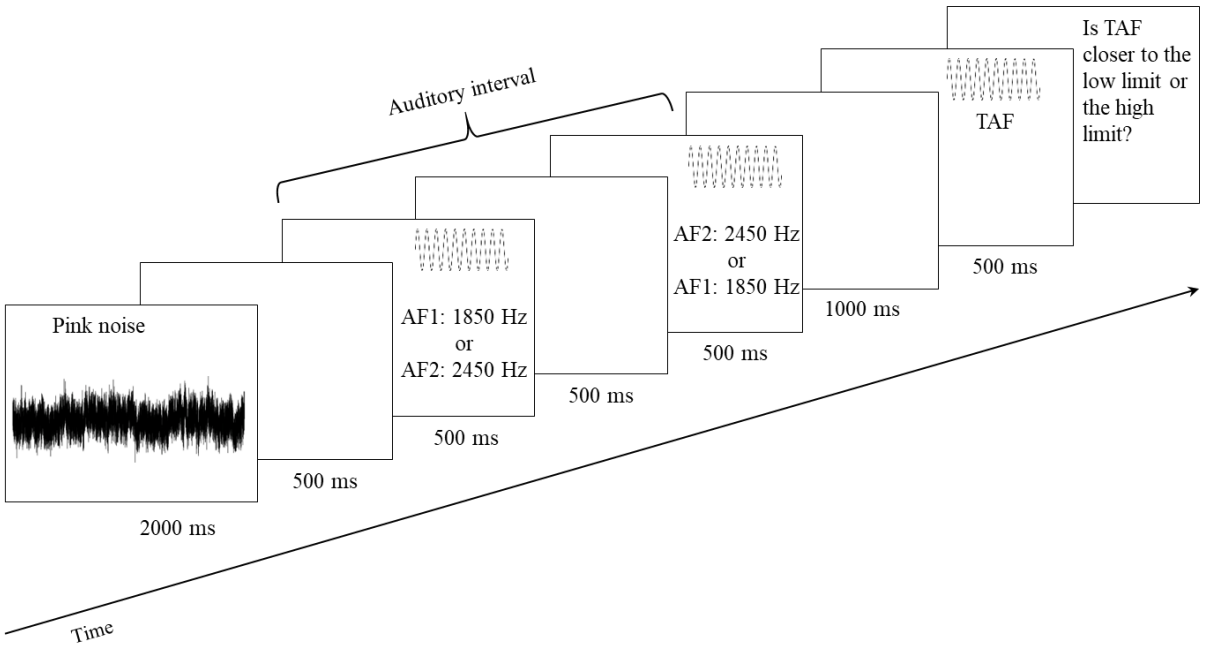


Fig. 2. Sequence of events for each trial of the auditory interval bisection judgment for interval I2. The event sequence was similar for all three intervals, only the frequencies used were different.

Each trial began by a pink noise followed by a silence of 500 ms. The two auditory limits of the auditory interval (AF1 and AF2) were then presented separated by a silence of 500 ms. A silence of 1000 ms followed the presentation of the auditory interval and the target auditory frequency (TAF) was then presented during 500 ms. Participants had to indicate if they perceived the TAF closer to the low or the high limit of the interval.

2.1.3.2. Visuo-manual open-loop pointing task

To ensure the development of the sensorimotor realignment, participants completed an open-loop pointing task (i.e., without visual control during movement execution) in pretest (i.e., before prism adaptation), in posttest (immediately after prism adaptation), and in last-test session (at the end of experiment). They comfortably sat in a chair in front of the adaptation table with their head aligned with the body axis using a chinrest. For each session, they had to perform ten open-loop pointing trials, with their vision occluded during movement execution, making them unaware of the sensorimotor aftereffects of prism adaptation. The sagittal target (black dot, diameter 6 mm) was placed 45 cm from the edge of the table, and the starting hand position was placed 11 cm from the edge of the table. At the beginning of each trial, the experimenter passively placed the participants' right index finger in the starting position and asked them to make accurate movements at a natural speed to the sagittal target. The sensorimotor aftereffects of prism adaptation were assessed by the difference in pointing errors between mean performance in posttest and mean performance in pretest for each participant (immediate aftereffects: posttest performance minus pretest performance). At the end of the experiment, ten open-loop pointing trials were performed to ensure that sensorimotor plasticity persisted during the auditory task in posttest, and until the end of the experiment (late aftereffects: last-test performance minus pretest performance). All arm movements were recorded using 3 TV-cameras (sampling frequency 60 Hz) of an optoelectronic system of motion analysis (Smart, B.T.S., Italy). One reflective marker (1 cm diameter) was placed on the nail of the right index fingertip. The spatial resolution for movement measurements was less than 1 mm. Data processing was performed using computer program in Matlab (Mathworks, Natick, MA).

2.1.3.3. Prism adaptation procedure

Immediately following the pretest, participants wore prismatic goggles and their head was kept aligned with the body axis by using a chin rest. Nine visual colored targets (sticker dots; diameter: 6 mm, space interdots: 4 cm) were placed 45 cm from the edge of the table. Participants performed a closed-loop pointing task (i.e., with vision of the hand during the movement). They were asked to point to the targets as quickly and as accurately as possible and returned at the starting position at a natural speed. Vision of the starting hand position

was occluded to ensure the optimal development of the adaptation (Redding & Wallace, 1997). Every 3 s, the experimenter instructed participants verbally on which of the nine targets to point, according to a random sequence. The prism adaptation procedure involved four blocks of 81 pointing trials (total number of movements: 324). Participants relaxed for 1 min, eyes closed, at the end of each pointing block. The prism adaptation procedure lasted about 20 min.

2.1.3.4. Data analysis

For the auditory interval bisection judgment, the mean percentage of 'low' responses given by the participants was computed separately for the three intervals (I1, I2, and I3). This percentage indicates the proportion of target auditory frequencies considered as closer to the lower auditory frequency limit of the auditory interval (I1: 200 Hz; I2: 1850 Hz; I3: 3500 Hz) and suggested an approximate estimation of the auditory interval center (Michel et al., 2019). As illustrated in Fig. 3, a weak percentage of 'low' responses would indicate that participants perceived some of the low auditory targets as closer to the high frequency limit of the auditory interval, because they were perceived as higher than the subjective center (see top panel of Fig. 3). This would mean that there would be an auditory bias in the estimation of the interval center toward the lower frequencies in regard to the objective center. In contrast, a high percentage of 'low' responses would mean that participants perceived some of the higher auditory targets as closer to the low frequency limit of the auditory interval, because they were perceived as lower than the subjective center (see bottom panel of Fig. 3). This would suggest an auditory bias in the estimation of the interval center toward the higher frequencies in regard to the objective center.

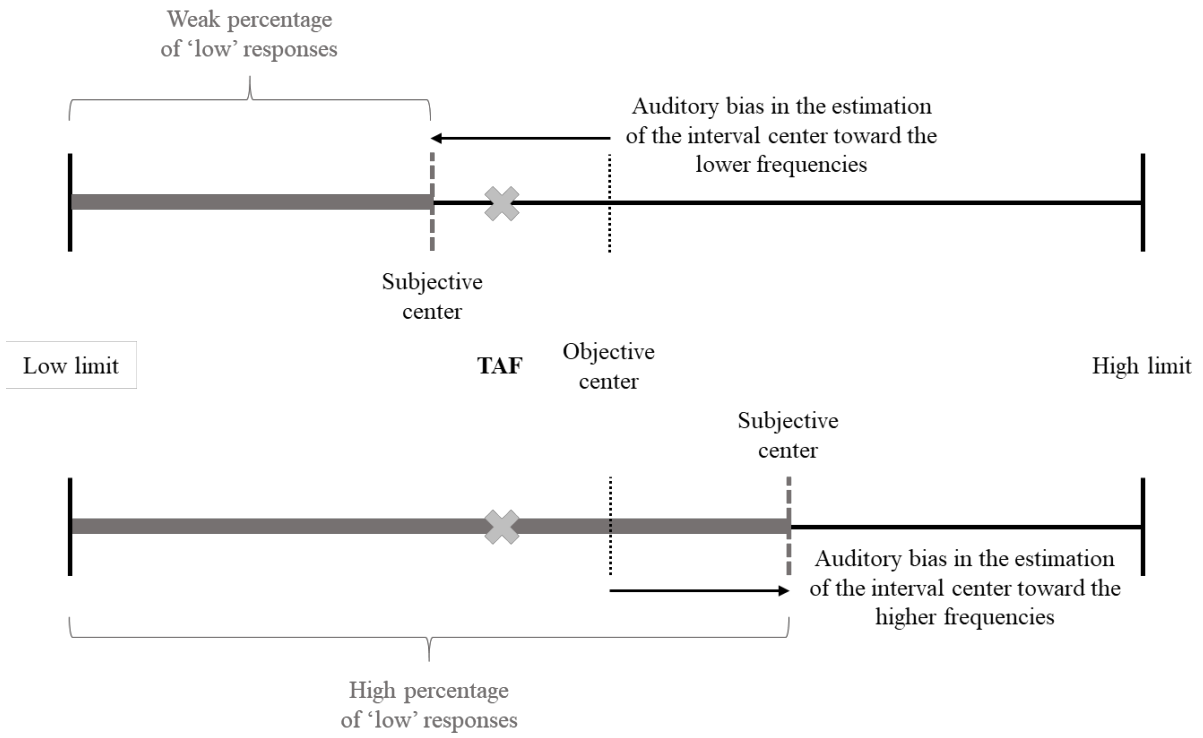


Fig. 3. Schematic representation of the measurement of the percentage of 'low' responses.
Top panel: A weak percentage of 'low' responses would indicate that participants perceived some of the low target auditory frequencies as closer to the high frequency limit of the auditory interval. As a consequence, the subjective center would be lower than the objective center of the auditory interval. Bottom panel: A high percentage of 'low' responses would indicate that participants perceived some of the higher target auditory frequencies as closer to the low frequency limit of the auditory interval. As a consequence, the subjective center would be higher than the objective center of the auditory interval.

After computing the percentage of 'low' responses, the participants' subjective center of the auditory interval was precisely defined by fitting the data with a sigmoid function. The subjective center of the auditory interval is the frequency for which participants provided 50% of responses closer to the lower frequency limit and 50% of responses closer to the higher frequency limit of the auditory interval (Michel et al., 2019).

For the visuo-manual open-loop pointing task, pointing angular errors were calculated as the difference between the starting position to target position vector and the starting position to final index fingertip position vector. Pointing errors from the sagittal target were expressed in degrees, with negative values corresponding to leftward errors and positive value to rightward errors.

The statistical analyses were carried out using the Statistica software (version 7.1). Normality of the data was verified with a Shapiro-Wilk test. When data were normal ($p > .05$),

we used parametric analyses (repeated measures ANOVA and LSD post-hoc). Otherwise (p < .05), we used nonparametric analysis (Friedman ANOVA and Wilcoxon test). Results were considered to be significant at p < .05.

2.2. Results

2.2.1. Sensorimotor aftereffects on visuo-manual open-loop pointing task

Repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor and Deviation (Left, Right) as between-subject factor were carried out for musicians and nonmusicians separately (Group ML *vs.* Group MR; Group NML *vs.* Group NMR). The results, displayed in Fig. 4, showed a significant effect of Deviation for both musicians and nonmusicians, [Group M: $F(1, 22) = 131.48$, $p < .001$, $\eta_p^2 = 0.86$; Group NM: $F(1, 22) = 115.87$, $p < .001$, $\eta_p^2 = 0.84$], and a Session × Deviation interaction for both musicians and nonmusicians, [Group M: $F(2, 44) = 178.02$, $p < .001$, $\eta_p^2 = 0.89$; Group NM: $F(2, 44) = 142.15$, $p < .001$, $\eta_p^2 = 0.84$]. Sensorimotor aftereffects were illustrated by a significant difference between pretest and posttest and between pretest and late-test when participants were exposed to both leftward and rightward optical deviations [LSD post-hoc: pretest *vs*. posttest, all *ps* < .001; pretest *vs*. late-test, all *ps* < .001].

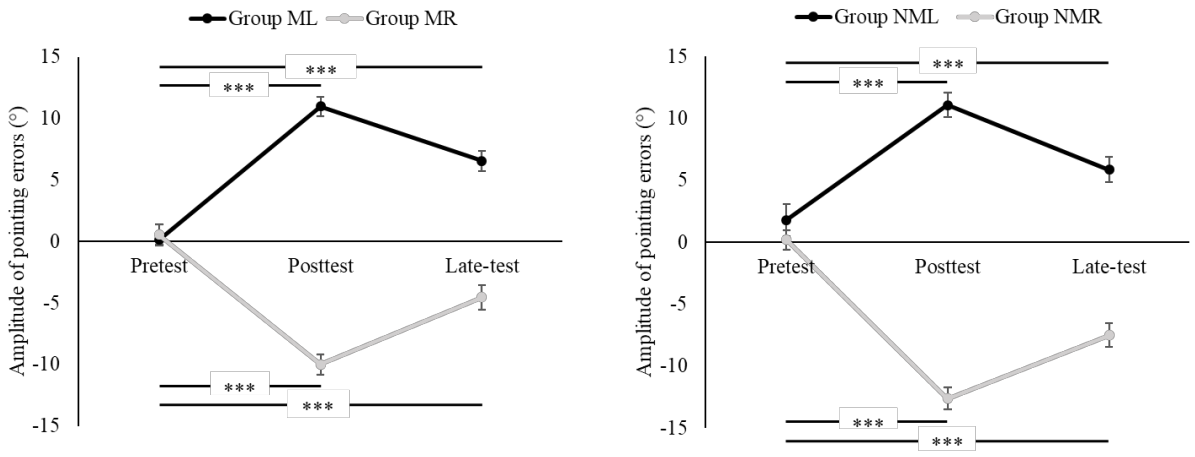


Fig. 4. Amplitude of pointing errors for pretest, posttest, and late-test as a function of the deviation in musicians (Group ML, Group MR) and nonmusicians (Group NML, Group NMR). Error bars indicate standard errors. Positive values indicate rightward pointing errors from the visual target. Negative values indicate leftward pointing errors from the visual target.

2.2.2. Performance on auditory interval bisection judgment in pretest

First, *t*-test comparisons were performed to evaluate whether the mean percentages of 'low' responses were different from 50% in the pretest. The mean percentage was not significantly different from 50% for I1, but it was significantly lower than 50% in musicians and nonmusicians for I2 [Group M: $M = 39.22$, $SD = 11.01$, $t(23) = -4.79$, $p < .001$, $d = 0.98$; Group NM: $M = 37.77$, $SD = 16.33$, $t(23) = -3.67$, $p < .01$, $d = 0.75$], and for I3 [Group M: $M = 39.86$, $SD = 14.40$, $t(23) = -3.45$, $p < .01$, $d = 0.70$; Group NM: $M = 29.80$, $SD = 18.86$, $t(23) = -5.25$, $p < .001$, $d = 1.07$]. This result illustrated the presence of a bias in the perception of target auditory frequencies, suggesting an auditory pseudoneglect in I2 and in I3, whatever the musical expertise.

Repeated measures ANOVA with Interval (I1, I2, I3) as within-subject and Musical expertise (M, NM) as between-subject factor were performed on the mean percentages of 'low' responses in pretest (Fig. 5). The results showed a significant effect of Interval, $F(2, 92) = 12.95$, $p < .001$, $\eta p^2 = 0.20$, indicating that percentage of 'low' responses decreased significantly in I2 and in I3 compared to I1 (LSD posthoc, $p < .001$), and a significant Interval × Musical expertise interaction, $F(2, 92) = 4.40$, $p = .01$, $\eta p^2 = 0.07$. In musicians, the mean percentage of 'low' responses in pretest did not vary according to the auditory interval [LSD Post-hoc, all *ps* > .10]. In nonmusicians, the mean percentage of 'low' responses in pretest was higher in I1 ($M = 57.52$, $SD = 20.40$) than in I2 ($M = 37.77$, $SD = 16.32$), and in I3 ($M = 29.80$, $SD = 18.86$) [LSD Post-hoc, all *ps* < .001]. No difference was found between I2 and I3. Moreover, the mean percentage of 'low' responses in pretest was significantly higher in nonmusicians than in musicians for I1 [Group M: $M = 46.56$, $SD = 14.99$; Group NM: $M = 57.52$, $SD = 20.40$; LSD Post-hoc, $p < .01$], and significantly lower for I3 [Group M: $M = 39.85$, $SD = 14.40$; Group NM: $M = 29.80$, $SD = 18.86$; LSD Post-hoc, $p = .01$]. These results illustrated the homogeneity of the responses throughout the auditory spectrum in musicians, and a nonhomogeneity of the responses throughout the auditory spectrum in nonmusicians. Because the auditory frequencies increased across the auditory intervals I1, I2, and I3, nonmusicians tended to respond more often 'low' for I1 and more often 'high' for I2 and I3.

Altogether, these results demonstrated that an auditory pseudoneglect was expressed in I2 and in I3, and the musical expertise affected the homogeneity of responses within the auditory spectrum.

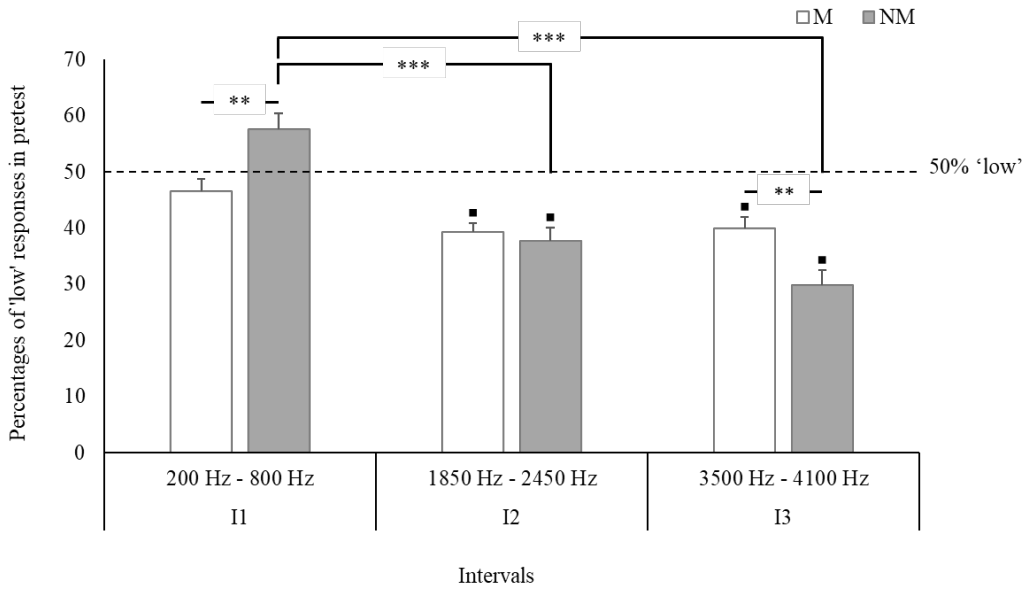


Fig. 5. Percentages of 'low' responses for pretest as a function of interval (I1, I2, I3) and musical expertise (M, NM). Error bars indicate standard errors. Filled squares indicate significant pseudoneglect. The 50% line indicates the point of equiprobability for which the participants provided 50% 'low' and 50% 'high'. A mean percentage significantly lower than 50% indicates an auditory pseudoneglect.

2.2.3. Aftereffects of prism adaptation on auditory interval bisection judgment

2.2.3.1. Percentages

Repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Interval as within-subject factors were performed on the percentages of 'low' responses for leftward deviation and rightward deviations separately, for both musicians and nonmusicians. For the musicians (Fig. 6), a significant effect of Session was observed for the group ML, $F(1, 11) = 9.17$, $p = .01$, $\eta p^2 = 0.45$, with a significant increase of 'low' responses for I2 and I3 in posttest compared to pretest [LSD Post- hoc, *ps* < .01]. For the group MR, no effects were observed whatever the auditory interval studied, all *ps* > .10.

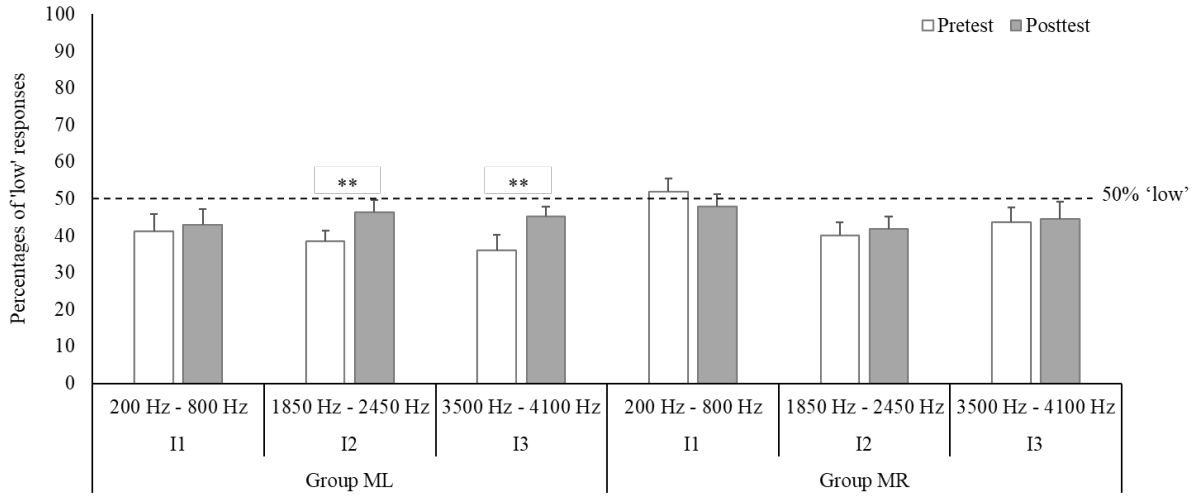


Fig. 6. Percentages of 'low' responses for pretest and posttest as a function of interval (I1, I2, I3) and optical deviation (Group ML, Group MR) in musicians. Error bars indicate standard errors. The 50% line indicates the point of equiprobability for which the participants provided 50% 'low' and 50% 'high'.

For the nonmusicians (Fig. 7), a significant Interval × Session interaction was observed for the group NML, $F(2, 22) = 3.95$, $p = .03$, $\eta p^2 = 0.26$, with a significant increase of the percentages of 'low' responses for I2 only [LSD Post-hoc, $p = .04$]. For the group NMR, no effects of prism adaptation were observed whatever the auditory interval, all ps > .10. A main effect of Interval was observed, [Group NML: $F(2, 22) = 7.66$, $p < .01$, $\eta p^2 = 0.41$; Group NMR: $F(2, 22) = 3.52$, $p = .04$, $\eta p^2 = 0.24$], indicating an influence of the intervals used to perform the task. The percentage of 'low' responses was high in I1 and decreased in I2 and in I3.

These results revealed that prism adaptation to a leftward optical deviation influenced the percentage of 'low' responses for I2 and I3 in musicians, and for I2 only in nonmusicians.

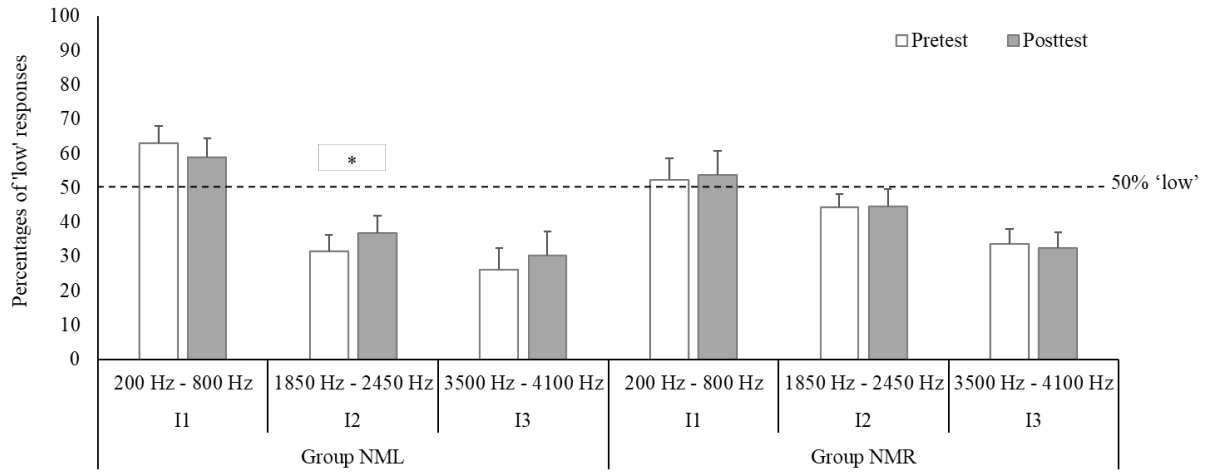


Fig. 7. Percentages of 'low' responses for pretest and posttest as a function of interval (I1, I2, I3) and optical deviation (Group NML, Group NMR) in nonmusicians. Error bars indicate standard errors. The 50% line indicates the point of equiprobability for which the participants provided 50% 'low' and 50% 'high' responses.

2.2.3.2. Subjective center

Concerning participants' subjective center, it turns out that the measure of subjective interval center was not exploitable because average coefficients (R^2), which are indicative of the quality of the sigmoid fit, were too weak (mean for all participants as a function of musical expertise, whatever the optical deviation; M: $0.57 < R^2 < 0.78$; NM: $0.43 < R^2 < 0.67$).

2.3. Discussion of Experiment 1

Three main results emerged from Experiment 1. First, the initial mean value of the percentage of 'low' responses was smaller than 50% for I2 and I3 in musicians and nonmusicians. This result indicates that participants perceived more target auditory frequencies as closer to the high limit of the auditory interval, suggesting a bias in the estimation of the auditory interval center toward the lower limit of the auditory intervals (see top panel of Fig. 3). This bias corresponds to a pseudoneglect in the auditory interval bisection judgment. It replicates the result obtained in the study of Michel et al. (2019) (auditory interval: 700 Hz–1300 Hz) and extends the existence of a pseudoneglect behavior on a wider auditory spectrum, toward high frequencies (auditory intervals: 1850 Hz–2450 Hz; 3500 Hz–4100 Hz). However, pseudoneglect was absent in the lower interval (200 Hz–800 Hz). A first possible explanation for this absence could be the dissociation between visual pseudo- neglect and

auditory pseudoneglect. In the visual domain, pseudoneglect is increased in the left hemispace and absent in the right hemispace. In the auditory domain, it seems to be different. In a large auditory spectrum, pseudoneglect appears absent in low frequencies (i. e., to the left, by reference to SMARC effect; see Section 1.3) and present in high frequencies (i.e., to the right, by reference to SMARC effect; see Section 1.3). The possible influence of the auditory workspace used in the experiment must be considered in the modulation of pseudoneglect. The absence of pseudoneglect for the lower interval could be explained by the use of a wide workspace, which was biased toward high frequencies. Two intervals out of three, I2 and I3, have frequencies higher than 1080 Hz. Perceptually, frequencies lower than 400 Hz as consider as low, frequencies between 400 Hz et 1600 Hz as median, and frequencies higher than 1600 Hz as high (Bagot, 1999). Then, in Experiment 1, frequencies of I1 (200 Hz–800 Hz) could be perceived as low and median, whereas frequencies of I2 (1850 Hz–2450 Hz) and I3 (3500 Hz–4100 Hz) could be perceived as high. Participants could mainly respond 'high' for target auditory frequencies in I2 and I3, and 'low' for target auditory frequencies in I1 in an absolute way (and not in com- parison with the low and high limits of the intervals as requested in the auditory interval bisection judgment). This perceptual bias would be more pronounced in nonmusicians than in musicians, as suggested by the variation of the percentages of 'low' responses. This perceptual response bias could have modulated the expression of pseudoneglect in the wide auditory spectrum used. Furthermore, another argument developed in the general discussion section, proposed that the perception of the lower interval was more sensitive leading to a masking of pseudoneglect.

Second, prism adaptation to a leftward optical deviation produced an increase of the percentage of 'low' responses, in musicians for I2 and for I3. After adaptation to a leftward optical deviation, musicians perceived more target auditory frequencies as closer to the low limit of the auditory interval, suggesting a bias of the estimation of the auditory interval center toward the high limit of the auditory intervals (see bottom of Fig. 3). This result replicates the result obtained in the study of Michel et al. (2019) and extends the presence of aftereffects of adaptation to a leftward optical deviation on a wider auditory spectrum, toward high frequencies (auditory intervals: 1850 Hz–2450 Hz; 3500 Hz–4100 Hz). For the lower interval I1, no aftereffects of prism adaptation were observed. The perceptual response bias could also apply and might have masked the effect of prism adaptation. Furthermore, the absence of auditory pseudoneglect for I1 could explain the absence of effects of prism adaptation. One

interpretation would be that, like in the visual domain, the aftereffects of prism adaptation in the auditory domain would be dependent on the presence of pseudoneglect (Goedert et al., 2010; see Michel, 2016 for review).

Finally, the effects of adaptation to a leftward optical deviation were shown for the first time in nonmusicians, but for I2 only. As mentioned in the above paragraph, the absence of pseudoneglect in I1 could explain the absence of aftereffects of prism adaptation. Concerning the absence of aftereffects of prism adaptation for I3 in nonmusicians, it is possible that the task was too difficult in high frequencies for musically untrained participants. The smallest variation of frequency (Hz) between two stimuli perceived as distinct increases toward higher frequencies of the auditory spectrum (Zwicker & Fastl, 1990). This could lead non- musicians to tend to respond spontaneously 'high' in the higher interval I3 (i.e., perceptual response bias) masking the subtle bias produced by prism adaptation. Note that this adjustment of the ability of distinction is less marked in musicians. They succeeded in the task because, thanks to their musical expertise, their responses were less influenced by perceptual response bias.

Altogether, the results of Experiment 1 showed innovative results. The auditory pseudoneglect was observed in a wide auditory spectrum toward higher frequencies, regardless of the musical expertise. Prism adaptation to a left optical deviation affects auditory perception in musicians and, for the first time, in nonmusicians. Experiment 1 also raises the question of the difficulty of the auditory task for non- musicians. In Experiment 2, the auditory task was modified to be less difficult by reducing the amplitude of the auditory spectrum and by using a trial presentation blocked by interval for the auditory interval bisection task. Although the horizontal representation of auditory frequencies is less pronounced in nonmusicians (Lidji et al., 2007), the experimental design of Experiment 2 was set up to be optimal, and then to strengthen the effects observed with nonmusicians.

3. Experiment 2

3.1. Materials and methods

3.1.1. Sample size estimation

A statistical a priori power analysis was performed for sample size estimation. The analysis parameters were the same as in the Experiment 1 (see Section 2.1.1). Our proposed sample size of N = 11 by group is then adequate for the main objective of Experiment 2.

3.1.2. Participants

Twenty-two volunteer nonmusician participants, who did not take part in Experiment 1, participated in Experiment 2 (15 females, 7 males, mean age = 22.09, *SD* = 2.35). All were healthy, with normal or corrected to normal vision, and without auditory or neurological deficits. Except two ambidextrous participants (1 L, 1 R), all were right-handed according to the Edinburgh Handedness Inventory (Group L: *M* = 0.74, *SD* = 0.16; Group R: *M* = 0.81, *SD* = 0.26). Participants were randomly divided into two groups of eleven participants according to the optical deviation used during prism adaptation: Group L was exposed to a 15◦ leftward optical deviation and Group R was exposed to a 15° rightward optical deviation. After being informed of the experimental procedures, all participants signed their written consent and completed a musical expertise questionnaire. They were completely naive as to the purpose of the experiment, spatial representation of auditory frequencies, and prism adaptation. They were debriefed after the experiment. The experimental protocol was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki (1964).

3.1.3. Experimental procedure

The procedure was the same as in Experiment 1 (Section 2.1.3; see Fig. 1), except that two main changes were applied to make the auditory interval bisection judgment easier and try to reduce the potential perceptual response bias.

First, the frequencies of the ‘extreme’ intervals (I1, I3) were modified to be closer to those of the median interval I2 (see Table 2), resulting in a reduced amplitude of the auditory spectrum used in Experiment 2 compared to Experiment 1. Second, the trials were presented blocked by interval (and not randomized as in Experiment 1). For instance, participants listened

to trials of I1 during the first block, then trials of I3 for the second block, and so on. There was a total of six blocks (two by intervals), each of them composed of 23 pseudo-randomized trials. In the first half of the auditory interval bisection judgment task, three blocks (one for each interval) were presented, and the other three blocks were presented in the second half of the task. The same interval could not be presented in two successive blocks. Within each block, the order of presentation of the limits (AF1 and AF2) was pseudo-randomized and the same TAF could not be presented in two successive trials. In total, 138 trials were presented in six blocks, randomized for each participant, and for both pretest and posttest. The instruction was the same as in Experiment 1, participants had to judge if the TAF was closer to the low or the high limit of the interval, by answering 'low' or 'high'.

Auditory interval	AF1	AF2	Center	TAF
Interval 1 (I1)	600 Hz	1200 Hz	900 Hz	700 Hz, 750 Hz, 820 Hz, 860 Hz, 900 Hz, 940 Hz, 980 Hz, 1050 Hz, 1100 Hz
Interval 2 (I2)	1850 Hz	2450 Hz	2150 Hz	1950 Hz, 2000 Hz, 2070 Hz, 2110 Hz, 2150 Hz, 2190 Hz, 2230 Hz, 2300 Hz, 2350 Hz
Interval 3 (I3)	3100 Hz	3700 Hz	3400 Hz	3200 Hz, 3250 Hz, 3320 Hz, 3360 Hz, 3400 Hz, 3440 Hz, 3480 Hz, 3550 Hz, 3600 Hz

Table 2 – Auditory frequencies used during the auditory interval bisection judgment in Experiment 2. AF: Auditory Frequency; AF1: low limit of the auditory interval; AF2: high limit of the auditory interval; TAF: Target Auditory Frequency.

3.1.4. Data analysis

The analyses were the same as in Experiment 1 (see Section 2.1.3.4).

3.2. Results

3.2.1. Sensorimotor aftereffects on visuo-manual open-loop pointing task

We used a nonparametric analysis because data were not normal (Shapiro-Wilk test: $p < .05$). A Friedman ANOVA was performed for each optical deviation and showed a significant effect of leftward and rightward deviation (all $ps < .001$). The sensorimotor aftereffects were illustrated by a significant difference between pretest and posttest and between pretest and

late-test after prism adaptation for both optical deviations [Wilcoxon test: pretest vs. posttest, *ps* < .01; pretest vs. late- test, *ps* < .01] (Fig. 8).

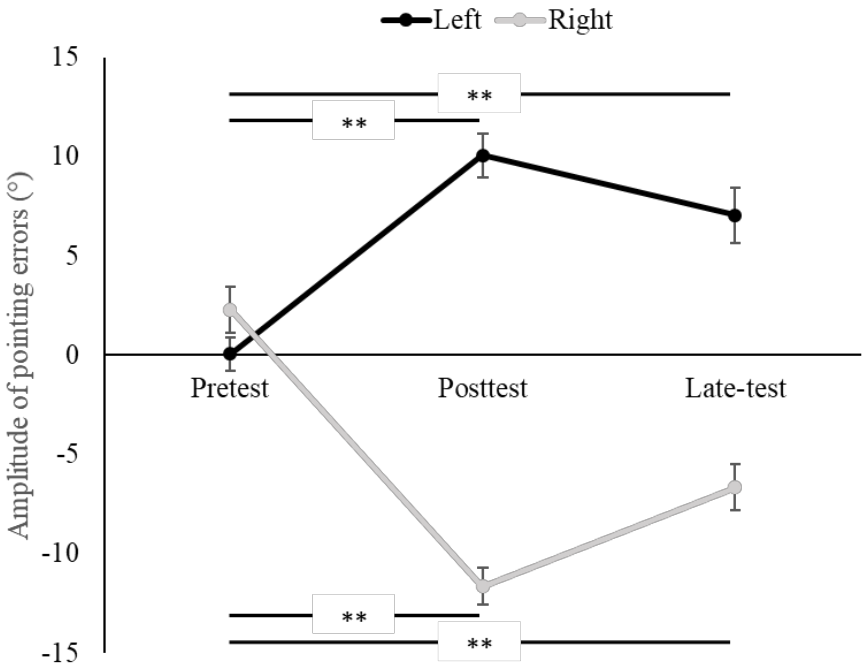


Fig. 8. Amplitude of pointing errors for pretest, posttest, and late-test as a function of the deviation (Left, Right). Error bars indicate standard errors. Positive values indicate rightward pointing errors from the visual target. Negative values indicate leftward pointing errors from the visual target.

3.2.2. Performance on auditory interval bisection judgment in pretest

3.2.2.1. Percentages

As in Experiment 1, *t*-test comparisons were performed to evaluate whether the mean percentages of 'low' responses were different from 50% in the pretest. The mean percentage of 'low' responses was significantly higher than 50% in I1 (M = 54.25, SD = 7.98; $t(21) = 2.50$, $p < .02$, d = 0.53), and was not significantly different from 50% in I2 (M = 49.01, SD = 8.15; $t(21) = -0.57$, $p > .10$, d = 0.12). There is a trend of 'low' responses to be lower than 50% in I3 (M = 45.35, SD = 11.09; $t(21) = -1.96$, p = .06, d = 0.42).

3.2.2.2. Subjective center

For every interval, t-test comparisons were performed to evaluate whether the mean subjective center of the auditory interval was different from the objective center (I1: 900 Hz; I2: 2150 Hz; I3: 3400 Hz). Even if the mean subjective center seemed to be lower than the

objective center for I2, *M* = 2149.30, and for I3, *M* = 3376.39, the difference between the subjective center and the objective center was not statistically significant for the three intervals, $p > .10$ for I1, $p > .50$ for I2 and $p > .10$ for I3.

3.2.3. Aftereffects of prism adaptation on auditory interval bisection judgment

3.2.3.1. Percentages

Repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Interval (I1, I2, I3) as within-subject factors were performed on the percentages of 'low' responses for leftward deviation and rightward deviation separately (Fig. 9). For the group L, a significant effect of Session, $F(1, 10) = 20.77$, $p = .001$, $\eta p^2 = 0.67$, and an Interval × Session interaction, $F(2, 20) = 4.07$, $p = .03$, $\eta p^2 = 0.29$, were observed, with an increase of the percentages of 'low' responses for I2 and I3 in posttest compared to pretest [LSD Post-hoc, I2: $p < .01$, I3: $p < .001$]. There were no significant effects for the group R, all *ps* > .10. This second result indicated that prism adaptation to a leftward optical deviation influences auditory perception in high frequencies (I2 and I3) but not in median frequencies (I1).

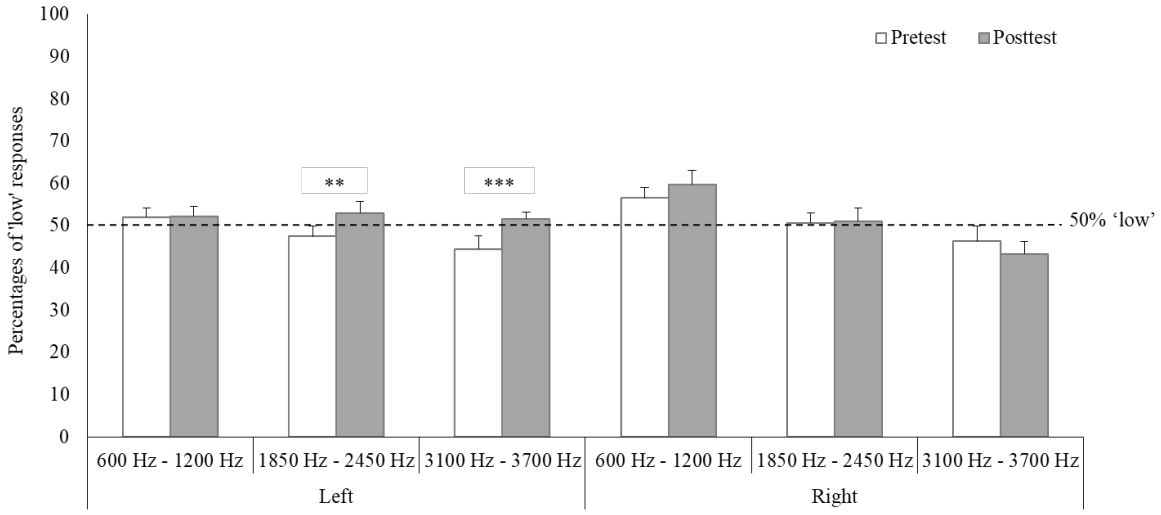


Fig. 9. Percentages of 'low' responses for pretest and posttest as a function of interval (I1, I2, I3) and optical deviation (Left, Right). Error bars indicate standard errors. The 50% line indicates the point of equiprobability for which the participants provided 50% 'low' and 50% 'high' responses.

3.2.3.2. Subjective center

Normality was not confirmed for I1 (in pretest and posttest), and for I3 (in posttest) but it was for I2. A Wilcoxon test, used for data of I1 and I3, showed no significant aftereffects of

prism adaptation for both optical deviations, all *ps* > .10. For I2, a *t*-test showed a significant effect of leftward optical deviation, $t(11) = -2.35$, $p = .04$, $d = 0.27$ (pretest: $M = 2140.35$ Hz; posttest: $M = 2166.50$ Hz) (Fig. 10). This effect of adaptation to a leftward optical deviation was illustrated by a shift of the subjective interval center toward the higher frequencies. Concerning the rightward prism adaptation there were no significant results, all *ps* > .10.

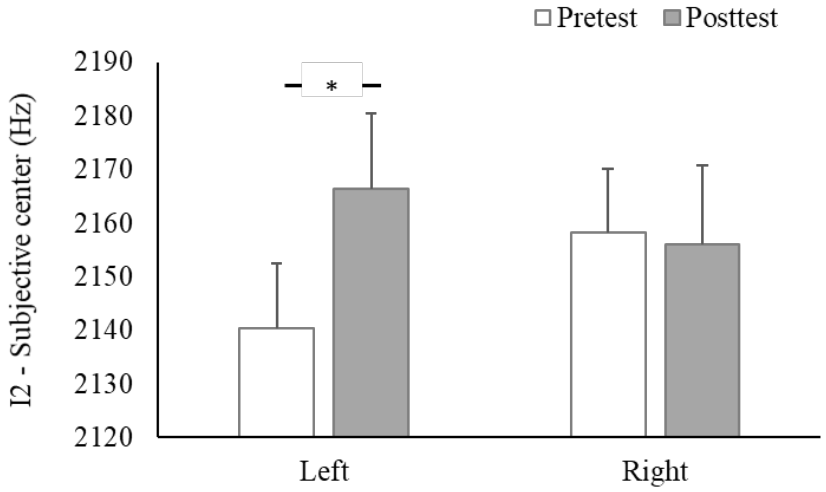


Fig. 10. Subjective center for pretest and posttest as a function of deviation (Left, Right) for Interval I2. Error bars indicate standard errors.

3.3. Discussion of Experiment 2

Two main results emerge from this second experiment. First, no significant auditory pseudoneglect was observed for nonmusicians. This result is not in agreement with the result of Experiment 1. The variability of pseudoneglect that can be observed in the general population could explain the difference between the results of Experiment 1 and Experiment 2 (McCourt & Jewell, 1999). Nevertheless, there is a trend for mean percentage of 'low' responses to be lower than 50% in I3. Concerning the high percentage of 'low' responses for I1, it could be linked to the perceptual response bias already mentioned in Experiment 1.

Second, for percentages of low responses, auditory aftereffects of prism adaptation to a leftward optical deviation occurred in I2 and in I3 in nonmusicians. After prism adaptation to a leftward optical deviation, nonmusician participants answered more often 'low', suggesting that they perceived the target auditory frequencies more often closer to the low limit of the auditory interval. This observation may suggest a bias of the estimation of the auditory interval center toward the high limit of the auditory intervals that is consistent with our hypothesis and

with the results obtained for musicians in Experiment 1. Like in Experiment 1, no effect was shown for the interval with the lower frequencies (i.e., 600 Hz–1200 Hz) probably because of the absence of pseudoneglect in I1. Moreover, adaptation to a leftward optical deviation modified the subjective interval center, by producing a shift toward the higher frequency limit for I2 only. The effects of adaptation to a leftward optical deviation in I2 are in accordance with those observed for the measure of percentage of 'low' responses and show that adaptation to a leftward optical deviation can also affect the auditory perception in nonmusicians. It is likely that the mean percentage of 'low' responses is a more sensitive tool than the estimation of the interval center to evaluate the auditory modulation produced by prism adaptation in the auditory interval bisection judgment task. The percentage of 'low' responses allows the assessment of auditory modulations produced by prism adaptation in both I2 and I3, whereas the subjective interval center detects only changes in I2.

Altogether, the results of Experiment 2 supported the innovative results of Experiment 1. The action of adaptation to a leftward optical deviation on high auditory frequencies was confirmed in participants without musical expertise. This experiment showed for the first time that, under certain circumstances, adaptation to a leftward optical deviation can shift the subjective auditory center toward the high frequencies in nonmusicians.

4. General discussion

The two main objectives of the present study were (1) to investigate the representation of auditory frequencies in a wide auditory spectrum, and (2) to evaluate the aftereffects of prism adaptation on auditory frequency representation in this wide auditory spectrum. In Experiment 1, participants exhibited a percentage of 'low' responses smaller than 50% whatever their musical expertise for high auditory frequency intervals, suggesting an estimation of the interval center which was shifted toward lower frequencies. Named auditory pseudoneglect, this behavior, which was observed for high frequencies of the auditory spectrum, was not observed for low/median frequencies. Furthermore, innovative aftereffects of prism adaptation to a leftward optical deviation were observed in a wide auditory spectrum under certain circumstances. Experiment 1 showed an increase of the percentage of 'low' responses in musicians for the higher auditory frequency intervals (i.e., I2 and I3). A similar effect was observed in nonmusicians for I2 only. Experiment 2, in which the auditory interval

bisection judgment task was made easier, showed an increase of the percentage of 'low' responses in nonmusicians for both the higher auditory frequency intervals (i.e., I2 and I3). These results were the first demonstration of aftereffects of prism adaptation in auditory interval bisection judgment in nonmusicians.

4.1. Auditory pseudoneglect

In accordance with the results observed by Michel et al. (2019), the present study showed an auditory response bias called auditory pseudoneglect. The innovative aspect of our results is the presence of this bias on a wide auditory spectrum, for high frequencies. The orientation of attention toward the left part of space (e.g., Milner et al., 1992) and the association between low auditory frequencies and left part of space (e.g., Lidji et al., 2007) could explain the response bias toward low frequencies observed in the auditory interval bisection judgment. A perceptual reason could explain the absence of pseudoneglect in the lower interval in Experiment 1 (i.e., 200 Hz–800 Hz). The auditory frequency is physically expressed in Hertz (Hz) and perceptually expressed in Mel (Stevens et al., 1937). While the frequency of audible sounds can reach 20 000 Hz, on the perceptual scale they can only reach about 2400 Mels (Zwicker & Feldtkeller, 1981). The Mel scale follows a logarithmic growth (Stevens et al., 1937). Below 500 Hz, the values in Mel are almost identical to the values in Hertz. Beyond 500 Hz, the curve is ceiling and two distant frequencies in Hz become closer when expressed in Mel (Zwicker & Feldtkeller, 1981). In our study, all intervals had the same physical width of 600 Hz. Perceptually, the lower interval I1 of Experiment 1 was larger (576 Mels) than the higher intervals I2 (238 Mels) and I3 (150 Mels). The perception of auditory frequencies in I1 matched more to the physical expression of these frequencies and should perceptually be more accurate than for intervals I2 and I3, for which the discrimination of the auditory frequencies could be more complicated, making the auditory interval bisection judgment more difficult to perform. This might lead to a masked expression of the pseudoneglect bias. A complementary analysis made on correct responses for the three intervals was in agreement with this argument for nonmusicians, although it was not for musicians, who obtained higher scores of correct responses for the three intervals.

4.2. Auditory perception and prism adaptation

The aftereffects of adaptation to a leftward optical deviation occur with stimuli spatially represented, like numbers (Loftus et al., 2008) and letters (Nicholls et al., 2008). Auditory frequencies have also been shown to be spatially valued elements, with low frequencies mentally represented to the left and high frequencies mentally represented to the right along a horizontal mental line (see Section 1.3). Space representation depends on orientation of attention (e.g., McCourt & Jewell, 1999; Milner et al., 1992). The right hemisphere, especially the right posterior parietal cortex, is dominant in visuo-spatial processes in healthy people (Fierro et al., 2000; Fink et al., 2001). The right hemisphere is also dominant in auditory perception (e.g., Hyde et al., 2008) and in pitch discrimination (Liegeois-Chauvel et al., 2001; Zatorre, 1998; Zatorre & Belin, 2001), specifically in the temporal cortex where the Heschl gyrus is considered as the 'pitch center' (Hall & Plack, 2009). The right temporal cortex is also involved during prism exposure to leftward optical deviation (Luauté et al., 2009). Aftereffects of prism adaptation may be mediated by the differential hemispheric activation of both hemispheres. This change of hemispheric balance in favor to the left hemisphere and in detriment to the right hemisphere (Schintu et al., 2016) could explain the modification of leftward representational bias (i.e., toward low frequencies in the present study) into rightward representational bias (i.e., toward high frequencies in the present study) (for a review see Michel, 2016).

4.3. Cerebral plasticity in auditory perception

The cerebral plasticity could explain the differences observed in the present investigation between musicians and nonmusicians. Aftereffects of prism adaptation were demonstrated fort the first time in nonmusician participants in Experiment 1 and for both high frequency intervals in Experiment 2, after making the auditory interval bisection judgment easier with a blocked presentation by interval and with a more reduced auditory spectrum than in Experiment 1. Nonmusicians and musicians do not adopt the same cognitive strategies when they analyze auditory frequencies. It has been shown that during mental imaging of music, nonmusicians have a 'feeling' strategy, whereas musicians tend to spontaneously visualize intervals (Altenmüller et al., 2000). In the same vein, during an informal debriefing, musician participants of the present study reported a horizontal spatial representation of the auditory

intervals that could make the task easier to perform. Furthermore, musical training could modify the auditory network to achieve a superior ability for auditory imagery and processing of music (Herholz et al., 2008). Compared to nonmusicians, musicians have a different cerebral organization of the auditory cortex, correlated with better pitch perception ability (Gaser & Schlaug, 2003; Schneider et al., 2002; for a review see Zatorre et al., 2007). Consequently, musicians are more sensitive to frequency variations than nonmusicians. This could explain why pseudoneglect bias and aftereffects of adaptation to a leftward optical deviation appear to be more stable in musicians than in nonmusicians.

4.4. Physical frequency vs. perceptual frequency

In order to better understand the involvement of the perceptual scale in the auditory interval bisection judgment task, objective and subjective centers of Experiment 2 were converted from Hertz (physical unit) into Mel (perceptual unit) according to the following mathematical formula (e.g., Kamath et al., 2019).

$$mel = 2595 \times \log\left(1 + \frac{f}{700}\right)$$

This conversion allowed the comparison of the perceptual subjective centers (Mel) to the perceptual objective centers (Mel), instead of the comparison of the subjective centers (Hz) to the physical objective centers (Hz) in the results section of Experiment 2. Even if for I2 and I3 the perceptual subjective centers (I2: *M* = 1581.89 Mels, *SD* = 17.23; I3: *M* = 1985.47 Mels, *SD* = 20.16) were lower than perceptual objective centers (I2: *M* = 1582.29 Mels; I3: *M* = 1992.14 Mels), no significant auditory pseudoneglect was shown. Furthermore, prism adaptation to a leftward optical deviation shifted the perceptual subjective center to- ward the high limit of the interval for I2 (*M* = 1586.59 Mels, *SD* = 19.95), as in Experiment 2 when data were analyzed in Hertz (see Section 3.2).

It is worth noting here that physical auditory frequency did not match to perceptual auditory frequency beyond 500 Hz (Zwicker & Feldtkeller, 1981). When expressed in Mel, auditory frequency limits are perceptually closer. They are all the closer as auditory frequencies in- crease. For instance, for I3 of Experiment 2, the physical auditory interval was 600 Hz whereas the perceptual auditory interval was almost 165 Mels. The auditory intervals used in

the present study were physically equal but perceptually different, making auditory perception un- equal between auditory intervals. In further experimental paradigms, it would be more appropriate to define the width of auditory intervals directly in Mel.

5. Conclusion

The present study allows a better understanding of the representation of auditory frequencies in a wide auditory spectrum. The auditory pseudoneglect seemed to be present in the high frequencies of the auditory spectrum, but not in low frequencies. Further studies should clarify that point. The second main result was the observation of aftereffects of adaptation to a leftward optical deviation in a large auditory spectrum toward higher frequencies in musicians and, most importantly in nonmusicians. It is worth underlining that present results were the first demonstration of aftereffects of prism adaptation on auditory interval bisection judgment in nonmusicians. Altogether, our results give theoretical perspectives of effects of prism adaptation in the auditory perception and could lead to clinical perspectives in the future.

CRediT authorship contribution statement

CB, BPC and CM participated in the elaboration of the experimental protocol, made the statistical analysis, and wrote the paper.

PB participated in the elaboration of the experimental design and data analyses.

6. References

Altenmüller, E., Gruhn, W., Parlitz, D., & Liebert, G. (2000). The impact of music education on brain networks. *International Journal of Music Education*, *35*, 47–53. https://doi.org/https://doi.org/10.1177/025576140003500115

Bagot, J.-D. (1999). *Information, sensation et perception*. Paris: A. Colin.

Bisiach, E., Luzzatti, C., & Perani, D. (1979). Unilateral neglect, representational schema and consciousness. *Brain*, *102*(3), 609–618. https://doi.org/10.1093/brain/102.3.609

Cohen, J. (1988). Statistical power analysis for the behavioral sciences (2nd ed.). Hillsdale, NJ: Erlbaum

Colent, C., Pisella, L., Bernieri, C., Rode, G., & Rossetti, Y. (2000). Cognitive bias induced by visuo-motor adaptation to prisms. *NeuroReport*, *11*(9), 1899–1902. https://doi.org/10.1097/00001756-200006260-00019

Corballis, P. M. (2003). Visuospatial processing and the right-hemisphere interpreter. *Brain and Cognition*, *53*(2), 171–176. https://doi.org/10.1016/S0278-2626(03)00103-9

Dehaene, S., Bossini, S., & Giraux, P. (1993). The mental representation of parity and number magnitude. *Journal of Experimental Psychology: General*, *122*(3), 371–396. https://doi.org/10.1037/0096-3445.122.3.371

Faul, F., Erdfeldern, E., Lang, A-G., & Buchner, A. (2007). G*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. Behavior Research Methods, 39(2), 175-191. https://doi.org/10.1097/00001756-200005150-00031

Fierro, B., Brighina, F., Oliveri, M., Piazza, A., La Bua, V., Buffa, D., & Bisiach, E. (2000). Contralateral neglect induced by right posterior parietal rTMS in healthy subjects. *NeuroReport*, *11*(7), 1519–1521. https://doi.org/10.1097/00001756-200005150-00031

Fink, G. R., Marshall, J. C., Weiss, P. H., & Zilles, K. (2001). The neural basis of vertical and horizontal line bisection judgments: An fMRI study of normal volunteers. *NeuroImage*, *14*(1 II), 59–67. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0819

Fortis, P., Goedert, K. M., & Barrett, A. M. (2011). Prism adaptation differently affects motor-intentional and perceptual-attentional biases in healthy individuals. *Neuropsychologia*, *49*(9), 2718–2727. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.05.020

Gaser, C., & Schlaug, G. (2003). Brain structures differ between musicians and non-musicians. *The Journal of Neuroscience*, *23*(27), 9240–9245. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.23-27-09240.2003

Goedert, K. M., LeBlanc, A., Tsai, S.-W., & Barrett, A. M. (2010). Asymmetrical effects of adaptation to left and right shifting prisms depends on pre-existing attentional biases. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *16*(5), 795–804. https://doi.org/10.1017/S1355617710000597

Hall, D. A., & Plack, C. J. (2009). Pitch processing sites in the human auditory brain. *Cerebral Cortex*, *19*, 576–585. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn108

Herholz, S. C., Lappe, C., Knief, A., & Pantev, C. (2008). Neural basis of music imagery and the effect of musical expertise. *European Journal Of Neuroscience*, *28*, 2352–2360. https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2008.06515.x

Herlihey, T. A., Black, S. E., & Ferber, S. (2012). Terminal, but not concurrent prism exposure produces perceptual aftereffects in healthy young adults. *Neuropsychologia*, *50*(12), 2789–2795. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.08.009

Hyde, K. L., Peretz, I., & Zatorre, R. J. (2008). Evidence for the role of the right auditory cortex in fine pitch resolution. *Neuropsychologia*, *46*(2), 632–639. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.09.004

Ishihara, M., Revol, P., Jacquin-Courtois, S., Mayet, R., Rode, G., Boisson, D., Farnè, A., & Rossetti, Y. (2013). Tonal cues modulate line bisection performance: Preliminary evidence for a new rehabilitation prospect? *Frontiers in Psychology*, *4*(OCT), 1–10. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00704

Jewell, G., & McCourt, M. E. (2000). Pseudoneglect: A review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia*, *38*(1), 93–110. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00045-7

Kamath, U., Liu, J., & Whitaker, J. (2019). *Deep learning for NLP and speech recognition*. Cham: Springer.

Kornheiser, A. S. (1976). Adaptation to laterally displaced vision: A review. *Psychological Bulletin*, *83*(5), 783–816. https://doi.org/10.1037/0033-2909.83.5.783

Lidji, P., Kolinsky, R., Lochy, A., & Morais, J. (2007). Spatial associations for musical stimuli: A piano in the head? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *33*(5), 1189–1207. https://doi.org/10.1037/0096-1523.33.5.1189

Liégeois-chauvel, C., Giraud, K., Badier, J., Marquis, P., & Chauvel, P. (2001). Intracerebral evoked potentials in pitch perception reveal a functional asymmetry of the human auditory cortex. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *930*, 117–132.

https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2001.tb05728.x

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., & Bradshaw, J. L. (2008). Left to right: Representational biases for numbers and the effect of visuomotor adaptation. *Cognition*, *107*(3), 1048–1058. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.09.007

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., Chapman, H. L., & Bradshaw, J. L. (2009). Pseudoneglect for the bisection of mental number lines. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *62*(5), 925–945. https://doi.org/10.1080/17470210802305318

Longo, M. R., & Lourenco, S. F. (2007). Spatial attention and the mental number line: Evidence for characteristic biases and compression. *Neuropsychologia*, *45*(7), 1400–1407. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.11.002

McCourt, M. E., & Jewell, G. (1999). Visuospatial attention in line bisection: Stimulusmodulation of pseudoneglect. *Neuropsychologia*, *37*(7), 843–855. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(98)00140-7

Michel, C. (2006). Simulating unilateral neglect in normals : Myth or reality? *Restorative Neurology and Neuroscience, 24*(4-6), 419-430.

Michel, C. (2016). Beyond the sensorimotor plasticity: Cognitive expansion of prism adaptation in healthy individuals. *Frontiers in Psychology*, *6*(JAN), 1–7. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01979

Michel, C., Bonnet, C., Podor, B., Bard, P., & Poulin-Charronnat, B. (2019). Wearing prisms to hear differently: After-effects of prism adaptation on auditory perception. *Cortex*, *115*, 123–132. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.01.015

Michel, C., Pisella, L., Halligan, P. W., & Luaute, J. (2003). Simulating unilateral neglect in normals using prism adaptation : Implications for theory. *Neuropsychologia*, *41*, 25–39. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00135-5

Michel, C., Rossetti, Y., Rode, G., & Tilikete, C. (2003). After-effects of visuo-manual adaptation to prisms on body posture in normal subjects. *Experimental Brain Research*, *148*(2), 219–226. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1294-3

Milner, A. D., Brechmann, M., & Pagliarini, L. (1992). To halve and to halve not: An analysis of line bisection judgements in normal subjects. *Neuropsychologia*, *30*(6), 515–526. https://doi.org/10.1016/0028-3932(92)90055-Q

Nicholls, M. E. R., Kamer, A., & Loftus, A. M. (2008). Pseudoneglect for mental alphabet lines is affected by prismatic adaptation. *Experimental Brain Research*, *191*(1), 109–115.

https://doi.org/10.1007/s00221-008-1502-x

Nicholls, M. E. R., & Loftus, A. M. (2007). Pseudoneglect and neglect for mental alphabet lines. *Brain Research*, *1152*(1), 130–138. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2007.03.036

Redding, G. M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: A tutorial in theory and method. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *29*(3), 431–444. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.12.004

Redding, G. M., & Wallace, B. (1996). Adaptive spatial alignment and strategic perceptual-motor control. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *22*(2), 379–394. https://doi.org/10.1037//0096-1523.22.2.379

Redding, G. M., & Wallace, B. (1997). Prism adaptation during target pointing from visible and nonvisible starting locations. *Journal of Motor Behavior*, *29*(2), 119–130. https://doi.org/10.1080/00222899709600827

Rusconi, E., Kwan, B., Giordano, B. L., Umiltà, C., & Butterworth, B. (2006). Spatial representation of pitch height: The SMARC effect. *Cognition*, *99*(2), 113–129. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2005.01.004

Schintu, S., Martín-arévalo, E., Vesia, M., Rossetti, Y., Salemme, R., Pisella, L., Farnè, A., & Reilly, K. T. (2016). Modulates corticospinal excitability across hemispheres when combined with prism adaptation. *Neural Plasticity*. https://doi.org/10.1155/2016/5716179

Schneider, P., Scherg, M., Dosch, H. G., Specht, H. J., Gutschalk, A., & Rupp, A. (2002). Morphology of Heschl's gyrus reflects enhanced activation in the auditory cortex of musicians. *Nature Neuroscience*, *5*(7), 688–694. https://doi.org/10.1038/nn871

Stevens, S. S., Volkmann, J., & Newman, E. B. (1937). A Scale for the measurement of the psychological magnitude pitch. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *8*(3), 185–190. https://doi.org/10.1121/1.1915893

Stratton, G. (1896). Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image. *Psychological Review*, *3*(6), 611–617. https://doi.org/10.1037/h0072918

Zago, L., Petit, L., Jobard, G., Hay, J., Mazoyer, B., Tzourio-Mazoyer, N., Karnath, H.-O., & Mellet, E. (2017). Pseudoneglect in line bisection judgement is associated with a modulation of right hemispheric spatial attention dominance in right-handers. *Neuropsychologia*, *94*(March 2016), 75–83. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.11.024

Zatorre, R. J. (1998). Functional specialization of human auditory cortex for musical processing. *Brain*, *121*(10), 1817–1818. https://doi.org/10.1093/brain/121.10.1817

Zatorre, R. J., & Belin, P. (2001). Spectral and temporal processing in human auditory cortex. *Cerebral Cortex*, *11*, 946–953. https://doi.org/1047–3211/01/$4.00

Zatorre, R. J., Chen, J. L., & Penhune, V. B. (2007). When the brain plays music: Auditory-motor interactions in music perception and production. *Nature Reviews Neuroscience*, *8*(7), 547–558. https://doi.org/10.1038/nrn2152

Zorzi, M., Priftis, K., Meneghello, F., Marenzi, R., & Umiltà, C. (2006). The spatial representation of numerical and non-numerical sequences: Evidence from neglect. *Neuropsychologia*, *44*(7), 1061–1067. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.10.025

Zwicker, E., & Fastl, H. (1990). *Psychoacoustics : Facts and models* (2nd ed.; Springer-Verlag, ed.). Berlin: Springer.

Zwicker, E., & Feldtkeller, R. (1981). *Psychoacoustique : l'Oreille, récepteur d'information*. Paris: Masson.

1.2. Synthèse

Lors de cette première étude, nous avons exploré la façon dont les fréquences auditives sont mentalement représentées dans un large spectre auditif, à l'aide de la tâche de jugement de bissection d'intervalles auditifs, chez des musiciens et des non-musiciens. Un biais de pseudonégligence auditive, qui se traduit par une estimation du centre de l'intervalle auditif dirigé vers les basses fréquences auditives, a été observé au sein des intervalles aigus quelle que soit l'expertise musicale des participants. L'orientation de l'attention vers la partie gauche de l'espace conjointement à l'association entre les basses fréquences auditives et la partie gauche de l'espace pourraient justifier ce biais de réponse. Une raison perceptive pourrait expliquer l'absence de pseudonégligence auditive au sein de l'intervalle auditif le plus grave. Les fréquences auditives peuvent être exprimées physiquement en Hertz (Hz) ou perceptivement en Mel. Physiquement, tous les intervalles de cette étude ont la même étendue. Perceptivement, l'intervalle le plus grave est plus large que les intervalles plus aigus et sa perception correspond davantage à l'expression physique, rendant potentiellement la tâche auditive plus compliquée. La possible difficulté à discriminer les fréquences auditives de l'intervalle le plus grave a pu masquer l'expression de la pseudonégligence.

Nous avons observé une modulation de la représentation mentale des fréquences auditives après adaptation prismatique de déviation optique gauche. Observés au sein des deux intervalles considérés comme aigus, ces effets consécutifs se traduisent par une augmentation de la perception de sons comme étant graves et un déplacement du centre auditif subjectif vers les hautes fréquences. Toutefois, ces effets se produisent sous certaines conditions, notamment chez les non-musiciens pour qui la tâche auditive doit être simplifiée et rendue plus explicite par rapport aux musiciens. L'entrainement musical serait à l'origine de ces divergences puisqu'il permettrait une capacité supérieure de traitement de la hauteur du son et une meilleure représentation mentale horizontale des fréquences auditives, en comparaison aux non-musiciens qui privilégieraient la stratégie de *feeling* pendant la discrimination auditive.

Cette étude est la première à montrer des modulations de la représentation mentale des fréquences auditives d'un spectre auditif élargi après adaptation prismatique de déviation optique gauche. Elle permet également de rendre compte de l'importance à utiliser l'unité perceptive Mel lors de paradigmes expérimentaux auditifs afin d'être en adéquation avec la perception naturelle de l'oreille humaine.

2. ÉTUDE 2

Adaptation prismatique verticale visuomanuelle : Effets consécutifs sur les représentations de fréquence auditive et visuospatiale

Visuomanual vertical prism adaptation: Aftereffects on visuospatial and auditory frequency representations

Clémence Bonnet, Bénédicte Poulin-Charronnat, Vincent Ardonceau, Cyril Sirandré, Patrick Bard, and Carine Michel

Soumis dans Frontiers In Psychology

2.1. Résumé

Les effets consécutifs sensorimoteurs ont largement été étudiés après adaptation prismatique latérale mais pas après adaptation prismatique verticale. Il est donc bien connu que l'adaptation prismatique latérale produit des effets consécutifs sur la représentation visuospatiale et, récemment, sur la perception auditive. La présente étude visait à explorer les effets consécutifs sensorimoteurs de l'adaptation prismatique verticale ainsi que les effets consécutifs sur la représentation visuospatiale verticale (Expérience 1) et sur la représentation des fréquences auditives (Expérience 2). La procédure expérimentale était similaire dans les deux expériences : avant et après adaptation prismatique à une déviation optique vers le haut ou vers le bas, les participants ont réalisé une tâche de pointage en boucle ouverte et une tâche de bissection perceptive visuelle (Expérience 1) ou auditive (Expérience 2). Dans la tâche visuelle, les participants devaient indiquer s'ils percevaient la bissection plus haut ou plus bas que le centre réel d'une ligne verticale. Dans la tâche auditive, les participants devaient indiquer s'ils percevaient la fréquence auditive cible plus proche de la limite inférieure ou supérieure d'un intervalle auditif. Concernant les effets consécutifs sensorimoteurs, les erreurs de pointage ont été calculées au moyen d'un écran tactile vertical. Concernant les tâches de bissection perceptive, nous avons mesuré le pourcentage de réponses 'bas' (Expérience 1) ou 'grave' (Expérience 2) et nous avons calculé le centre subjectif visuel (Expérience 1) ou auditif (Expérience 2) pour chaque participant. Les analyses statistiques ont été réalisées séparément pour chaque déviation optique dans chaque expérience. Des effets consécutifs sensorimoteurs ont été observés dans les deux expériences, dans la direction opposée à la déviation optique. Aucun effet consécutif ne s'est produit dans la représentation visuospatiale, tandis que le pourcentage de réponses 'grave' et le centre subjectif auditif ont augmenté de manière significative après adaptation prismatique à une déviation optique vers le bas. Contrairement aux effets consécutifs de l'adaptation prismatique latérale qui ont été précédemment montrés à la fois dans la représentation visuospatiale horizontale et dans la représentation des fréquences auditives, les effets consécutifs de l'adaptation prismatique verticale se sont produits dans la représentation des fréquences auditives mais pas dans la représentation visusospatiale verticale. Ces résultats suggèrent que les adaptations prismatiques verticale et latérale partagent un substrat commun dédié à la modalité auditive (probablement le cortex temporal) et que l'adaptation verticale n'agit pas sur le substrat neuronal de la représentation visuospatiale verticale.

Visuomanual vertical prism adaptation: Aftereffects on visuospatial and auditory frequency representations

Clémence Bonnet[1], Bénédicte Poulin-Charronnat[2], Vincent Ardonceau[1], Cyril Sirandré[1], and Carine Michel[1]

[1]INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon, France

[2]LEAD, CNRS UMR5022, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France

Author Note

Vincent Ardonceau, Clémence Bonnet, Carine Michel, and Cyril Sirandré, INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon, France; Bénédicte Poulin-Charronnat, Université Bourgogne Franche-Comté, LEAD – CNRS UMR5022, Université de Bourgogne, Pôle AAFE, 11 Esplanade Erasme, 21000 Dijon, France.

Correspondence concerning this article should be addressed to Clémence Bonnet, INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon, France

E-mail: clemence.bonnet@u-bourgogne.fr

1. ABSTRACT

Sensorimotor aftereffects have been widely studied after lateral prism adaptation but not after vertical prism adaptation. It is thus well known that lateral prism adaptation produces aftereffects on visuospatial representation and, recently, on auditory perception. The present study aimed to explore sensorimotor aftereffects of vertical prism adaptation as well as its aftereffects on vertical visuospatial representation (Experiment 1) and on auditory frequency representation (Experiment 2). The experimental procedure was similar in both experiments: before and after prism adaptation to an upward or a downward optical deviation, healthy young participants performed an open-loop pointing task and a visual (Experiment 1) or an auditory (Experiment 2) perceptual bisection task. In the visual task, participants had to indicate if they perceived the bisection higher or lower than the true center of a line. In the auditory task, participants had to indicate if they perceived the target auditory frequency closer to the low or to the high limit of an auditory interval. For sensorimotor aftereffects, the pointing errors were computed by means of a vertical touchscreen. For the perceptual bisection tasks, we measured the percentage of 'down' (Experiment 1) or 'low' responses (Experiment 2), and we computed the visual (Experiment 1) or the auditory (Experiment 2) subjective center for each participant. Statistical analyses were carried out separately for each optical deviation in each experiment. Sensorimotor aftereffects were observed in both experiments, in the opposite direction to the optical deviation (all *ps* < .01). No significant aftereffects occurred on visuospatial representation (all *ps* > .50), whereas the percentage of 'low' responses and the auditory subjective center significantly increased after adaptation to a downward optical deviation (all *ps* < .05). Unlike lateral prism adaptation aftereffects that have been previously shown in both visuospatial horizontal representation and auditory frequency representation, aftereffects of vertical prism adaptation occurred in the auditory frequency representation but not in the vertical visuospatial representation. These results suggest that both vertical and lateral prism adaptations share a common substrate dedicated to the auditory modality (probably the temporal cortex) and that vertical adaptation does not act on neural substrate of vertical visuospatial representation.

Keywords: Vertical prism adaptation; Auditory frequency representation; Visual vertical representation; Sensorimotor plasticity; Crossmodal aftereffects

2. INTRODUCTION

Since the end of the 19th century researchers used lateral prism adaptation, which consists of pointing to visual targets while wearing prisms that shift the visual field laterally (i.e., leftward or rightward), in order to study sensorimotor adaptation (for a review see Kornheiser, 1976). This experimental paradigm consists of three successive steps: measurement of baseline performance (i.e., pretest); exposure to prisms; measurement of aftereffects (i.e., posttest). Before prism exposure, the participants correctly reach the visual target. At the beginning of exposure, participants make pointing errors in the direction of the optical deviation. As the prismatic exposure progresses, participants gradually correct their errors until they perform an accurate behavior. At prism removal, pointing errors are shifted in the opposite direction of the optical deviation (e.g., Redding et al., 2005). These sensorimotor aftereffects, which testify of sensorimotor adaptation, can be explained by visual, proprioceptive, and motor control changes (for a review see Kornheiser, 1976).

Beyond the sensorimotor level, aftereffects of prism adaptation extend to cognition (for reviews see Michel, 2006, 2016). The term 'cognition' refers to a large panel of our mental abilities, independent of the visuomanual coordination directly involved in the development of prism adaptation. For instance, cognitive aftereffects are key in attention, judgment, or spatial representation. The latter, which corresponds to a mental image of the space mapped across the brain, is classically assessed by the line-bisection task. In its manual version, the participants place a mark at the center of a horizontal line; in its perceptual version (i.e., Landmark task), the participants have to judge whether a horizontal line is transected to the left or to the right of its true center. Neglect patients, who present an inability to signal, respond, or orient toward contralesional stimuli after a right-hemispheric stroke (e.g., Heilman et al., 2000), typically bisect horizontal lines to the right of the veridical center. They show a mental underrepresentation of the left part of space and an overrepresentation of the right part of space (e.g., Milner and Harvey, 1995). Healthy participants tend to bisect horizontal lines to the left of the veridical center; this phenomenon is called 'pseudoneglect' in reference to neglect patient behavior (Bowers and Heilman, 1980; McCourt and Jewell, 1999). In other terms, healthy people exhibit a mental overrepresentation of the left part of space and an underrepresentation of the right part of space. Pseudoneglect is due to the dominance of the right hemisphere in visuospatial processes (e.g., Zago et al., 2017), and its magnitude varies not

only between individuals but also according to several factors such as age, presence of lateralized cues, spatial location, and length of the line (Milner et al., 1992; Jewell and McCourt, 2000).

Colent and collaborators (2000) were the first to show a modulation of pseudoneglect following prism adaptation: after adaptation to a leftward optical deviation, pseudoneglect became a neglect-like behavior with a mental overrepresentation of the right part of space and an underrepresentation of the left part of space. This representational aftereffect has been replicated many times in the lateral dimension (McCourt and Olafson, 1997; Berberovic and Mattingley, 2003; Michel et al., 2003; Fortis et al., 2011; Schintu et al., 2014, 2017; Michel and Cruz, 2015).

Spatial representation is not restricted to explicitly spatial elements (e.g., visual stimuli) but it extends to implicitly spatially valued elements. For instance, in the visual modality, numbers have been demonstrated to be spatially represented along a mental horizontal line: small numbers (e.g., 1, 2, 3) are associated with the left part of the line, and large numbers (e.g., 18, 19, 20) are associated with the right part of the line (Dehaene et al., 1993). When healthy participants have to estimate the center between two numbers, they show a pseudoneglect bias toward the smaller numbers (i.e., stimuli spatially represented in the left part of space; Longo and Lourenco, 2007; Loftus et al., 2008, 2009). Similarly to the line-bisection task, prism adaptation to a leftward optical deviation shifts this numerical bias toward the larger numbers (i.e., represented in the right part of space; Loftus et al., 2008). In the auditory modality, frequencies are also spatially represented along a mental horizontal line and along a mental vertical line: low auditory frequencies are associated with the left and the lower parts of space, and high auditory frequencies are associated with the right and the upper parts of space (Rusconi et al., 2006; Lidji et al., 2007; Ishihara et al., 2013). Musical expertise also influences the spatial association of auditory frequencies: horizontal and vertical associations are automatic for musicians, whereas vertical association is rather privileged by nonmusicians. The horizontal association of auditory frequencies is present in nonmusicians in explicit condition exclusively (i.e., task with simple pure tones and explicit instruction; Lidji et al., 2007). Recently, two studies demonstrated aftereffects of prism adaptation in auditory frequency representation (Michel et al., 2019; Bonnet et al., 2021). These authors used the auditory interval bisection judgment task in which participants had to judge if a pure tone is closer to

the low or the high limit of an auditory interval. Initially, participants presented an auditory pseudoneglect toward lower auditory frequencies, which was shifted toward higher auditory frequencies after prism adaptation to a leftward optical deviation. Even if these results occurred regardless of musical expertise, aftereffects were more marked in musicians (Bonnet et al., 2021). This contrast would be due to a greater ease for musicians to horizontally represent the auditory frequencies in relation to nonmusicians who favor a vertical representation of auditory frequencies.

To the best of our knowledge, investigations about vertical prism adaptation are rare. The oldest research works as well as those carried out in the last twenty years aimed to study mainly the lateral dimension. Consequently, the majority of studies showed sensorimotor and cognitive aftereffects of lateral prism adaptation of healthy subjects (for a review see Michel, 2016) and neglect patients (for a review see Jacquin-Courtois et al., 2013). At a representational level (i.e., without prism adaptation), studies which have investigated vertical line-bisection task, showed an initial bias above the veridical center toward the upper part of space (e.g., Drain and Reuter-Lorenz, 1996; McCourt and Olafson, 1997; Fink et al., 2001; Suavansri et al., 2012; Falchook et al., 2013; Churches et al., 2017; Chieffi et al., 2019). Called altitudinal pseudoneglect, this bias testifies to an overrepresentation of the upper part of space and an underrepresentation of the lower part of space. At a sensorimotor level, Bultitude, Rafal, and Tinker (2012) showed significant sensorimotor aftereffects only after vertical prism adaptation to an upward optical deviation. The present study then aimed (1) to further investigate aftereffects of vertical prism adaptation on sensorimotor performance (Experiments 1 and 2), as well as (2) on visual vertical space representation (Experiment 1) and (3) on auditory frequency representation (Experiment 2).

First, if we consider symmetrical sensorimotor aftereffects following lateral prism adaptation, we assume that vertical prism adaptation to both upward and downward optical deviations produce sensorimotor aftereffects. However, based on the study of Bultitude et al. (2012) that showed significant sensorimotor aftereffects only after vertical prism adaptation to an upward optical deviation, it is also possible to observe asymmetrical sensorimotor aftereffects in the present investigation.

In a second time, the present study explored vertical visual space representation with a vertical line-bisection task in healthy participants, and the aftereffects of vertical prism

adaptation on this representation. According to the literature, we expect to observe an initial upward estimation bias of the center of the vertical line (i.e., altitudinal pseudoneglect; e.g., Fink et al., 2001). With reference to the aftereffects of lateral prism adaptation on the lateral line-bisection task, we expect to observe asymmetrical aftereffects (i.e., only one optical deviation acts on vertical spatial representation), depending on the presence of pseudoneglect (Goedert et al., 2010). According to these observations, we predict a shift of the initial altitudinal bias toward the lower part of space following prism adaptation to an upward optical deviation.

Finally, this study investigated the aftereffects of vertical prism adaptation on auditory frequency representation. We expect to replicate results of two recent studies, which showed an auditory pseudoneglect toward the lower auditory frequencies (Michel et al., 2019; Bonnet et al., 2021). As for the visual modality and because it was the case for lateral prism adaptation, we assume asymmetrical aftereffects of vertical prism adaptation on performance in auditory interval bisection judgments. More precisely, we hypothesize a shift of the initial auditory pseudoneglect toward higher auditory frequencies following prism adaptation to a downward optical deviation. We predict a dissociation of the aftereffects of vertical prism adaptation between the representation of the vertical visual space (i.e., aftereffect after adaptation to an upward optical deviation) and the representation of auditory frequencies (i.e., aftereffect after adaptation to a downward optical deviation).

3. EXPERIMENT 1 – VISUOSPATIAL REPRESENTATION

All research procedures complied with the Declaration of Helsinki (1964) and were approved by the French ethical committee for the research in sports science (IRB00012476-2021-05-02-82).

3.1. Material and methods

3.1.1. Sample size estimation

We used an a priori power analysis to define the sample size estimation according to the data of the published study of Colent et al. (2000)—$N = 7$ for each optical deviation—which is faithful to the main aim of Experiment 1. The study compared the left and right responses collected with a horizontal Landmark task in pretest to those obtained in posttest after prism adaptation to a leftward or a rightward optical deviation. Based on the mean subjective centers

of the test phases for the leftward optical deviation (Pretest: *M* = 123.98, *SD* = 1.00; Posttest: *M* = 125.10, *SD* = 1.20), the effect size of this study was estimated to d = 0.98. An a priori analysis for a dependent t-test comparison with α = 0.05 and power = 0.80, indicated a required sample size equal to *N* = 8 with the effect size mentioned above (G*Power; Faul et al., 2007). The current proposed sample sizes of *N* = 12 in one group and *N* = 11 in the other group are higher than the required sample size obtained by the a priori analysis.

3.1.2. Participants

Twenty-three healthy young adults participated in Experiment 1 (12 women, 11 men; age: 20-28 years; *M* = 22.65 years, *SD* = 2.50). They had normal or corrected-to-normal vision and, except two ambidextrous, they were all right-handed (*M* = 0.70; *SD* = 0.30). Before beginning the experiment, each participant provided a written consent after having received information notes. The participants were randomly allocated to prism adaptation to an upward or a downward optical deviation group (upward group: 12 participants; downward group: 11 participants). All participants were naive as to the purpose of the experiment and prism adaptation, and they were debriefed after the experiment.

3.1.3. Design and experimental set-up

Each participant took part in a one-hour testing session, which was divided as follows: completion of questionnaires; preadaptation Landmark task; preadaptation open-loop pointing task; prism adaptation; postadaptation open-loop pointing task; postadaptation Landmark task; late-adaptation open-loop pointing task (to ensure that sensorimotor aftereffects were maintained until the end of the experiment).

The participants were seated face to a touchscreen (length: 924 mm, width: 520 mm) on a stool adjustable in height, at a viewing distance of 45 cm (see Figure 1). They kept their head in a chin rest to ensure that gaze was aligned with the touchscreen center throughout all test phases. During the Landmark task, the participant kept their hands on knees. During the pointing tasks, the experimenter placed the participants' right index either on the upper end of the chin rest stem (open-loop pointing task) or on the wavy surface laterally under the chin rest (prism adaptation); in both cases, the initial position of the right hand was never visible by the participant.

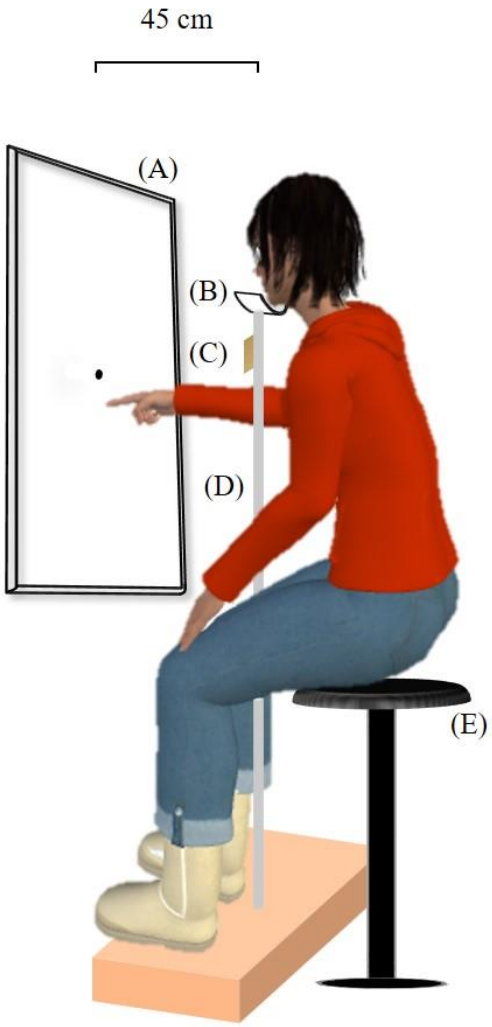


FIGURE 1. Experimental set-up. Participants were seated on a stool adjustable in height face to a touchscreen whose center was aligned with their gaze, throughout all test phases. The square bracket depicts the touchscreen-gaze distance of 45 cm; (A): touchscreen; (B): chin rest; (C): wavy surface; (D): chin rest stem; (E): stool adjustable in height.

3.1.4. Landmark task

Participants performed a perceptual line-bisection task before and after prism adaptation. A series of vertical black lines against a white background was displayed centrally on the touchscreen—the center of the line was aligned with the participants' gaze in their median sagittal plane. Each line was 250 mm long and 1 mm thick, and bisected by a 4 mm horizontal line, 1 mm thick, at either true center or 2, 4, 6, 8, 10, 12 mm above or below the true center (i.e., 13 bisections). For each bisected line, the participants had to indicate if they perceived the bisection higher or lower than the true center of the line. They could not say that the bisection was in the line center, even if they felt that it was the case (i.e., forced-choice judgment). They orally gave their responses that were recorded by the experimenter. The lines

appeared successively, and a plain anthracite gray screen was displayed between each line to avoid interference effects from one line to the other. Each bisected line was presented eight times across eight blocks (i.e., 104 stimuli) in a pseudorandomized order (i.e., not two consecutive same bisected lines). Because decreased alertness can bias line-bisection performance, as it has been observed in lateral dimension (Dufour et al., 2007), participants took a break of few seconds between each block.

3.1.5. Open-loop pointing task

To check the effective development of adaptation, sensorimotor aftereffects were measured using the open-loop pointing task (i.e., without visual control during movement execution). The task was built as a vertical equivalent of the standard visuomanual open-loop pointing task in the horizontal plane (e.g., Colent et al., 2000). Participants were asked to look at the single sagittal visual target (black dot, diameter: 6 mm) displayed on the touchscreen, and then to point to this target by keeping the eyes closed. To avoid deadaptation, the experimenter passively placed the participant's right index on the starting position before each trial, and the participants kept their eyes closed. Ten trials were performed before prism adaptation, immediately after prism removal, and after the completion of the postadaptation Landmark task.

3.1.6. Prism adaptation

The vertical prism adaptation task was conceived based on the classical procedure used in the horizontal orientation (e.g., Rossetti et al., 1998; Berberovic and Mattingley, 2003). Immediately following the preadaptation open-loop pointing task, participants wore optical wedge-prisms, which vertically displaced the visual field by 15° upwards or downwards. Nine colored visual targets (diameter: 6 mm; interdot spaces: 4 cm) were vertically displayed on the vertical touchscreen, with the central target matched with the touchscreen center, aligned 45 cm from the starting point and with the participants' eyes. Four targets were placed on each side of the central target. For approximatively 17 min, the experimenter told to the participants on which target to point as quickly and as accurately as possible. The pointing movements were performed in blocks (i.e., four blocks of 81 pointing movements each, for a total of 324 pointing movements); each block was composed of random pointings of all targets, orally indicated by the experimenter. At the end of each movement, the participants returned their right index to

the starting position [see Figure 1 (C): wavy surface]. To ensure optimal development of adaptation, vision of the starting position of the hand was occluded (Redding and Wallace, 1997). When the prism adaptation phase was achieved, the participants closed their eyes, and the experimenter removed the prism goggles.

3.1.7. Data analyses

3.1.7.1. Open-loop pointing task

To appraise sensorimotor aftereffects, angular pointing errors from the sagittal target were measured in degrees: downward errors were expressed in negative values and upward errors in positive values. In order to compare the magnitude of sensorimotor aftereffects between both optical deviations, we computed the absolute value of the difference between posttest and pretest (i.e., Posttest – Pretest; immediate aftereffects), and between late-test and pretest (i.e., Late-test – Pretest; late aftereffects).

3.1.7.2. Landmark task

In the Landmark task, we computed the percentage of trials on which participants indicated that the transector was below the perceived line midpoint. This percentage of 'low' responses provides the proportion of transectors perceived as located in the lower part of the line and gives an approximate estimation of the visual subjective center. A weak percentage of 'low' responses corresponds to a subjective visual center lower than the objective visual center; in contrast, a large percentage of 'low' responses corresponds to a subjective visual center higher than the objective visual center. The second computed parameter was the subjective visual center precisely defined by fitting the data with a sigmoid function. The subjective center of the vertical line is the line location for which participants provided 50% of 'low' responses and 50% of 'high' responses.

3.1.8. Statistical analysis

In each experiment, separate statistical analyses were carried out for each optical deviation in order to investigate aftereffects of vertical prism adaptation according to the optical deviation. The analyses were achieved with Statistica software (version 13.3) and effect sizes were computed with JASP software (version 0.11.1); the threshold for statistical significance was set to $\alpha = 0.05$. Because data followed the normal distribution (Shapiro-Wilk:

all *ps* > 0.05), we used parametric tests. In order to assess a potential initial performance bias, we used a one sample *t* test to compare data obtained in pretest to reference values (i.e., comparison to 0 for the open-loop pointing tasks; comparison to 50 for the percentage of 'low' responses; comparison to the objective center for the subjective center). For the open-loop pointing task, a repeated measures ANOVA and, if necessary, Bonferroni post hoc comparisons were performed. For the Landmark task, we used *t* tests to compare posttest to pretest for the percentage of 'low' responses as well as the subjective center.

3.2. Results

3.2.1. Open-loop pointing task: sensorimotor aftereffects

3.2.1.1. Adaptation to an upward optical deviation

In pretest, the average pointing error was significantly lower than the midsagittal visual target [$t(11) = -2.934$, $p = 0.014$, $d = -0.847$] (see Figure 2A). A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor showed a significant effect of Session [$F(2, 22) = 33.120$, $p < 0.001$, $\eta p^2 = 0.751$]. Compared to pretest, the pointing performance was significantly shifted toward the lower part of space in posttest (Bonferroni post hoc comparison: $p < 0.001$) and in late-test (Bonferroni post hoc comparison: $p < 0.001$). All participants remained adapted until the end of the experiment.

3.2.1.2. Adaptation to a downward optical deviation

In pretest, the average pointing error was significantly lower than the midsagittal visual target [$t(10) = -4.181$, $p = 0.002$, $d = -1.261$] (see Figure 2B). A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor showed a significant effect of Session [$F(2, 20) = 82.104$, $p < 0.001$, $\eta p^2 = 0.891$]. Compared to pretest, the pointing performance was significantly shifted toward the upper part of space in posttest (Bonferroni post hoc comparison: $p < 0.001$) and in late-test (Bonferroni post hoc comparison: $p < 0.001$). All participants remained adapted until the end of the experiment.

3.2.1.3. Magnitude of sensorimotor aftereffects: upward versus downward optical deviation

The performance in pretest did not differ between both groups of optical deviation [$t(21) = 0.148$; $p = 0.884$]. The magnitude of the aftereffects in posttest was significantly higher after prism adaptation to a downward optical deviation in comparison to prism adaptation to

an upward optical deviation [$t(21) = -2.542$, $p = 0.019$, $d = 1.061$]. In late-test, the magnitude of aftereffects did not significantly differ between both optical deviations [$t(21) = -1.636$, $p = 0.117$] (see Figure 2C).

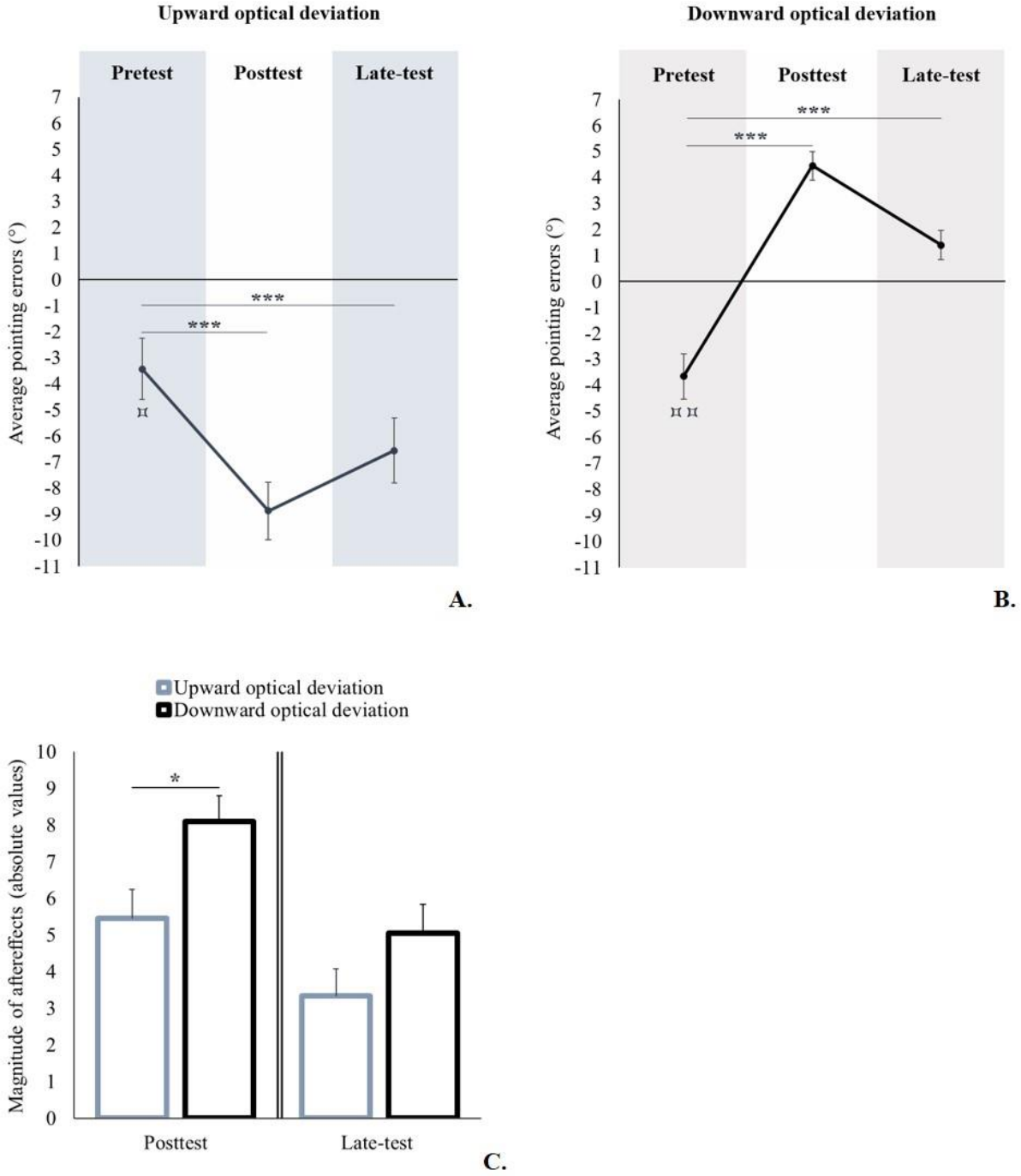


FIGURE 2. Sensorimotor aftereffects of vertical prism adaptation. Panel (A) displays sensorimotor aftereffects before (Pretest), immediately after (Posttest) an upward optical deviation, and at the end of the experiment (Late-test); Panel (B) displays sensorimotor aftereffects before (Pretest), immediately after (Posttest) a downward optical deviation, and at the end of the experiment (Late-test); Panel (C) displays the absolute values of sensorimotor aftereffects after an upward prism adaptation *versus* a downward prism adaptation in posttest (left part), and in late-test (right part). * $p < 0.05$; *** $p < 0.001$. Comparison of pretest to 0: ¤ $p < 0.05$; ¤ ¤ $p < 0.01$.

3.2.2. Landmark task: cognitive aftereffects

3.2.2.1. Comparison in pretest between both groups of optical deviation

Percentages of 'low' responses. In pretest, the mean percentages of 'low' responses did not significantly differ between both groups of optical deviation [$t(21) = -1.321$, $p = 0.201$].

Subjective visual center. In pretest, the mean subjective visual center was not significantly different between both groups of optical deviation [$t(21) = -1.125$, $p = 0.273$].

3.2.2.2. Adaptation to an upward optical deviation

Percentages of 'low' responses. In pretest, the mean percentages of 'low' responses did not significantly differ from 50% [$t(11) = -1.203$, $p = 0.254$]. When the posttest was compared to the pretest, no significant difference was observed [$t(11) = -0.295$, $p = 0.773$] (see Figure 3A).

Subjective visual center. The mean subjective visual center was not significantly different from 0 in pretest [$t(11) = 1.336$, $p = 0.208$]. When the posttest was compared to the pretest, no significant difference was observed [$t(11) = -0.088$, $p = 0.931$] (see Figure 3C).

3.2.2.3. Adaptation to a downward optical deviation

Percentages of 'low' responses. In pretest, the mean percentages of 'low' responses was significantly higher than 50% [$t(10) = 2.341$, $p = 0.041$, $d = 0.706$]. When the posttest was compared to the pretest, no significant difference was observed [$t(11) = -0.432$, $p = 0.675$] (see Figure 3B).

Subjective visual center. The mean subjective visual center was significantly higher than 0 in pretest [$t(10) = 2.241$, $p = 0.049$, $d = 0.676$]. When the posttest was compared to the pretest, no significant difference was observed [$t(11) = -0.334$, $p = 0.745$] (see Figure 3D).

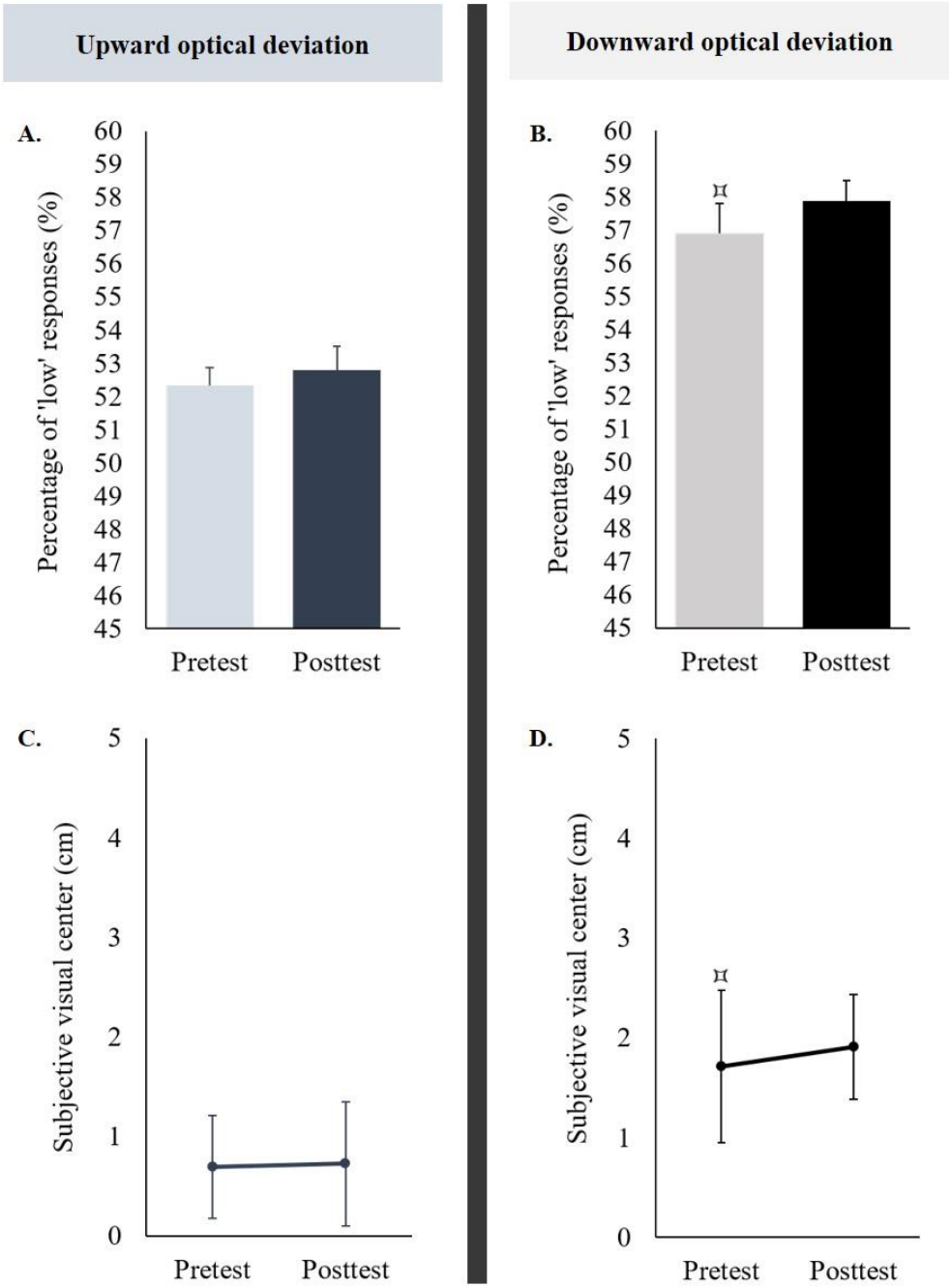


FIGURE 3. Aftereffects of vertical prism adaptation on visuospatial representation. Data obtained in the group using an upward optical deviation are represented in the left part; data obtained in the group using a downward prism adaptation are represented in the right part. Panel (A) and Panel (B) display the percentage of 'low' responses before (pretest) and after (posttest) vertical prism adaptation; Panel (C) and Panel (D) display the subjective visual center before (pretest) and after (posttest) vertical prism adaptation. Pretest was compared to 50 [for the percentage of 'low' responses; Panel (A) and Panel (B)] or to 0 [i.e., objective visual center; Panel (C) and Panel (D)]: ¤ $p < 0.05$.

3.3. Discussion of Experiment 1

Four main results emerge from Experiment 1. First, an initial sensorimotor bias directed toward the lower part of space was observed in most of the participants, who made downward

pointing errors during the open-loop pointing task (i.e., without visual feedback). This bias could be explained by the influence of gravity, a downwardly attractive force (White et al., 2020), which likely modifies the direction of the arm movement toward the ground during the pointing task.

Second, vertical prism adaptation to an upward optical deviation exacerbated the initial sensorimotor bias, whereas vertical prism adaptation to a downward optical deviation shifted the initial bias toward the higher part of space. For the first time, we demonstrated sensorimotor aftereffects after vertical prism adaptation to both optical deviations, as it is usually observed after lateral prism adaptation.

Third, an initial representational bias directed toward the higher part of the visual space was observed during the Landmark task. Named altitudinal bias, this result is consistent with previous studies, which investigated the vertical visual representation by means of line-bisection tasks, as well as in its manual form (Falchook et al., 2013; Churches et al., 2017; Chieffi et al., 2019), and in its perceptual form (McCourt and Olafson, 1997; Fink et al., 2001), as it was the case in the present study.

Finally, adaptation to a vertical prism adaptation did not affect the visuospatial representation, regardless the optical deviation used. This result differs from those observed after lateral prism adaptation to a leftward optical deviation, which shifted the subjective center of healthy participants toward the right part of space (e.g., Colent et al., 2000; Berberovic and Mattingley, 2003; Michel et al., 2003; Michel, 2016).

Altogether, the results of Experiment 1 were the first demonstration of sensorimotor aftereffects after vertical prism adaptation to both optical deviations, which reversed or exacerbated the sensorimotor bias initially directed toward the lower part of space. However, vertical prism adaptation did not affect visuospatial representation, which was initially biased toward the upper part of space. We failed to observe vertical prism adaptation aftereffects on visuospatial representation. However, before concluding on an absence of aftereffects of vertical prism adaptation it is necessary to assess whether vertical prism adaptation aftereffects can be observed on spatially valued elements in other modalities which, as visuospatial representation, have been also shown to be sensitive to lateral prism adaptation. In Experiment 2, the Landmark task was replaced by the auditory interval bisection judgment, to investigate auditory frequency representation and aftereffects of vertical prism adaptation on this representation.

4. EXPERIMENT 2 – AUDITORY FREQUENCY REPRESENTATION

All research procedures complied with the Declaration of Helsinki (1964) and were approved by the French ethical committee for the research in sports science (IRB00012476-2021-05-02-82).

4.1. Material and methods

The experimental procedure was similar to Experiment 1 (i.e., open-loop pointing task and prism adaptation) except for the Landmark task, which was replaced by the auditory interval bisection judgment.

4.1.1. Sample size estimation

We used an a priori power analysis to define the sample size estimation according to the data of the published study of Michel et al. (2019)—*N* = 18 for each optical deviation—which is faithful to the main aim of Experiment 2. The study compared the low and high responses given in an auditory interval bisection judgment in pretest to posttest after prism adaptation to a leftward or a rightward optical deviation. The effect size of this study was d = -1.08. An a priori analysis for a dependent t-test comparison with α = 0.05 and power = 0.80, indicated a required sample size equal to *N* = 9 with the effect size mentioned above (G*Power; Faul et al., 2007). The current proposed sample size of *N* = 12 in each group is higher than the required sample size obtained by the a priori analysis.

4.1.2. Participants

Twenty-four healthy young nonmusicians adults participated in Experiment 2 (14 women, 10 men; age: 18-31 years; *M* = 23.92 years, *SD* = 3.62). They had normal or corrected-to-normal vision and, except two ambidextrous, they were all right-handed (*M* = 0.78; *SD* = 0.21). Before beginning the experiment, each participant provided a written consent after having received information notes. The participants were randomly allocated to prism adaptation to an upward or downward optical deviation group (upward group: 12 participants; downward group: 12 participants). No participants participated to Experiment 1; they were naive as to the purpose of the experiment and prism adaptation, and they were debriefed after the experiment.

4.1.3. Design and experimental set-up

The design and the experimental set-up were similar as in Experiment 1 for the prism adaptation and the open-loop pointing task (see Section 3.1.3.).

4.1.4. Auditory interval bisection judgment

The paradigm was the same as the one used by Michel et al. (2019). Auditory stimuli were pure tones created with Amadeus Pro software, and not related to the musical system; they were defined in Mel (i.e., perceptual unit) and converted to Hertz (i.e., physical unit; see Table 1). Two auditory frequencies, 724 Hz and 1330 Hz, defined the auditory interval for which the objective center was 1027 Hz (see Table 1). Eleven other auditory frequencies (788 Hz, 884 Hz, 912 Hz, 941 Hz, 970 Hz, 1000 Hz, 1030 Hz, 1061 Hz, 1093 Hz, 1125 Hz, and 1242 Hz; see Table 1) were used as target auditory frequencies (TAF) within the auditory interval. In this auditory task, participants had to orally indicate to the experimenter if the TAF was closer to the low or to the high limit of the auditory interval. The PsyScope software recorded all responses and presented auditory stimuli to the participants throughout noise-isolating Sennheiser headphones (HD 202 model).

Auditory frequencies	Mel	Hertz (Hz)
Low limit of the auditory interval	800	724
Objective auditory center	1018	1027
High limit of the auditory interval	1200	1330
Target auditory frequencies	850; 920; 940; 960; 980; 1000; 1020; 1040; 1060; 1080; 1150	788; 884; 912; 941; 970; 1000; 1030; 1061; 1093; 1125; 1242

TABLE 1. Conversion table of auditory frequencies used in the auditory interval bisection judgment. The auditory frequencies were converted from the perceptual unit Mel to the physical unit Hertz, according to the following mathematical formula: $mel = 2595 \times \log\left(1 + \frac{f}{700}\right)$

Every trial followed the event sequence displayed in Figure 4. In order to avoid auditory memory influences of previous stimuli, each trial began by a pink noise (2000 ms). Then, came a silent period of 500 ms followed by the presentation of the two auditory limits of the interval that lasted 500 ms each and were separated by a silence of 500 ms. For one half of the trials, the first auditory frequency (AF1) was 724 Hz, and the second one (AF2) was 1330 Hz, and vice

versa for the second half of the trials. A silent interval of 1000 ms followed the auditory interval presentation, and the TAF sounded during 500 ms. Each TAF was presented four times across two blocks, each composed of 22 stimuli: the same TAF was only heard twice per block without immediate repetition. This resulted in 44 trials, which were pseudorandomly ordered. For each participant and for both pretest and posttest, there was a different random order of trials.

At the beginning of each trial, the participants carried out a training in which they had to differentiate the two auditory limits (i.e., 724 Hz and 1330 Hz), and they performed four training trials of the auditory interval bisection judgment. All participants reported no difficulty to achieve the training; they reported to have clearly understood the instructions.

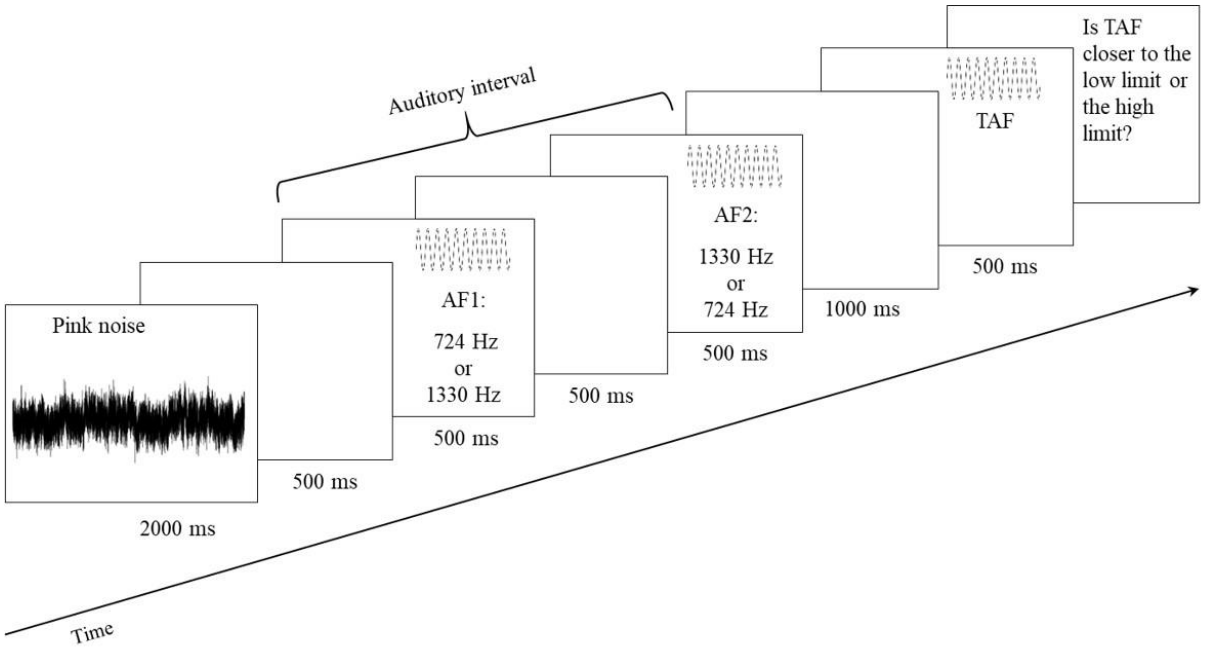


FIGURE 4. Event sequence for each trial of the auditory interval bisection judgment. One trial began by a pink noise of 2000 ms, followed by the presentation of auditory limits (i.e., AF1 and AF2; 500 ms) each separated by a silence of 500 ms. After the auditory interval, there was a silent period of 1000 ms followed by the TAF (500 ms).

4.1.5. Data analyses

4.1.5.1. Open-loop pointing task

The analysis of sensorimotor data was similar as in Experiment 1 (see Section 3.1.7.1.).

4.1.5.2. Auditory interval bisection judgment

The analysis of data from the auditory interval bisection judgment was similar to that of the Landmark task. The mean percentage of 'low' responses was computed. It indicates the proportion of TAF considered as closer to the low auditory limit (i.e., 724 Hz; see Table 1), and

it gives an approximate estimation of the subjective auditory interval center. A weak percentage of 'low' responses corresponds to a subjective auditory center lower than the objective auditory center (i.e., 1027 Hz; see Table 1); this would suggest an auditory bias of the estimated interval center toward the lower auditory frequencies. In contrast, a large percentage of 'low' responses corresponds to a subjective auditory center higher than the objective auditory center (i.e., 1027 Hz; see Table 1); this would suggest an auditory bias of the estimated interval center toward the higher auditory frequencies. The second computed parameter was the subjective auditory center of the auditory interval precisely defined by fitting the data with a sigmoid function. The subjective center of the auditory interval is the frequency for which participants provided 50% of 'low' responses and 50% of 'high' responses (Michel et al., 2019).

4.1.6. Statistical analysis

The statistical analyses were similar as in Experiment 1 (see Section 3.1.8.).

4.2. Results

4.2.1. Open-loop pointing task: sensorimotor aftereffects

4.2.1.1. Adaptation to an upward optical deviation

In pretest, participants pointed significantly lower than the midsagittal visual target [$t(11) = -2.346$, $p = 0.039$, $d = -0.677$]. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor showed a significant effect of Session [$F(2, 22) = 46.017$, $p < 0.001$, $\eta p^2 = 0.807$]. The initial bias was significantly exacerbated toward the lower part of space in posttest (Bonferroni post hoc comparison: $p < 0.001$) and in late-test (Bonferroni post hoc comparison: $p < 0.001$) (see Figure 5A).

4.2.1.2. Adaptation to a downward optical deviation

In pretest, participants pointed significantly lower than the midsagittal visual target [$t(11) = -3.312$, $p = 0.007$, $d = -0.956$]. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor showed a significant effect of Session [$F(2, 22) = 32.933$, $p < 0.001$, $\eta p^2 = 0.750$]. The initial bias was significantly shifted toward the upper part of space in posttest (Bonferroni post hoc comparison: $p < 0.001$) and in late-test (Bonferroni post hoc comparison: $p < 0.001$) (see Figure 5B).

4.2.1.3. Magnitude of sensorimotor aftereffects: upward vs. downward optical deviation

The performance in pretest did not differ between both groups of optical deviation [$t(22) = 0.910$, $p = 0.373$]. No significant difference was observed between both optical deviations, either in posttest [$t(22) = 0.640$, $p = 0.529$], or in late-test [$t(22) = -1.034$, $p = 0.313$] (see Figure 5C).

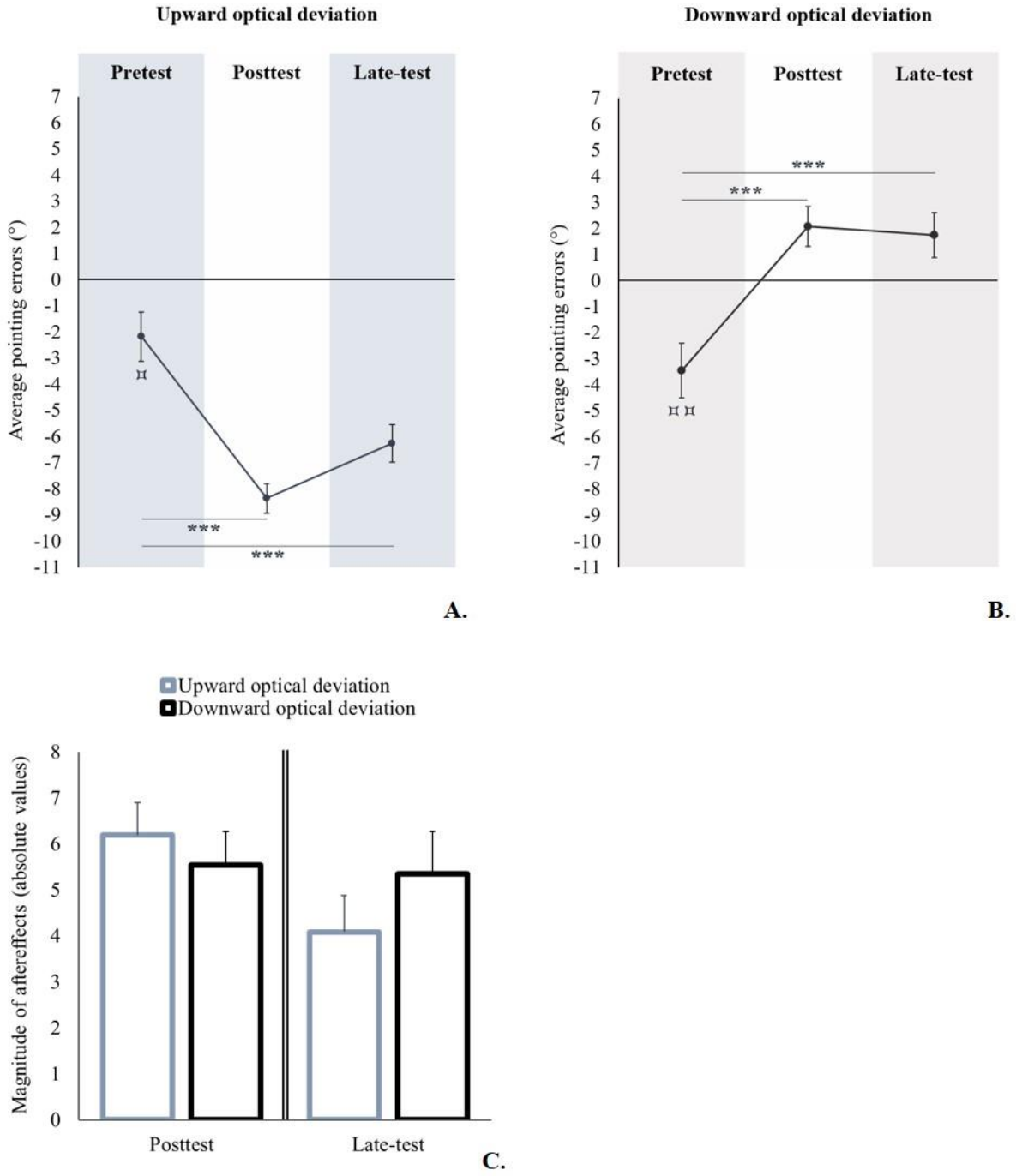


FIGURE 5. Sensorimotor aftereffects of vertical prism adaptation. Panel (A) displays sensorimotor aftereffects before (Pretest), immediately after (Posttest) an upward optical deviation, and at the end of the experiment (Late-test); Panel (B) displays sensorimotor aftereffects before (Pretest), immediately after (Posttest) a downward

optical deviation, and at the end of the experiment (Late-test); Panel (C) displays the absolute values of sensorimotor aftereffects after an upward prism adaptation *versus* a downward prism adaptation in posttest (left part), and in late-test (right part). *** $p < 0.001$. Comparison of pretest to 0: ¤ $p < 0.05$; ¤ ¤ $p < 0.01$.

4.2.2. Auditory interval bisection judgment: cognitive aftereffects

4.2.2.1. Comparison of pretests between both experimental groups

Percentages of 'low' responses. In pretest, the mean percentages of 'low' responses did not significantly differ between both groups of optical deviation [$t(22) = -0.405$, $p = 0.690$].

Subjective auditory center. In pretest, the mean subjective visual center was not significantly different between both groups of optical deviation [$t(22) = -0.194$, $p = 0.848$].

4.2.2.2. Adaptation to an upward optical deviation

Percentages of 'low' responses. In pretest, the mean percentage of 'low' responses was not significantly different from 50% [$t(11) = -1.173$, $p = 0.266$]. Prism adaptation to an upward optical deviation did not produce significant aftereffects on percentages of 'low' responses [$t(11) = 0.649$, $p = 0.530$] (see Figure 6A).

Subjective auditory center. In pretest, the mean subjective auditory center was significantly lower than the objective auditory center (i.e., 1027 Hz) [($t(11) = -4.080$, $p = 0.002$, $d = -1.178$]. Prism adaptation to an upward optical deviation did not significantly change the subjective auditory center [($t(11) = 0.910$, $p = 0.382$] (see Figure 6C).

4.2.2.3. Adaptation to a downward optical deviation

Percentages of 'low' responses. In pretest, the mean percentage of 'low' responses was not significantly different from 50% [$t(11) = -0.581$, $p = 0.573$]. Prism adaptation to a downward optical deviation significantly increased percentages of 'low' responses [$t(11) = -3.654$, $p = 0.004$, $d = -1.055$] (see Figure 6B).

Subjective auditory center. In pretest, the mean subjective auditory center was significantly lower than the objective auditory center (i.e., 1027 Hz) [($t(11) = -2.617$, $p = 0.024$, $d = -0.755$]. Prism adaptation to a downward optical deviation significantly increased the subjective auditory center [($t(11) = -3.322$, $p = 0.007$, $d = -0.959$] (see Figure 6D).

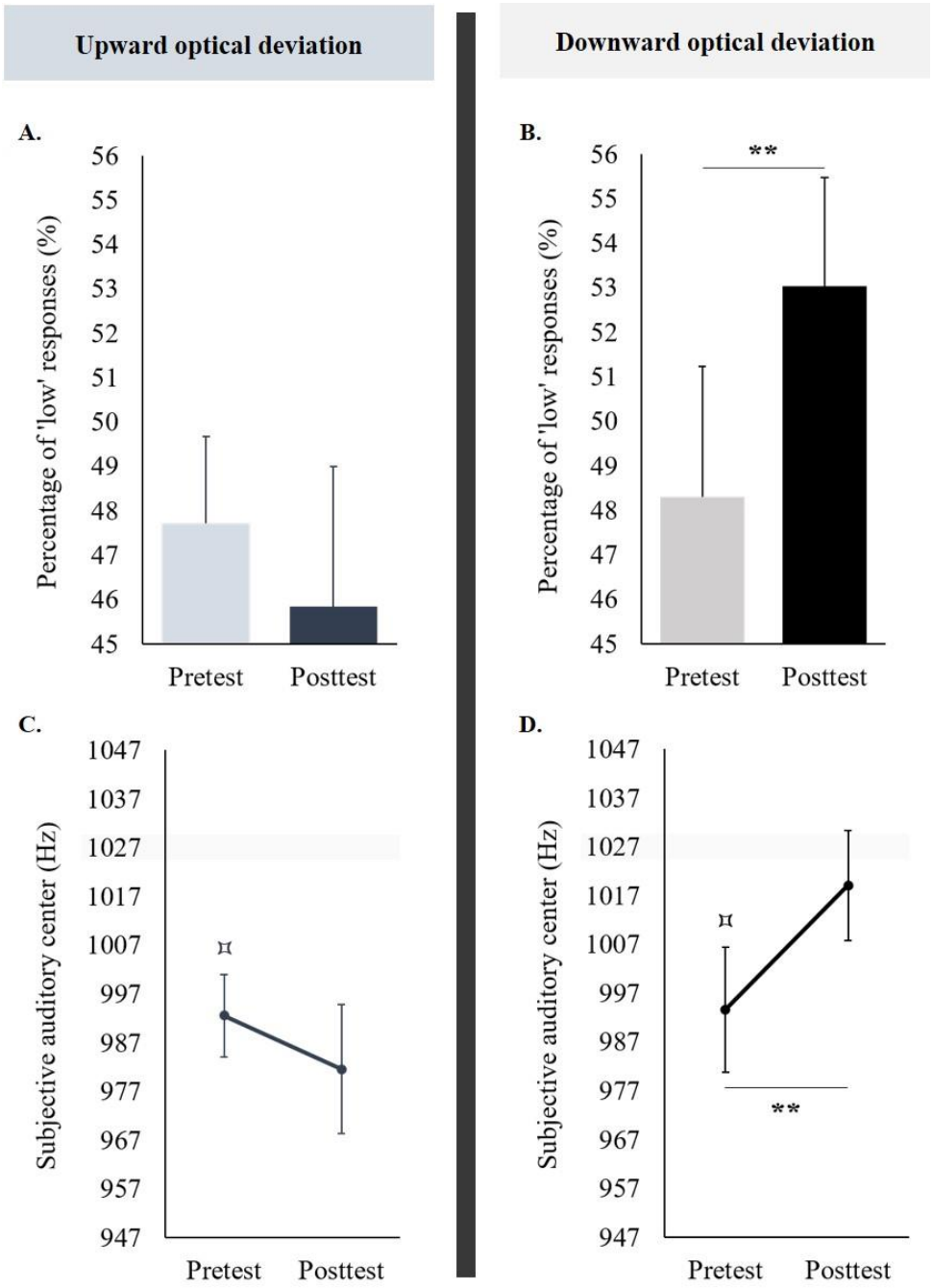


FIGURE 6 – Aftereffects of vertical prism adaptation on auditory frequency representation. Data obtained in the group using an upward optical deviation are represented in the left part; data obtained in the group using a downward optical deviation are represented in the right part. Panel (A) and Panel (B) display the percentage of 'low' responses before (pretest) and after (posttest) vertical prism adaptation; Panel (C) and Panel (D) display the subjective visual center before (pretest) and after (posttest) vertical prism adaptation. ** $p < 0.01$. Pretest was compared to 50 % [for the percentage of 'low' responses; Panel (A) and Panel (B)] or to 1027 Hz [i.e., the objective auditory center; Panel (C) and Panel (D)]: ¤ $p < 0.05$.

4.3. Discussion of Experiment 2

Four main results emerge from Experiment 2. First, as it was the case in Experiment 1, an initial sensorimotor bias toward the lower part of space was observed in most of the

participants. As previously mentioned, this result could be explained by the influence of gravity on the direction of the arm movement during the open-loop pointing task (see section 2.3.).

Second, the initial sensorimotor bias was affected after vertical prism adaptation. Prism adaptation to an upward optical deviation exacerbated the initial sensorimotor bias whereas prism adaptation to a downward optical deviation shifted the initial bias toward the higher part of space. These results confirm those observed in Experiment 1, and they testify to the development of sensorimotor adaptation after vertical prism adaptation for both optical deviations. Unlike Experiment 1, the sensorimotor adaptation was of the same magnitude in Experiment 2, regardless the optical deviation used.

Third, a significant initial bias was observed for the auditory subjective center but not for the percentage of 'low' responses, even if the percentage was lower than 50% in pretest. Most of the participants estimated the center of the auditory interval lower than the objective auditory center; in other words, the subjective auditory center was initially shifted toward low auditory frequencies (i.e., auditory frequencies associated with the lower part of space). Named auditory frequency pseudoneglect, this initial auditory representational bias is in accordance with observations of recent previous studies (Michel et al., 2019; Bonnet et al., 2021).

Finally, only adaptation to a downward optical deviation changed the auditory frequency representation. In posttest, the auditory subjective center was shifted toward the higher auditory frequencies, which are spatially associated with the higher part of space. This result is similar to those observed after lateral prism adaptation to a leftward optical deviation, which shifted the auditory subjective center toward higher auditory frequencies, which are also spatially associated with the right part of space (Michel et al., 2019; Bonnet et al., 2021).

Altogether, the results of Experiments 1 and 2 supported the existence of an initial sensorimotor bias directed toward the lower part of space and confirmed the development of sensorimotor aftereffects after vertical prism adaptation to both optical deviations. Concerning the auditory frequency representation, Experiment 2 approved (1) the presence of an initial auditory pseudoneglect toward lower auditory frequencies, and (2) it was the first demonstration of asymmetrical aftereffects of vertical prism adaption on auditory frequency representation, only after adaptation to a downward optical deviation.

5. GENERAL DISCUSSION

The main objectives of the present study were (1) to assess the sensorimotor aftereffects of vertical prism adaptation, (2) to investigate the vertical space representation and the auditory frequency representation, and (3) to evaluate aftereffects of vertical prism adaptation on these representations. In Experiments 1 and 2, most of the participants made pointing movements below the actual position of the visual target in pretest: they presented an initial sensorimotor bias directed toward the lower part of space. Prism adaptation to an upward optical deviation exacerbated the initial bias toward the lower part of space, whereas prism adaptation to a downward optical deviation shifted the initial bias toward the higher part of space. These results were the first demonstration of sensorimotor aftereffects after vertical prism adaptation to both optical deviations. Concerning the visual space representation, Experiment 1 showed an initial altitudinal spatial bias toward the higher part of space, which was unchanged after vertical prism adaptation. On the other hand, Experiment 2 showed an auditory pseudoneglect directed toward lower auditory frequencies in pretest. Vertical prism adaptation to a downward optical deviation shifted this initial bias toward higher auditory frequencies. For the first time, these innovative asymmetrical aftereffects of vertical prism adaptation were observed in the auditory frequency representation.

5.1. Vertical prism adaptation produces sensorimotor aftereffects following both optical deviations

Most of the participants of the present study showed an initial sensorimotor bias toward the lower part of space. The gravity could explain this initial bias: being a downwardly attractive force (for a review: White et al., 2020), it may have naturally moved the participants' arm toward the lower part of space during the open-loop pointing task in pretest.

Innovative sensorimotor aftereffects were observed following vertical prism adaptation to both optical deviations, and were replicated in both Experiments 1 and 2. Sensorimotor aftereffects of vertical prism adaptation are similar to those observed after lateral prism adaptation (e.g., Redding and Wallace, 2006): prism adaptation produces sensorimotor aftereffects in the opposite direction of the optical deviation used, in both horizontal and vertical spatial dimensions. Our results are in accordance with those of Martin et al. (2001) who assessed the performance of healthy participants in balls throwing toward a visual target

before, during, and after vertical prism adaptation to a downward optical deviation. They showed sensorimotor aftereffects after a downward prism adaptation: the final position of the ball was shifted toward the higher part of space (Martin et al., 2001). Even if this result supports the outcomes of the present study, the data concerning vertical prism adaptation to an upward optical deviation are missing in the study of Martin et al. (2001). Bultitude and collaborators (2012) used a subjective straight-ahead pointing in open-loop condition to investigate sensorimotor aftereffects after vertical prism adaptation to both optical deviations in healthy old people. In contrast to our results and those of Martin et al. (2001), exhibiting upward aftereffects after adaptation to a downward optical deviation, the authors did not show aftereffects after adaptation to a downward optical deviation. To explain the absence of sensorimotor aftereffects development in the downward-shifting prism group, Bultitude and collaborators suggested a more prevalent fatigue for the upward aftereffects because of the need to fight against gravity. The resulted fatigue would have shifted the trajectory of the adapted arm downwards, counteracting the upward aftereffects after adaptation to a downward optical deviation, and perhaps boosting the downward aftereffects of adaptation to an upward optical deviation (Bultitude et al., 2012).

5.2. Vertical prism adaptation does not modify visuospatial representation

An initial bias was observed in the Landmark task in the group exposed to a downward optical deviation: in pretest, the percentage of 'low' responses was higher than 50%, and participants estimated the center of the line (i.e., subjective center) higher than the real one (i.e., objective center). A similar initial bias was observed in the group exposed to an upward optical deviation, but it failed to reach significance. This representational bias was already shown in previous studies, which investigated manual line-bisection tasks (Suavansri et al., 2012; Falchook et al., 2013; Churches et al., 2017; Chieffi et al., 2019) or perceptual line-bisection task (i.e., Landmark task; McCourt and Olafson, 1997; Fink et al., 2001). The upward bias would depend on object-based attention because it has been shown to vary according to the shape of the stimulus to be bisected (Churches et al., 2017) and to the task instructions (i.e., comparison of lines length versus center line estimation; Drain and Reuter-Lorenz, 1996). More precisely, the upward bias appeared to be more marked when participants employed an object-based representational strategy. It has been shown that the object-based attention is mediated by the visual ventral stream (Goodale and Milner, 1992). Cerebral lesions in the

ventral stream (i.e., bilateral inferior occipitotemporal) led to an upper visual field neglect (Mennemeier et al., 1992), and they decreased the altitudinal attentional bias (Hromas et al., 2020). Consequently, the upward bias observed in the present study can be explained by the activation of the visual ventral stream during the vertical Landmark task (Drain and Reuter-Lorenz, 1996; Mańkowska et al., 2021). Moreover, in a more ecological way, the visual attention is directed toward the upper part of the objects because it contains the most useful information on what is the object (Churches et al., 2017).

Vertical prism adaptation did not change the performance of healthy participants in the vertical Landmark task, regardless the optical deviation used. These results were surprising because, according to the literature having investigated lateral prism adaptation, we assumed aftereffects of vertical prism adaptation on visuospatial representation. Indeed, prism adaptation to a leftward optical deviation shifts the initial leftward bias toward the right part of space, which led us to expect a shift of the initial upward bias toward the lower part of space after an upward prism adaptation.

In the present study, the absence of aftereffects on the Landmark task following vertical prism adaptation could be explained by at least two factors. First, because aftereffects depend on the presence of pseudoneglect (Goedert et al., 2010), the absence of aftereffect in the group submitted to an upward prism adaptation could be explained by the absence of a significant altitudinal pseudoneglect in pretest. Furthermore, if we refer to the literature in lateral dimension showing representational aftereffects only after adaptation to an optical deviation in the direction of the baseline representational bias (Goedert et al., 2010), the presence of a significant upward bias in the group exposed to a downward optical deviation could not be shifted. Second, the reason could be methodological: the Landmark task was not sensitive enough to observe aftereffects following vertical prism adaptation. Perhaps, a time out should be imposed on participants in order to limit the reflection period. Moreover, the manual version of line-bisection task could be more sensitive than the perceptual version because it could involve not only an attentional bias but also an intentional bias. The use of the right hand to perform the manual line-bisection task has been shown to produce a greater upward bias (Suavansri et al., 2012). Moreover, it has been suggested that lateral prism adaptation seems to have more influence in tasks requiring a manual response in comparison with perceptual task as the Landmark (Striemer et al., 2016). Consequently, the use of the right hand during the

line-bisection task could increase the initial upward bias as well as its shift toward the lower part of space after upward prism adaptation.

5.3. Vertical prism adaptation changes auditory frequency representation in nonmusicians

In both groups of optical deviation, an initial bias was observed for the subjective auditory center but not for the percentage of 'low' responses. In pretest, participants estimated the center of the auditory interval lower than the real center; in other words, the subjective auditory center was initially shifted toward lower auditory frequencies, which are spatially associated with the lower part of space.

This initial bias is consistent with the one observed in recent previous studies (Michel et al., 2019; Bonnet et al., 2021). Adaptation to a downward optical deviation increased the percentage of 'low' responses and shifted the initial bias toward higher auditory frequencies (i.e., auditory frequencies spatially represented in the higher part of space). These results are conformed with those observed in recent previous works, which investigated aftereffects on auditory spatial representation after lateral prism adaptation to a leftward optical deviation (Michel et al., 2019; Bonnet et al., 2021). Aftereffects of vertical prism adaptation on auditory frequency representation seem to be more pronounced than those following lateral prism adaptation. Michel and collaborators (2019) did not show auditory aftereffects following lateral prism adaptation in nonmusicians, whereas auditory aftereffects were significant following vertical prism adaptation in the present study. The greatest facility for vertical prism adaptation to modify the subjective auditory center and the percentage of 'low' responses could be explained by the fact that nonmusicians seem to favor a vertical auditory frequency representation rather than a horizontal one (Rusconi et al., 2006). Our study provides new evidence for the crossmodal aftereffects of prism adaptation, which acts on high order cognitive functions and sensorial modalities not directly involved during prism adaptation.

5.4. Vertical versus lateral prism adaptation: same involvement of neural processes?

The current study testified to crossmodal aftereffects of vertical prism adaptation. Prism adaptation to a downward optical deviation increased the subjective auditory center toward higher auditory frequencies, associated with the right and the upper parts of space, as it was the case after lateral prism adaptation to a leftward optical deviation (Bonnet et al., 2021). However, vertical prism adaptation did not change performance in the Landmark task, whereas

a shift of the subjective visual center occurred after leftward prism adaptation in healthy participants (for reviews: Michel, 2016; McIntosh et al., 2019).

The current lack of aftereffects in the visuospatial representation may be due to the less marked hemispheric lateralization in the vertical dimension processing. The vertical dimension would involve neuroanatomical substrates more bilaterally than the lateral dimension, even if both dimensions involve a right hemisphere dominance. Indeed, it has been shown that in healthy individuals, vertical lines activated the superior parietal posterior cortex and the medial striate and extrastriate cortex bilaterally, whereas horizontal lines activated the right lateral striate and extrastriate cortex (Fink et al., 2001). A weaker hemispheric lateralization of the vertical dimension could make it difficult to observe aftereffects of prism adaptation in this orientation, in comparison with the lateral dimension.

Unlike vertical visual lines, the auditory frequency perception involves a more lateralized neural substrate. The right hemisphere is dominant in auditory perception (e.g., Hyde et al., 2008) and in pitch discrimination (Liégeois-chauvel et al., 2001; Zatorre and Belin, 2001), more precisely in the superior temporal gyrus including the Heschl gyrus which is considered as the 'pitch center' (Hall and Plack, 2009). Vertical prism adaptation could act on the right hemisphere. This assumption coincides with the attentional model proposed by Clarke and Crottaz-herbette (2016) in which the superior temporal gyrus is mobilized in the ventral attentional system. In the current study, aftereffects of vertical prism adaptation were observed on auditory frequency representation probably because vertical prism adaptation would act on the right hemisphere which is more activated in pitch discrimination.

5.5. Conclusion

Our study provides new behavioral results about aftereffects of vertical prism adaptation. For the first time, sensorimotor aftereffects occurred after upward and downward prism adaptation, in the opposite direction of the optical deviation. At a sensorimotor level, prism adaptation would seem to behave in the same way in the vertical and lateral dimensions. Unlike lateral prism adaptation aftereffects that have been previously shown in both visuospatial horizontal representation and auditory frequency representation, aftereffects of vertical prism adaptation occurred in the auditory frequency representation but not in the vertical visuospatial representation. These results suggest that both vertical and lateral prism adaptations share a common substrate dedicated to the auditory modality (probably the

temporal cortex) and that vertical adaptation does not act on neural substrate of vertical visuospatial representation.

Acknowledgments: This research was supported by grants from the “Agence Nationale de la Recherche” (ANR-20-CE28-0022-01) awarded by Carine MICHEL (principal investigator).

6. REFERENCES

Berberovic, N., and Mattingley, J. B. (2003). Effects of prismatic adaptation on judgements of spatial extent in peripersonal and extrapersonal space. *Neuropsychologia* 41, 493–503. doi:10.1016/S0028-3932(02)00090-8.

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Bard, P., and Michel, C. (2021). Modifying auditory perception with prisms? Aftereffects of prism adaptation on a wide auditory spectrum in musicians and nonmusicians. *Acta Psychol. (Amst).* 213. doi:10.1016/j.actpsy.2020.103219.

Bowers, D., and Heilman, K. M. (1980). Pseudoneglect: Effects of hemispace on a tactile line bisection task. *Neuropsychologia* 18, 491–498. doi:10.1016/0028-3932(80)90151-7.

Bultitude, J. H., Rafal, R. D., and Tinker, C. (2012). Moving forward with prisms: Sensory-motor adaptation improves gait initiation in Parkinson's disease. *Front. Neurol.* SEP, 1–7. doi:10.3389/fneur.2012.00132.

Chieffi, S., Castaldi, C., Di Maio, G., La Marra, M., Messina, A., Monda, V., et al. (2019). Attentional bias in the radial and vertical dimensions of space. *Comptes Rendus - Biol.* 342, 97–100. doi:10.1016/j.crvi.2019.03.003.

Churches, O., Loetscher, T., Thomas, N. A., and Nicholls, M. E. R. (2017). Perceptual biases in the horizontal and vertical dimensions are driven by separate cognitive mechanisms. *Q. J. Exp. Psychol.* 70, 444–460. doi:10.1080/17470218.2015.1131841.

Clarke, S., and Crottaz-herbette, S. (2016). Modulation of visual attention by prismatic adaptation. *Neuropsychologia* 92, 31–41. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2016.06.022.

Colent, C., Pisella, L., Bernieri, C., Rode, G., and Rossetti, Y. (2000). Cognitive bias induced by visuo-motor adaptation to prisms. *Neuroreport* 11, 1899–1902. doi:10.1097/00001756-200006260-00019.

Dehaene, S., Bossini, S., and Giraux, P. (1993). The mental representation of parity and number magnitude. *J. Exp. Psychol. Gen.* 122, 371–396. doi:10.1037/0096-3445.122.3.371.

Drain, M., and Reuter-Lorenz, P. A. (1996). Vertical orienting control: Evidence for attentional bias and "neglect" in the intact brain. *J. Exp. Psychol. Gen.* 125, 139–158. doi:10.1037/0096-3445.125.2.139.

Dufour, A., Touzalin, P., and Candas, V. (2007). Time-on-task effect in pseudoneglect. *Exp. Brain Res.* 176, 532–537. doi:10.1007/s00221-006-0810-2.

Falchook, A. D., Mody, M. D., Benjamin Srivastava, A., Williamson, J. B., and Heilman, K. M.

(2013). Vertical line quadrisection: “What” it represents and who gets the upper hand. *Brain Lang.* 127, 284–288. doi:10.1016/j.bandl.2012.11.003.

Faul, F., Erdfeldern, E., Lang, A.-G., and Buchner, A. (2007). G*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behav. Res. Methods* 39, 175–191. doi:10.3758/bf03193146.

Fink, G. R., Marshall, J. C., Weiss, P. H., and Zilles, K. (2001). The neural basis of vertical and horizontal line bisection judgments: An fMRI study of normal volunteers. *Neuroimage* 14, S59–S67. doi:10.1006/nimg.2001.0819.

Fortis, P., Goedert, K. M., and Barrett, A. M. (2011). Prism adaptation differently affects motor-intentional and perceptual-attentional biases in healthy individuals. *Neuropsychologia* 49, 2718–2727. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2011.05.020.

Goedert, K. M., LeBlanc, A., Tsai, S.-W., and Barrett, A. M. (2010). Asymmetrical effects of adaptation to left and right shifting prisms depends on pre-existing attentional biases. *J. Int. Neuropsychol. Soc.* 16, 795–804. doi:10.1017/S1355617710000597.

Goodale, M. A., and Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci.* 15, 20–25. doi:10.1016/0166-2236(92)90344-8.

Hall, D. A., and Plack, C. J. (2009). Pitch processing sites in the human auditory brain. *Cereb. Cortex* 19, 576–585. doi:10.1093/cercor/bhn108.

Heilman, K. M., and Abell, T. Van Den (1980). Right hemisphere dominance for attention: The mechanism underlying hemispheric asymmetries of inattention (neglect). *Neurology* 30, 327–327. doi:10.1212/WNL.30.3.327.

Heilman, K. M., Valenstein, E., and Watson, R. T. (2000). Neglect and related disorders. *Semin. Neurol.* 20, 463–470. doi:10.1055/s-2000-13179.

Hromas, G., Polejaeva, E., Sozda, C. N., Heilman, K. M., Schmalfuss, I. M., and Perlstein, W. M. (2020). The influence of traumatic brain injury on the allocation of vertical spatial attention. *J. Clin. Exp. Neuropsychol.* 42, 101–110. doi:10.1080/13803395.2019.1685650.

Hyde, K. L., Peretz, I., and Zatorre, R. J. (2008). Evidence for the role of the right auditory cortex in fine pitch resolution. *Neuropsychologia* 46, 632–639. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2007.09.004.

Ishihara, M., Revol, P., Jacquin-Courtois, S., Mayet, R., Rode, G., Boisson, D., et al. (2013). Tonal cues modulate line bisection performance: Preliminary evidence for a new rehabilitation prospect? *Front. Psychol.* 4, 1–10. doi:10.3389/fpsyg.2013.00704.

Jacquin-Courtois, S., O'Shea, J., Luauté, J., Pisella, L., Revol, P., Mizuno, K., et al. (2013). Rehabilitation of spatial neglect by prism adaptation. A peculiar expansion of sensorimotor after-effects to spatial cognition. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 37, 594–609. doi:10.1016/j.neubiorev.2013.02.007.

Jewell, G., and McCourt, M. E. (2000). Pseudoneglect: A review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia* 38, 93–110. doi:10.1016/S0028-3932(99)00045-7.

Kornheiser, A. S. (1976). Adaptation to laterally displaced vision: A review. *Psychol. Bull.* 83, 783–816. doi:10.1037/0033-2909.83.5.783.

Lidji, P., Kolinsky, R., Lochy, A., and Morais, J. (2007). Spatial associations for musical stimuli: A piano in the head? *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 33, 1189–1207. doi:10.1037/0096-1523.33.5.1189.

Liégeois-chauvel, C., Giraud, K., Badier, J., Marquis, P., and Chauvel, P. (2001). Intracerebral evoked potentials in pitch perception reveal a functional asymmetry of the human auditory cortex. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 930, 117–132. doi:10.1111/j.1749-6632.2001.tb05728.x.

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., and Bradshaw, J. L. (2008). Left to right: Representational biases for numbers and the effect of visuomotor adaptation. *Cognition* 107, 1048–1058. doi:10.1016/j.cognition.2007.09.007.

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., Chapman, H. L., and Bradshaw, J. L. (2009). Pseudoneglect for the bisection of mental number lines. *Q. J. Exp. Psychol.* 62, 925–945. doi:10.1080/17470210802305318.

Longo, M. R., and Lourenco, S. F. (2007). Spatial attention and the mental number line: Evidence for characteristic biases and compression. *Neuropsychologia* 45, 1400–1407. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.11.002.

Mańkowska, A., Heilman, K. M., Biedunkiewicz, B., Dębska-Ślizień, A., Williamson, J. B., and Harciarek, M. (2021). The allocation of vertical attention in patients with end-stage renal disease receiving dialysis. *Brain Sci.* 11, 1549. doi:10.3390/brainsci11121549.

Martin, T. A., Greger, B. E., Norris, S. A., and Thach, W. T. (2001). Throwing accuracy in the vertical direction during prism adaptation: Not simply timing of ball release. *J. Neurophysiol.* 85, 2298–2302. doi:10.1152/jn.2001.85.5.2298.

McCourt, M. E., and Jewell, G. (1999). Visuospatial attention in line bisection: Stimulus

modulation of pseudoneglect. *Neuropsychologia* 37, 843–855. doi:10.1016/S0028-3932(98)00140-7.

McCourt, M. E., and Olafson, C. (1997). Cognitive and perceptual influences on visual line bisection: Psychophysical and chronometric analyses of pseudoneglect. *Neuropsychologia* 35, 369–380. doi:10.1016/S0028-3932(96)00143-1.

McIntosh, R. D., Brown, B. M. A., and Young, L. (2019). Meta-analysis of the visuospatial aftereffects of prism adaptation, with two novel experiments. *Cortex* 111, 256–273. doi:10.1016/j.cortex.2018.11.013.

Mennemeier, M., Wertman, E., and Heilman, K. M. (1992). Neglect of near peripersonal space. *Brain* 115, 37–50. doi:10.1093/brain/115.1.37.

Michel, C. (2006). Simulating unilateral neglect in normals: Myth or reality? *Restor. Neurol. Neurosci.* 24, 419–430.

Michel, C. (2016). Beyond the sensorimotor plasticity: Cognitive expansion of prism adaptation in healthy individuals. *Front. Psychol.* 6, 1–7. doi:10.3389/fpsyg.2015.01979.

Michel, C., Bonnet, C., Podor, B., Bard, P., and Poulin-Charronnat, B. (2019). Wearing prisms to hear differently: After-effects of prism adaptation on auditory perception. *Cortex* 115, 123–132. doi:10.1016/j.cortex.2019.01.015.

Michel, C., and Cruz, R. (2015). Prism adaptation power on spatial cognition: Adaptation to different optical deviations in healthy individuals. *Neurosci. Lett.* 590, 145–149. doi:10.1016/j.neulet.2015.02.001.

Michel, C., Pisella, L., Halligan, P. W., Luauté, J., Rode, G., Boisson, D., et al. (2003). Simulating unilateral neglect in normals using prism adaptation: Implications for theory. *Neuropsychologia* 41, 25–39. doi:10.1016/S0028-3932(02)00135-5.

Milner, A. D., Brechmann, M., and Pagliarini, L. (1992). To halve and to halve not: An analysis of line bisection judgements in normal subjects. *Neuropsychologia* 30, 515–526. doi:10.1016/0028-3932(92)90055-Q.

Milner, A. D., and Harvey, M. (1995). Distortion of size perception in visuospatial neglect. *Curr. Biol.* 5, 85–89. doi:10.1016/S0960-9822(95)00020-0.

Redding, G. M., Rossetti, Y., and Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: A tutorial in theory and method. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 29, 431–444. doi:10.1016/j.neubiorev.2004.12.004.

Redding, G. M., and Wallace, B. (1997). Prism adaptation during target pointing from visible

and nonvisible starting locations. *J. Mot. Behav.* 29, 119–130. doi:10.1080/00222899709600827.

Redding, G. M., and Wallace, B. (2006). Generalization of prism adaptation. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 32, 1006–1022. doi:10.1037/0096-1523.32.4.1006.

Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Farné, A., Li, L., Boisson, D., et al. (1998). Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. *Nature* 395, 166–169. doi:10.1038/25988.

Rusconi, E., Kwan, B., Giordano, B. L., Umiltà, C., and Butterworth, B. (2006). Spatial representation of pitch height: The SMARC effect. *Cognition* 99, 113–129. doi:10.1016/j.cognition.2005.01.004.

Schintu, S., Patané, I., Caldano, M., Salemme, R., Reilly, K. T., Pisella, L., et al. (2017). The asymmetrical effect of leftward and rightward prisms on intact visuospatial cognition. *Cortex* 97, 23–31. doi:10.1016/j.cortex.2017.09.015.

Schintu, S., Pisella, L., Jacobs, S., Salemme, R., Reilly, K. T., and Farnè, A. (2014). Prism adaptation in the healthy brain: The shift in line bisection judgments is long lasting and fluctuates. *Neuropsychologia* 53, 165–170. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2013.11.013.

Striemer, C. L., Russell, K., and Nath, P. (2016). Prism adaptation magnitude has differential influences on perceptual versus manual responses. *Exp. Brain Res.* 234, 2761–2772. doi:10.1007/s00221-016-4678-5.

Suavansri, K., Falchook, A. D., Williamson, J. B., and Heilman, K. M. (2012). Right up there: Hemispatial and hand asymmetries of altitudinal pseudoneglect. *Brain Cogn.* 79, 216–220. doi:10.1016/j.bandc.2012.03.003.

Zago, L., Petit, L., Jobard, G., Hay, J., Mazoyer, B., Tzourio-Mazoyer, N., et al. (2017). Pseudoneglect in line bisection judgement is associated with a modulation of right hemispheric spatial attention dominance in right-handers. *Neuropsychologia* 94, 75–83. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2016.11.024.

Zatorre, R. J., and Belin, P. (2001). Spectral and temporal processing in human auditory cortex. *Cereb. Cortex* 11, 946–953. doi:1047–3211/01/$4.00.

2.2. Synthèse

Cette seconde étude s'est intéressée aux effets consécutifs de l'adaptation prismatique verticale chez des individus sains. Le premier objectif était d'explorer les effets consécutifs sensorimoteurs de l'adaptation verticale. En phase de prétest, les participants présentaient un biais sensorimoteur dirigé vers l'espace inférieur. Ce biais peut être expliqué par la gravité qui est une force attractive vers le bas. En posttest, l'adaptation prismatique à une déviation vers le bas a décalé le biais initial vers le haut alors que l'adaptation prismatique à une déviation vers le haut a accentué le biais initial vers le bas.

Dans un second temps, nous avons exploré la représentation visuospatiale verticale et sa modulation par l'adaptation prismatique verticale. Un biais initial d'estimation du centre de la ligne dirigé vers l'espace supérieur a été observé. Nommé pseudonégligence altitudinale, ce résultat serait dû à l'activation du réseau ventral visuel impliqué dans la distribution de l'attention basée sur l'objet. Aucun effet représentationnel visusospatial n'a été observé après adaptation prismatique verticale. L'absence d'effets consécutifs peut être due à une pseudonégligence non-significative chez les participants exposés à une déviation vers le haut, puisque les effets consécutifs dépendent de la présence du biais de pseudonégligence. Également, il est possible que la tâche de Landmark n'ait pas été suffisamment sensible pour observer des effets consécutifs de l'adaptation prismatique verticale. Il serait intéressant de réitérer l'expérimentation en imposant un temps de réponse au participant et de tester les effets de l'adaptation verticale sur la tâche de bissection de ligne manuelle.

Enfin, l'exploration de la représentation des fréquences auditives a permis de répliquer un résultat de l'Étude 1 en observant une pseudonégligence auditive initiale dirigée vers les basses fréquences. De plus, nous avons montré les premiers effets consécutifs de l'adaptation prismatique verticale sur cette représentation : l'adaptation à une déviation vers le bas augmente le pourcentage de stimuli sonores perçus comme graves ainsi que le centre auditif subjectif.

Contrairement aux effets consécutifs de l'adaptation prismatique latérale, l'adaptation prismatique verticale modifie la représentation des fréquences auditives et non la représentation visuospatiale. Cette divergence suggère un substrat commun dédié à la modalité auditive entre les deux adaptations prismatiques et l'incapacité de l'adaptation verticale à agir sur le substrat neuronanatomique de la représentation visuospatiale verticale.

3. ÉTUDE 3

Effets consécutifs intermodaux de l'adaptation prismatique visuomanuelle : transfert à l'attention divisée auditive chez les sujets sains

Cross-modal aftereffects of visuo-manual prism adaptation: Transfer to auditory divided attention in healthy subjects

Clémence Bonnet, Bénédicte Poulin-Charronnat, Corentin Vinot, Patrick Bard, and Carine Michel

Publié dans Neuropsychology (2021)

DOI: 10.1037/neu0000774

Article mis en forme en Annexe 2

3.1. Résumé

Il a été démontré que l'adaptation prismatique modifie la perception auditive. À l'aide d'une tâche d'écoute dichotique, qui évalue l'attention divisée auditive, les bénéfices de l'adaptation prismatique de déviation droite ont été démontrés chez des patients souffrant de négligence (c'est-à-dire un syndrome consécutif à une lésion cérébrale de l'hémisphère droit) en réduisant leur extinction auditive gauche. On ignore actuellement si l'adaptation prismatique affecte l'attention divisée auditive chez des sujets sains. Dans la présente étude, nous avons exploré les effets consécutifs de l'adaptation prismatique sur l'écoute dichotique. Un échantillon de 47 jeunes adultes a réalisé une tâche d'écoute dichotique, dans laquelle des paires de mots étaient présentées avec deux mots entendus simultanément, un dans chaque oreille. Trois paramètres ont été mesurés : le pourcentage de mots rappelés, le pourcentage de mots correctement rappelés et l'indice de latéralité (IL). L'adaptation prismatique à une déviation optique gauche (AP-G) a augmenté de manière significative le pourcentage global de mots rappelés (p = .044) et celui de l'oreille droite (p = .002), ainsi que l'IL global (p = .049). Pour la première fois, ces résultats démontrent que l'AP-G produit une orientation de l'attention divisée auditive en faveur de l'oreille droite chez des participants sains. Cet effet consécutif asymétrique fournit un nouvel argument en faveur de la dimension intermodale de l'adaptation prismatique, bien qu'un effet d'acclimatation de la tâche d'écoute dichotique soit également discuté. Notre étude ouvre une nouvelle voie pour l'utilisation de l'adaptation prismatique dans le domaine de la rééducation auditive nécessitant une modulation de l'attention auditive.

Cross-modal Aftereffects of Visuo-manual Prism Adaptation: Transfer to Auditory Divided Attention in Healthy Subjects

Clémence Bonnet[1], Bénédicte Poulin-Charronnat[2], Corentin Vinot[1], Patrick Bard[2] and Carine Michel[1]

[1]INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon

[2]LEAD, CNRS UMR5022, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France

Author Note

Clémence Bonnet, Carine Michel and Corentin Vinot, INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon; Patrick Bard and Bénédicte Poulin-Charronnat, Université Bourgogne Franche-Comté, LEAD – CNRS UMR5022, Université de Bourgogne, Pôle AAFE, 11 Esplanade Erasme, 21000 Dijon, France.

Correspondence concerning this article should be addressed to Clémence Bonnet, INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon

E-mail: clemence.bonnet@u-bourgogne.fr

CRediT authorship contribution statement

CB: Conceptualization; Formal analysis; Writing – original draft; Writing – review & editing.

BPC and CM: Conceptualization; Formal analysis; Methodology; Supervision; Writing – review & editing.

CV: Investigation.

PB: Software; Formal analysis.

Abstract

Objective: Prism adaptation was shown to modify auditory perception. Using a dichotic listening task, which assesses auditory divided attention, benefits of a rightward prism adaptation were demonstrated in neglect patients (i.e., a syndrome following right hemisphere brain damage) by reducing their left auditory extinction. It is currently unknown whether prism adaptation affects auditory divided attention in healthy subjects. In the present study, we investigated the aftereffects of prism adaptation on dichotic listening.

Method: A sample of 47 young adults performed a dichotic listening task, in which pairs of words were presented with two words sounded simultaneously, one in each ear. Three parameters were measured: The percentage of recalled words, the percentage of correctly recalled words, and the laterality index.

Results: Prism adaptation to a leftward optical deviation significantly increased the overall percentage of recalled words (p = .044) and that from the right ear (p = .002), and the overall laterality index (p =.049).

Conclusions: For the first time, these findings demonstrate that prism adaptation to a leftward optical deviation produced an orientation of the auditory divided attention in favor of the right ear in healthy participants. This asymmetrical aftereffect provides a new argument in favor of the cross-modal dimension of prism adaptation, although an acclimatization effect of the dichotic listening task is also discussed. Our study opens up a new avenue for using prism adaptation in the field of auditory rehabilitation requiring a modulation of auditory attention.

Keywords

Prism adaptation; Dichotic listening; Auditory divided attention; Cross-modal aftereffects

Key Points

- Question: Does prism adaptation act on auditory divided attention in healthy people?
- Findings: Prism adaptation to a leftward optical deviation produces aftereffects on auditory divided attention in favor of the right ear.
- Importance: Prism adaptation produces auditory cross-modal aftereffects.
- Next Steps: Using prism adaptation in auditory rehabilitation requiring a modulation of auditory attention.

1. Introduction

1.1. Prism adaptation and space representation

The orientation of spatial attention modulates space representation (e.g., Milner et al., 1992). Our ability to orient our visuo-spatial attention to the left and right sides of space is asymmetrical. A spatial bias has been widely observed using the line-bisection task, a reliable tool to study space representation. In this task, the participant has to determine the center of a horizontal line by manually setting a mark (e.g., Colent et al., 2000) or perceptively (e.g., Milner et al., 1992). In healthy subjects, the subjective center is placed slightly to the left of the objective center of the line (e.g., Jewell & McCourt, 2000). This leftward bias is assumed to reflect the dominance of the right hemisphere in visuo-spatial functions (Corballis, 2003; Corbetta & Shulman, 2002; Fink et al., 2001; Zago et al., 2017). Called pseudoneglect, mirroring the rightward bias of neglect (i.e., a neurological deficit of attention, perception, and action in the left part of space following a right brain lesion; Bowers & Heilman, 1980), this behavior is explained by an over-representation of the left part of space and an under-representation of the right part (e.g., McCourt & Jewell, 1999). Prism adaptation consists in pointing at visual targets while wearing prisms that change the visual field (e.g., Stratton, 1896). In healthy subjects, prism adaptation to a leftward optical deviation (L-PA) shifts the estimation of the center of the line to the right of the objective center, producing a neglect-like behavior (Berberovic & Mattingley, 2003; Colent et al., 2000; Fortis et al., 2011; Michel, 2006, 2016; Michel, Pisella, et al., 2003; Striemer & Danckert, 2010).

1.2. Prism adaptation and space associated elements

Space representation is not only restricted to physical stimuli but also concerns mental lines along which spatially valued elements are mentally represented. Dehaene et al. (1993) showed the existence of a mental numerical scale with a left-to-right organization whereby small numbers are associated with the left part of a mental horizontal line and large numbers with the right part. Similarly, the mental alphabetic line also has a left-to-right organization, with letters at the beginning of the alphabet on the left side and letters toward the end of the alphabet on the right side (i.e., A–Z; Gevers et al., 2003). A spatial association is also present in the auditory domain. It has been shown that auditory frequencies are mentally represented along a horizontal line with low frequencies on the left and high frequencies on the right

(Ishihara et al., 2013; Rusconi et al., 2006). Like for physical horizontal lines, pseudoneglect affects all these mental horizontal lines involving an overestimation of the left-sided associated elements. This left-sided bias is observed when healthy subjects have to bisect numbers (i.e., toward small numbers; Loftus, Nicholls, et al., 2009; Longo & Lourenco, 2007), letters (i.e., toward the beginning of the alphabet; Nicholls & Loftus, 2007) or auditory frequencies (i.e., toward low frequencies; Michel et al., 2019). After an L-PA, the bias is shifted more toward the right-sided associated elements. As for the physical line-bisection task, the pseudoneglect becomes a neglect-like behavior illustrated by an overestimation of the features with right-sided association, that is to say toward large numbers (Loftus et al., 2008) and letters toward the end of the alphabet (Nicholls et al., 2008). A bias toward high auditory frequencies has also been observed after an L-PA (Bonnet et al., 2021; Michel et al., 2019). In addition to mental scales, many studies have demonstrated aftereffects of an L-PA on a wide range of tasks such as spatial attention (Loftus, Vijayakumar, et al., 2009), visual and auditory time bisection (Magnani et al., 2012, 2020), hierarchical processing (Bultitude & Woods, 2010), or haptic exploration (Girardi et al., 2004). All together, these results suggest that prism adaptation can affect higher levels of spatial representation and modify elements not directly linked to sensorimotor processes involved in the development of visuo-manual adaptation.

1.3. Prism adaptation and auditory attention

Prism adaptation to a rightward optical deviation (R-PA), used as a rehabilitative procedure in neglect patients with right hemisphere brain damage (Rossetti et al., 1998), has been shown to improve a wide range of deficits such as drawing, reading, line-cancellation performance, and line-bisection performance (Jacquin-Courtois et al., 2013; Rode et al., 1998; Rossetti & Rode, 2002; Rossetti et al., 1998). Jacquin-Courtois and collaborators (Jacquin-Courtois et al., 2010) have demonstrated aftereffects of an R-PA in neglect patients with a left auditory extinction. These authors used a dichotic listening task, which is an experimental paradigm allowing the study of auditory divided attention. Dichotic listening consists in presenting two different auditory stimuli simultaneously, one stimulus to the left ear and the other to the right ear of the participant (e.g., Broadbent, 1952; Kimura, 1967). After an R-PA, the left auditory extinction was observed to decrease in patients. This aftereffect of prism adaptation was illustrated by a decrease in the lateralization index (i.e., a sensitive measure of

auditory asymmetry) corresponding to an increase in words recalled from the left ear (Jacquin-Courtois et al., 2010; Tissieres et al., 2017). Audition is a sensory modality not involved in the development of visuo-manual adaptation (unlike proprioception and vision) and verbal responses do not require visuo-manual coordination, these results therefore highlight the cross-modal effect of prism adaptation.

To the best of our knowledge, the aftereffects of prism adaptation on dichotic listening in healthy subjects have not been investigated to date. In the present study, we investigated whether the attentional aftereffects were restricted to neglect patients because of their particular brain plasticity following brain damage (Jacquin- Courtois et al., 2013), or whether the aftereffects also manifest in healthy subjects. Assessing the aftereffects of prism adaptation on auditory attention in healthy subjects will provide a better under- standing of the mechanisms of sensorimotor plasticity transfer into the auditory system. The novel results of the present study could have positive repercussions in the clinical field for rehabilitation processes involving auditory attention.

In the present study, the dichotic listening task was performed with words. Participants were assigned to three groups: One group wore neutral lenses (i.e., control group; NL group), one group was adapted to a leftward optical deviation (L-PA group), and the other group was adapted to a rightward optical deviation (R-PA group). A right-ear advantage (REA) was predicted before the prism adaptation procedure because of the dominance of the left hemisphere in language functions (e.g., Kimura, 1967; Michel et al., 1986) and the preactivation of the left hemisphere in the processing of verbal stimuli (Kinsbourne, 1970). Although we predicted this initial rightward bias, different from the classical initial leftward representational bias of pseudoneglect (e.g., McCourt & Jewell, 1999), an increase in the REA was expected only after an L-PA. Due to the attentional nature of the dichotic listening task, a shift of the orientation of spatial attention to the right was assumed following an L-PA (Michel, 2016). Nevertheless, aftereffects following an R-PA were not completely excluded for two reasons. First, on representational spatial tasks, asymmetrical aftereffects depend on preexisting attentional biases: If the initial representational bias is oriented toward the left side of space, then adaptation to an L-PA would produce greater aftereffects in comparison to an R-PA, and vice versa (Goedert et al., 2010). Second, asymmetrical aftereffects are less obvious according to the age (Magnani et al., 2012, 2020) or the experimental paradigm used (Frassinetti et al., 2009; Ronga et al., 2018; Schintu et al., 2017).

2. Material and methods

2.1. Participants

From the study of Jacquin-Courtois et al. (2010; effect size: η_p^2 = .27), we performed a sample size estimation based on an *a priori* analysis (α = .05 and power = .80). The required sample size for such effect size was *N* = 8 per group of optical deviation (G*Power 3.1. Software; Faul et al., 2007).

The present study involved 47 healthy participants (23 females, 24 males, mean age = 23.63, *SD* = 4.08 years). The participants were allocated to a neutral lens group (i.e., control group; NL group: 16 participants), or to prism adaptation to a leftward or rightward optical deviation group (respectively, L-PA group: 16 participants; R-PA group: 15 participants). None of the participants reported any visual, auditory, or neurological deficits. According to the Edinburgh Handedness Inventory, all participants were right-handed (mean = .61; *SD* = .23) except thirteen participants who were ambidextrous (NL group: 3; L-PA group: 7; R-PA group: 3). After having been informed of the experimental procedures, all the participants gave their informed consent prior to their inclusion in the study. Although ethical review and approval was not required for the present study, in line with the local legislation and institutional requirements, the experimental protocol was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki (1964).

2.2. Experimental procedure

The experimental procedure was divided into three phases: Pretest (before prism adaptation), prism adaptation and posttest (after prism adaptation). Pretest and posttest consisted of the same tasks: A dichotic listening task and an open-loop pointing task (see Figure 1). At the end of the experiment, a last open-loop pointing task was conducted to ensure that the participants were still adapted, and that sensorimotor aftereffects were maintained until the end of the experiment.

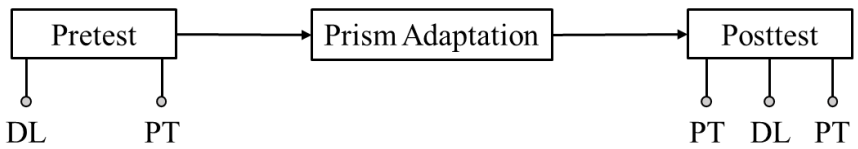


Figure 1 – Experimental procedure. *DL: Dichotic Listening; PT: Open-loop Pointing Task*

2.2.1. Dichotic listening task

Participants sat in a quiet room, and stimuli were played through headphones.

A first step was to ensure that none of the participants had an obvious hearing deficit. Participants listened to 10 pure tones of different frequencies (60 Hz, 345 Hz, 630 Hz, 915 Hz, and 1200 Hz), which were all played randomly in each ear, and they had to indicate in which ear they heard the tones. We also questioned the participants to ensure that the intensity of the stimuli was equivalently perceived by both ears.

Next, the dichotic listening task was performed. This involved pairs of words being presented with the two words sounded simultaneously, one in the left and the other in the right ear. Eighty pairs of bisyllabic words were constituted (i.e., 160 words). The 160 words were chosen from the French database "Lexique" (New et al., 2001), which classifies French words according to their frequency of occurrence. The film frequencies of the selected words were comprised between 41.34 and 583.45 occurrences per million. As far as possible, the pairs of words were created by associating words with similar frequencies.

In both the pretest and posttest, 40 pairs of words were presented to each participant in ten blocks of four pairs (two different sets of 80 words were presented in pretest and posttest, respectively). For each pair of words, one word was presented in the left ear, while the other was presented simultaneously in the right ear (i.e., dichotic listening). To avoid word effect, all the same words were presented in all the conditions across the participants. To that end, the lists of words were yoked by eight participants. First, two lists were created, each containing 40 pairs of words. Participant S1 received list 1 for the pretest and list 2 for the posttest. Participant S2 also received list 1 in pretest and list 2 in posttest, but the ear in which the words were presented was reversed compared to Participant S1. The words presented in the left ear for Participant S1 were presented in the right ear for Participant S2, and vice versa. Participant S3 also received list 1 in pretest and list 2 in posttest, but this time the ear from which the recall was requested was reversed. The words to be recalled from the left ear for Participant S3, were the words to be recalled from the right ear for Participant S1, and vice versa. Finally, Participant S4 received the same list as Participant S2, but the ear to recall was reversed. Then Participants S5 to S8 were yoked respectively with Participants S1 to S4, with list 1 (with the same ears for presenting and requesting words) presented in posttest and list 2 presented in pretest. With this kind of yoked design, all the words were presented in both

pretest and posttest, in both left and right ears, and were recalled from both left and right ears. Thus, no influence of word properties could have influenced participant performance. The other participants were yoked by eights in a similar way to Participants S1 to S8, but the pairs of words were presented in a new random order across blocks.

The dichotic listening task began with a training block to ensure that participants had understood the instructions well. The training block was similar in all respect to the experimental blocks. Within the blocks, the word pairs were presented at 1000-ms intervals.

To avoid a strategy of lateralized memorization, during each block the participants had to pay attention to all the words because they did not know from which ear they would be asked to recall the words. At the end of each block, the participants were asked to recall as many words as possible heard by a specific ear and told not to recall the words from the other ear. From the 10 blocks, 40 words had to be recalled in pretest and posttest. The left and right ear heard 20 words each (i.e., five blocks each) (see Figure 2).

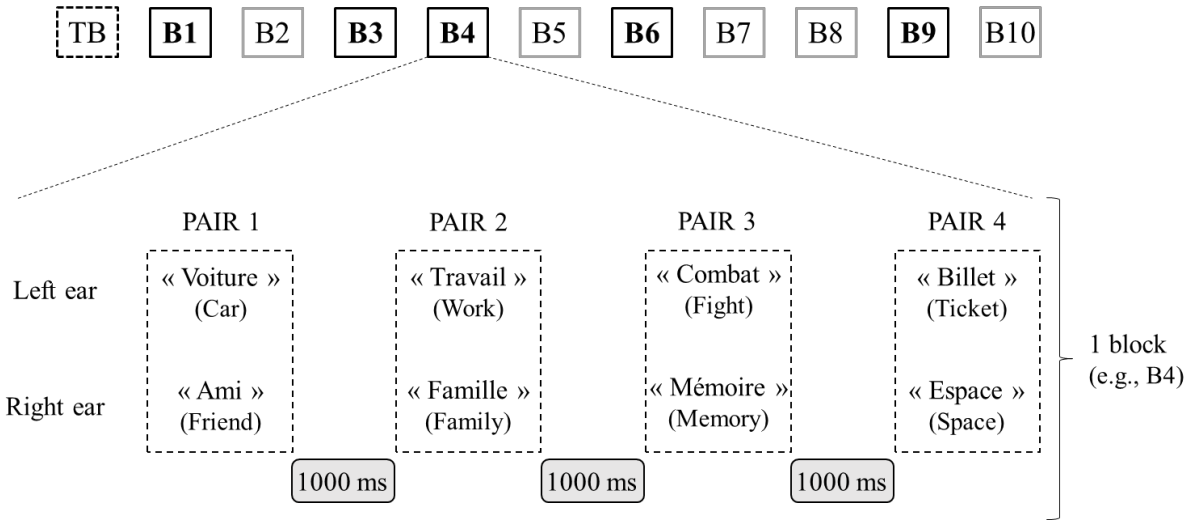


Figure 2 - Dichotic listening task design. *TB: Training Block; B1, …, B10: Block 1 to block 10, experimental blocks; The bold black square and the grey square represent the recall side, left and right respectively.*

2.2.2. Prism adaptation procedure

Following the pretest, participants underwent the prism adaptation procedure. The visual field was not modified in the control group (NL group), which used neutral lenses. In the other two groups, the visual field was displaced laterally by 15° to the left (L-PA group) or to the right (R-PA group), using optical wedge-prisms. The adaptation procedure was achieved

with the right hand, and vision of the starting position of the hand was occluded to ensure optimal development of adaptation (Redding & Wallace, 1997). The participants performed a simple pointing task (four blocks of 81 pointing trials) for 20 min. They were asked to point as fast and accurately as possible at the nine colored visual targets (diameter: 6 mm). These targets were horizontally placed (interdot spaces: 4 cm) on a horizontal plane, with the sagittal central target aligned 35 cm from the starting point. Four targets were placed on the left and four others were placed on the right of the central target. The effective development of adaptation was checked using sensorimotor aftereffects measured during the open-loop pointing. Before and after the prism adaptation procedure, participants were required to point with the right hand toward a sagittal black visual target (diameter: 6 mm) placed 35 cm from the starting position and without visual feedback during movement execution. To avoid deadaptation, participants were asked to keep their eyes closed between each trial, and the experimenter passively placed the participants' right index finger at the starting position. The same experimental procedure was used at the end of the experiment to ensure that sensorimotor aftereffects persisted during all the experiment. All arm movements were recorded using three TV-cameras connected to an optoelectronic system of motion analysis (Smart, B.T.S., Italy).

2.3. Analysis

2.3.1. Open-loop pointing task

To assess sensorimotor aftereffects, angular pointing errors from the sagittal target were computed. Expressed in degrees, the errors were calculated as the difference between the starting position to target position vector and the starting position to final index fingertip position vector. Negative values corresponded to leftward errors and positive values to rightward errors.

2.3.2. Dichotic listening task

Three parameters were applied three times, one for both ears together (overall) and then for each ear separately, resulting in nine different measures (i.e., two percentages and LI, for both ears (overall), and separately for the left and right ears).

The first parameter was the percentage of recalled words, which corresponds to the percentage of all the recalled words, whether or not correctly recalled according to the requested ear. Measuring the percentage of recalled words allowed the total number of words recalled to be assessed, including lateralization errors. The overall percentage corresponded to: (the number of words recalled from the right ear plus the number of words recalled from the left ear) divided by (the total number of words presented) multiplied by 100. In other words, it was equal to 100 × (R + L) / 80, where R and L were the number of recalled words from the right and left ear, respectively. For each ear, the percentage corresponded to: (the number of words recalled from the right or left ear) divided by (the number of words presented per ear) multiplied by 100. In other words, it was equal to (100 × R) or (100 ×L) / 40.

The second parameter was the percentage of correctly recalled words, which corresponded to the percentage of correctly recalled words according to the requested ear. Measuring the percentage of correctly recalled words allowed a more precise evaluation of the lateralized restitution ability. The overall percentage corresponded to: (the number of correctly recalled words from the right ear plus the number of correctly recalled words from the left ear) divided by (the total number of words to be recalled) multiplied by 100. In other words, it was equal to 100 × (R_C + L_C) / 40, where R_C and L_C were the number of correctly recalled words from the right and left ear, respectively. For each ear, the percentage corresponded to: (the number of words correctly recalled from the right or left ear) divided by (the number of words to be recalled per ear) multiplied by 100. In other words, it was equal to (100 × R_C) or (100 × L_C) / 20.

The third parameter was the laterality index (LI), which quantified a possible asymmetry in the recall of words. The overall LI corresponded to: (the number of words recalled from the right ear minus the number of words recalled from the left ear) divided by (the number of words recalled from the right ear plus the number of words recalled from the left ear) multiplied by 100. In other words, the overall LI was equal to 100 × (R − L) / (R + L), where R and L were the number of recalled words from the right and left ear, respectively. A positive value represented an advantage for the right ear, while a negative value represented an advantage for the left ear. The LI was measured for each ear with the same formula as the overall LI by considering only the blocks to be recalled from the requested ear.

2.3.3. Statistical analysis

The current study investigated the aftereffects of prism adaptation on the dichotic listening task (i.e., Posttest *vs*. Pretest). Because this is usual in prism adaptation research and because different aftereffects occur after prism adaptation according to the optical deviation used, separate analyses were carried out for each optical deviation to highlight potential asymmetrical effects. The threshold for statistical significance was set at α = .05. The analyses were conducted with Statistica software (version 13.3), and effect sizes were computed with JASP software (version 0.11.1).

Sensorimotor aftereffects. Sensorimotor measures followed a normal distribution (Shapiro-Wilk: all *ps* > .05). To ensure that participants were well adapted, a repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor was conducted separately for each optical deviation. Posttest and late-test were then compared to pretest with paired *t* tests. The same procedure was completed for the control group (NL group).

Dichotic listening task. For each group (NL, L-PA and R-PA), the overall data (i.e., combining left and right ear performance) were analyzed using paired comparisons. When results followed a normal distribution, a Student's *t* test was computed; otherwise, a Wilcoxon test was used. Furthermore, for each group (NL, L-PA and R-PA), we used a repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors. Posttest was then compared to pretest with paired *t* tests for each ear when data followed a normal distribution; otherwise, a Wilcoxon test was used.

3. Results

3.1. Sensorimotor aftereffects on open-loop pointing task

For each group, sensorimotor data followed a normal distribution (Shapiro-Wilk: all *ps* > .05).

3.1.1. Neutral lenses

A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor showed no significant effect of Session [$F(2, 30) = .490$, $p = .617$, $\eta_p^2 = .032$]. Compared to the pretest, the pointing performance remained constant until the end of the experiment.

3.1.2. Leftward optical deviation

A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor showed a significant main effect of Session, $F(2, 28) = 86.624$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .861$. Compared to pretest, the pointing performance was significantly shifted toward the right (positive values in Table 1) in posttest, $t(15) = -14.966$, $p = .000$, $d = -3.741$, and in late-test, $t(14) = -8.568$, $p = .000$, $d = -2.212$. All participants remained adapted until the end of the experiment.

3.1.3. Rightward optical deviation

A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor showed significant main effect of Session, $F(2, 28) = 83.765$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .857$. Compared to pretest, the pointing performance was significantly shifted toward the left (negative values in Table 1) in posttest, $t(14) = 12.233$, $p = .000$, $d = 3.159$, and in late-test, $t(14) = 7.804$, $p = .000$, $d = 2.015$. All participants remained adapted until the end of the experiment.

	Pretest		**Posttest**		**Late-test**	
	Mean	*SD*	Mean	*SD*	Mean	*SD*
Neutral lenses	-0,689	3,153	-0,182	3,042	-0,581	3,094
Leftward prism adaptation	-1,315	2,509	9,757	3,744	5,462	3,402
Rightward prism adaptation	-0,234	3,505	-10,081	3,123	-8,114	2,922

Table 1 – Means and *SDs* of sensorimotor data for each group. *Positive values indicate rightward pointing errors; negative values indicate leftward pointing error*

3.2. Aftereffects of prism adaptation on the dichotic listening task

The following analyses compared the performance on the dichotic listening task before and after prism adaptation (pretest *vs*. posttest) according to the ear, for each optical deviation (i.e., NL group, L-PA group and R-PA group) and for each parameter (i.e., percentage of recalled words, percentage of correctly recalled words, laterality index). For all parameters, baseline measurements in pretest indicated no difference between L-PA and R-PA groups (all *ps* > .10). However, the NL group significantly recalled less words and less correct words than the L-PA and R-PA groups in pretest for all measures (i.e., Overall, Left ear, Right ear; all *ps* < .05).

3.2.1. Percentage of recalled words

The percentage of recalled words corresponds to the percentage of all the words recalled, whether or not they were recalled correctly according to the ear they were requested from (Table 2).

3.2.1.1. Neutral lenses

In each session, data of the percentage of recalled words followed a normal distribution overall and also for each ear (Shapiro-Wilk test: all *ps* > .05). No significant difference was observed for the overall percentage of recalled words between pretest and posttest, $t(15) = -1.916$, $p = .075$, $d = -0.479$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors showed a significant effect of Session, $F(1, 15) = 4.618$, $p = .048$, $\eta_p^2 = .235$, a significant effect of Ear, $F(1, 15) = 8.156$, $p = .012$, $\eta_p^2 = .352$, but no significant Session × Ear interaction, $F(1, 15) = 0.124$, $p = .729$, $\eta_p^2 = .008$. Paired *t* tests showed no significant variation between pretest or posttest for each ear, Left ear: $t(15) = -0.648$, $p = .527$, $d = .162$; Right ear: $t(15) = -1.662$, $p = .117$, $d = -0.416$.

3.2.1.2. Leftward prism adaptation

First, the data of the overall percentage of recalled words did not follow a normal distribution in posttest (Shapiro-Wilk test: $p < .05$). A Wilcoxon test revealed a significant aftereffect of leftward prism adaptation for the overall data ($Z = 2.016$; $p = .044$), illustrating an increase in the overall percentage of recalled words after adaptation to a leftward optical deviation. Second, the data for the percentage of recalled words followed a normal distribution for both ears in each session (Shapiro-Wilk test: all *ps* > .05), except the data from the right ear which tended not to be normal in posttest (Shapiro-Wilk test: $p = .045$). A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors showed a significant effect of Session, $F(1, 15) = 5.311$, $p = .036$, $\eta_p^2 = .261$, a significant effect of Ear, $F(1, 15) = 21.281$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .587$, and a significant Session × Ear interaction, $F(1, 15) = 7.991$, $p = .013$, $\eta_p^2 = .348$. More words were significantly recalled from the right ear after adaptation to a leftward optical deviation than before adaptation, $t(15) = -3.817$, $p = .002$, $d = -0.954$, whereas no significant variation was observed for the left ear, $t(15) = .819$, $p = .426$, $d = .205$.

3.2.1.3. Rightward prism adaptation

The percentage of recalled words followed a normal distribution overall and also for each ear, in each session (Shapiro-Wilk test: all *ps* > .05). The overall percentage of recalled words did not significantly change after adaptation to a rightward optical deviation, $t(14) = -1.216$, $p = .244$, $d = -0.314$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors showed a significant Session × Ear interaction, $F(1, 14) = 4.760$, $p = .047$, $\eta_p^2 = .254$, although no significant difference was observed in posttest compared to pretest for either the left ear, $t(14) = -0.462$, $p = .651$, $d = -0.119$ or the right ear, $t(14) = -1.769$, $p = .099$, $d = -0.457$. No significant main effects of Session, $F(1, 14) = 1.094$, $p = .313$, $\eta_p^2 = .073$, or Ear, $F(1, 14) = 3.539$, $p = .081$, $\eta_p^2 = .202$ were observed.

In summary, L-PA improved the overall performance. More specifically, the word recall performance from the right ear was increased, while none of the exposure to optical deviations significantly affected the performance of the left ear. As for the NL group, the R-PA group did not show a change in the percentage of recalled words, either overall or when each ear was considered separately.

	Percentage of recalled words								
	Leftward prism adaptation			**Neutral lenses**			**Rightward prism adaptation**		
	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear
Pretest	32.688	30.438	35.250	26.375	23.813	28.938	34.333	32.733	36.067
SD Pretest	6.183	9.893	6.486	6.761	9.558	7.261	3.904	6.041	5.800
Posttest	35.375	28.813	42.188	28.688	25.563	32.125	36.067	33.533	38.400
SD Posttest	5.596	6.534	7.565	7.418	10.991	8.123	3.595	6.105	5.138

Table 2 – Means and *SDs* of the percentage of recalled words for each experimental group

3.2.2. Percentage of correctly recalled words

To complete the previous analysis, the percentage of correctly recalled words (i.e., the percentage of words correctly recalled according to the requested ear) was analyzed before and after prism adaptation for each group of optical deviation (see Table 3). Except for the overall percentage of correctly recalled words in pretest and that from the right ear in posttest, data did not follow a normal distribution in the NL group (Shapiro-Wilk test: *ps* < .05). Normality

was confirmed in the L-PA and R-PA groups, as well as for each ear, in each session (Shapiro-Wilk test: all *ps* > .05).

3.2.2.1. Neutral lenses

Overall, the participants significantly recalled more correct words in posttest than in pretest (Z = 2.582, p = .010). The percentage did not significantly change in posttest, regardless of the ear to be recalled (Left ear: Z = 1.549, p = .121; Right ear: Z = 1.443, p = .149).

3.2.2.2. Leftward prism adaptation

The overall recall performance significantly increased after prism adaptation to a leftward optical deviation, $t(15)$ = -2.390, p = .030, d = -0.597. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors revealed a significant effect of Session, $F(1, 15)$ = 5.880, p = .028, η_p^2 = .282, and a significant effect of Ear, $F(1, 15)$ = 30.484, p = .000, η_p^2 = .670. Although there was no significant Session × Ear interaction, $F(1, 15)$ = 2.621, p = .126, η_p^2 = .149, the present study aimed to investigate the potential differential effects of the Ear factor, relevant to our *a priori* hypotheses. Adaptation to a leftward optical deviation significantly increased the percentage of correctly recalled words from the right ear, $t(15)$ = -2.819, p = .013, d = -0.705, and no significant change was observed from the left ear, $t(15)$ = -0.209, p = .837, d = -0.052.

3.2.2.3. Rightward prism adaptation

No significant aftereffects of prism adaptation to a rightward optical deviation were observed for the overall percentage of correctly recalled words even though the effect of session nearly reached significance, $t(14)$ = -2.135, p = .051, d = -0.551. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors indicated a statistical trend for the main effects of Session, $F(1, 14)$ = 4.387, p = .055, η_p^2 = .239, and Ear, $F(1, 14)$ = 3.429, p = .085, η_p^2 = .197, but no significant Session × Ear interaction, $F(1, 14)$ = .019, p = .892, η_p^2 = .001. In posttest, there was only a trend for an increase in words correctly recalled from each ear, Left ear: $t(14)$ = -1.939, p = .073, d = -0.501; Right ear: $t(14)$ = -1.969, p = .069, d = -0.508.

In summary, adaptation to a leftward optical deviation and exposure to neutral lenses produced a significant overall improvement in the ability to correctly recall words in relation to

the ear requested. More specifically, this improvement reached significance only for the right ear in the L-PA group. No significant effect by ear was observed with neutral lenses, while both the left and right ear showed an improvement trend for the R-PA.

	Percentage of correctly recalled words								
	Leftward prism adaptation			Neutral lenses			Rightward prism adaptation		
	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear
Pretest	45.188	40.313	49.688	33.867	29.333	38.000	46.067	43.000	48.667
SD Pretest	7.565	11.470	9.031	6.266	9.612	6.761	9.067	10.488	11.412
Posttest	49.500	40.938	57.813	40.200	37.000	43.000	52.667	49.667	55.000
SD Posttest	10.589	11.863	12.776	9.814	17.300	8.409	12.799	14.936	13.363

Table 3 – Means and *SDs* of the percentage of correctly recalled words for each experimental group.

3.2.3. Laterality index

The LI allows the detection and quantification of a possible asymmetry in the recall of words presented to both ears (Bellmann, Meuli, & Clarke, 2001; see Table 4). Regardless of the optical deviation used, a REA was observed in pretest with a positive average overall LI, significantly different from zero, $M = 8.617$, $SD = 17.654$, $t(46) = 3.346$, $p = .002$, $d = .488$. Except for the left ear LI in posttest in the NL group (Shapiro-Wilk test: $p = .029$), the laterality index data followed a normal distribution overall and also for each ear, in each session (Shapiro-Wilk test: all $ps > .05$).

3.2.3.1. Neutral lenses

The overall LI was unchanged after exposure to neutral lenses, $t(15) = -0.183$, $p = .857$, $d = -0.046$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors indicated only a significant main effect of Ear, $F(1, 15) = 73.185$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .830$. No significant effect of Session, $F(1, 15) = .537$, $p = .475$, $\eta_p^2 = .035$, or of significant Session × Ear interaction, $F(1, 15) = 1.107$, $p = .309$, $\eta_p^2 = .069$, were observed. The LI was not changed in posttest, although a trend was observed for the right ear, Left ear: $Z = .517$, $p = .605$; Right ear: $t(15) = -2.051$, $p = .058$.

3.2.3.2. Leftward prism adaptation

When overall LI was compared between pretest and posttest with a paired *t* test, there was a significant increase in overall LI after adaptation to a leftward optical deviation, $t(15) = -2.138$, $p = .049$, $d = -0.534$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors showed a significant effect of Session, $F(1, 15) = 6.515$, $p = .022$, $\eta_p^2 = .303$, a significant effect of Ear, $F(1, 15) = 90.121$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .857$, but no significant Session × Ear interaction, $F(1, 15) = .014$, $p = .908$, $\eta_p^2 = .001$. LI was not significantly modulated for either the left ear, $t(15) = -1.143$, $p = .271$, $d = -0.286$, or the right ear, $t(15) = -1.703$, $p = .109$, $d = -0.426$.

3.2.3.3. Rightward prism adaptation

The overall LI was not significantly modified after adaptation to a rightward prism adaptation, $t(14) = -1.819$, $p = .090$, $d = -0.470$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors revealed a significant effect of Session, $F(1, 14) = 5.622$, $p = .033$, $\eta_p^2 = .287$, a significant effect of Ear, $F(1, 14) = 39.466$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .738$, but no significant Session × Ear interaction, $F(1, 14) = 2.807$, $p = .116$, $\eta_p^2 = .167$. No significant effect was observed after adaptation to a rightward optical deviation for the left ear, $t(14) = 1.091$, $p = .294$, $d = .282$, and there was only a trend for the right ear, $t(14) = -2.142$, $p = .051$, $d = -0.553$.

In summary, only adaptation to a leftward optical deviation significantly increased the overall LI. The left ear LI and the right ear LI were not significantly changed in any group after goggles exposure.

	Laterality index								
	Leftward prism adaptation			**Neutral lenses**			**Rightward prism adaptation**		
	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear
Pretest	8.938	-34.875	45.375	11.688	-28.688	46.875	5.000	-31.600	38.733
SD Pretest	18.717	27.765	27.782	21.093	33.627	28.458	12.130	32.483	26.935
Posttest	19.188	-22.313	59.875	13.250	-28.938	59.750	7.000	-38.800	53.533
SD Posttest	13.403	31.797	28.284	24.689	40.285	25.666	12.984	34.935	28.950

Table 4 – Means and *SDs* of the laterality index for each experimental group

4. Discussion

The present study aimed to investigate the effect of prism adaptation on dichotic listening in healthy subjects. Exposure to an L-PA modified the participants' performances. The overall percentage of recalled words, the overall percentage of correctly recalled words and the overall LI all increased after an L-PA. L-PA produced a significant improvement in the percentage of recalled words and the percentage of correctly recalled words only for the right ear. Our innovative findings demonstrate that an L-PA modifies auditory divided attention and support the cross-modal after-effects of prism adaptation in modalities not directly involved in the adaptation process.

4.1. Modification of dichotic listening performance by prism adaptation: The first time this has been demonstrated in healthy subjects

Dichotic listening is a tool to assess auditory divided attention (Westerhausen & Kompus, 2018). In pretest, the average LI was positive, meaning that participants reported more of the words presented to the right ear. Called right-ear advantage, this asymmetry indicates a left-hemispheric specialization in language processing (Kimura, 1967), and results from a preactivation of the left hemisphere, which orients the auditory attention toward the right (Kinsbourne, 1970).

Altogether, our novel results can be interpreted as attentional aftereffects of prism adaptation on the REA. Exposure to an L-PA produced an increase in the overall LI, the overall percentage of recalled words and the overall percentage of correctly recalled words. More specifically, an L-PA modified the performance of the right ear, by increasing the percentage of words recalled and the percentage of words correctly recalled, without decreasing the performance from the left ear.

Attentional factors have already been shown to modulate the REA (Hiscock et al., 1999). Hugdahl et al. (2000) have shown this modulation especially when the participants were required to focus their attention toward the left or the right ear. The present experiment showed that the focus of the participants, following prism adaptation, was not intentional and occurred without the participants' knowledge. The increase in the overall recall (measured by the percentage of words recalled), and the improvement of the lateralized auditory processing (measured by the percentage of words correctly recalled) could correspond to the rise in

auditory attention. After L-PA, there was a significant increase in both percentages only for the right ear. The fact that an L-PA helped more words to be recalled from the right ear, and more specifically more correct words, suggests an increase in auditory attention of the right ear, which is consistent with the increase in the overall LI. Adaptation to an L-PA modified auditory divided attention by enhancing the REA.

4.2. Prism adaptation, a procedure with cross-modal aftereffects

As mentioned in the Introduction section, aftereffects of prism adaptation extend to cognitive processes (Michel, 2016). An L-PA produces a rightward shift in spatial representation assessed with line-bisection tasks (Berberovic & Mattingley, 2003; Colent et al., 2000; Fortis et al., 2011; Striemer & Danckert, 2010), in orientation of spatial attention assessed with the luminance judgment task (Loftus, Vijayakumar, et al., 2009), in body posture assessed with a force platform (Michel, Rossetti, et al., 2003), and in spatially valued elements (numbers, Loftus et al., 2008; letters, Nicholls et al., 2008; auditory frequencies, Michel et al., 2019). These cognitive aftereffects cannot be explained by sensorimotor after- effects of prism adaptation, but rather by high-level effects on spatial cognition involving spatial attention and representation (Michel, 2006, 2016). Following L-PA, processes of plasticity may lead to an interhemispheric imbalance to the detriment of the right hemisphere or in favor of the left hemisphere at the parietal level, leading to an orientation of visuo-spatial attention toward the right side of space (Magnani et al., 2014; Michel, 2006, 2016; Panico et al., 2020). The current aftereffects observed at the auditory level also seem to be related to the attentional shift toward the right: The shift of attention would enhance the REA initially present. This may account for aftereffects of prism adaptation on hearing, which is a sensory modality not involved in the development of prism adaptation.

Our results are directly in line with previous findings of Jacquin-Courtois et al. (2010), which demonstrated the benefits of an R-PA in neglect patients (i.e., a neurological deficit of perception of stimuli in left hemispace; Heilman et al., 2000). Before prism adaptation, these patients had left ear extinction. After an R-PA, left ear extinction was reduced with a decrease in IL indicating that the detection asymmetry in favor of the right ear was reduced. Similarly, aftereffects of an R-PA were observed in a haptic discrimination task in neglect patients (Revol et al., 2020). An R-PA corrected the initial error bias of the neglect patients, suggesting an

increase in haptic divided attention in the left side. For the first time, the present study showed aftereffects of prism adaptation on auditory divided attention in healthy subjects. This means that these effects are independent of the patient's recovery plasticity.

4.3. Modifying auditory attention in healthy subjects: A neuroanatomical point of view

Studies of neural substrates at play during prism adaptation have shown a crucial role of the cerebellum and the parietal cortex in error correction and spatial realignment as well as a consistent involvement of the temporal cortex during the late phase of exposure (Chapman et al., 2010; Luauté et al., 2009; Panico et al., 2020). The cerebellum includes areas involved in auditory processing, in particular crus I area activated regardless the nature of the auditory task (Baumann & Mattingley, 2010; Petacchi et al., 2005). The parietal cortex and the temporal cortex comprise multimodal neurons, which process information from different sensory modalities (Stein & Stanford, 2008). It is worth noting that these two brain areas are also involved in visual and auditory processing. Studies have shown that the parietal cortex is directly involved in both the orientation of visual (Fierro et al., 2000; Fink et al., 2001) and auditory spatial attention (Cohen, 2009; Tissieres et al., 2018), while the temporal cortex is known to be the site of auditory processing (Hall & Plack, 2009). Tissieres et al. (2017) demonstrated the key role of the parietal and the temporal cortex in the emergence of aftereffects of prism adaptation in auditory divided attention. According to the literature, the current aftereffects of prism adaptation in auditory divided attention would involve the cerebellum as well as the parietal and temporal cortex (i.e., multimodal structures; Michel, 2016).

4.4. Unexpected aftereffects: Are they real or not?

A seemingly surprising significant increase in the overall per- centage of correctly recalled words was observed after exposure to neutral lenses (i.e., control group). Similarly, exposure to an R-PA tended (a) to enhance the ability of the participants to recall correct words overall and (b) to emphasize the LI of the right ear.

In the literature, aftereffects on spatial attention have been observed only after exposure to an L-PA in healthy participants (Loftus, Vijayakumar, et al., 2009; for review see Michel, 2016), and after exposure to an R-PA only in brain-damaged patients (Jacquin-Courtois

et al., 2013). As the dichotic listening task assesses attentional mechanisms, the lateralized effect of prism adaptation observed in the present study (i.e., asymmetrical aftereffects in favor of L-PA) is in accordance with the literature of attentional aftereffects of prism adaptation.

In the present study, exposure to an R-PA tended to increase the LI for the right ear. Considering the literature referring to tasks that are not intrinsically attentional, such as representational line- bisection tasks, a decreased LI could have been expected after exposure to an R-PA, due to the presence of an REA from the pretest linked to the use of words in the dichotic listening task. However, the improvement trend observed in the present study would be difficult to explain within the framework of the literature on prism adaptation.

Another explanation for the improvement observed in the NL and R-PA groups could be that familiarization with the dichotic listening task was not long enough. Although participants performed one training block to familiarize themselves with the dichotic listening task, it is likely that they still encountered difficulties in accomplishing this task in the first blocks. One block was maybe insufficient for participants to get used to hearing two different words simultaneously and it is possible that during the first training blocks, they progressively developed more attention to the stimuli, and improved in the task by recalling more correct words. A limitation of the present study could thus be the use of only a single training block programmed at the beginning of each session (i.e., pretest and posttest). In order to avoid this effect, several training blocks should be provided to get the participants used to the dichotic listening task. The combination of the REA and the acclimatization of the participants to the dichotic listening task could account for the improvement observed in the NL and R-PA conditions. However, it is worth noting that L-PA was the only one to reach a significance threshold probably because of its aftereffects on auditory attention.

Finally, the percentage of recalled words and the overall LI seem to be the most sensitive parameters to assess the aftereffects of prism adaptation in a dichotic listening task in healthy participants. These two parameters take into account the incorrectly recalled words that could be recalled because of increased attention on the right-side following adaptation to a leftward optical deviation. These two parameters should be considered for future studies involving dichotic listening; they would be a more precise way to evaluate prism adaptation aftereffects in a dichotic listening task than a measure based on correctly recalled words only.

5. Conclusion

For the first time, the present study in healthy subjects extended the aftereffects of an L-PA to auditory divided attention by using a dichotic listening task. An L-PA increased auditory attention only to the right ear without decreasing the performance from the left ear. This asymmetrical aftereffect in the auditory domain provides a new argument in favor of the cross-modal influence of prism adaptation. The effect of an L-PA on dichotic listening can be explained partly by a strengthening of auditory divided attention, which enhanced the REA. Our findings give a theoretical approach to mechanisms involved in prism adaptation aftereffects in the auditory modality. Our study opens up a new avenue for using prism adaptation in the field of auditory rehabilitation requiring a modulation of auditory attention.

6. References

Baumann, O., & Mattingley, J. B. (2010). Scaling of neural responses to visual and auditory motion in the human cerebellum. *Journal of Neuroscience*, *30*(12), 4489–4495. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5661-09.2010

Bellmann, A., Meuli, R., & Clarke, S. (2001). Two types of auditory neglect. *Brain*, *124*(4), 676–687. https://doi.org/10.1093/brain/124.4.676

Berberovic, N., & Mattingley, J. B. (2003). Effects of prismatic adaptation on judgements of spatial extent in peripersonal and extrapersonal space. *Neuropsychologia*, *41*(4), 493–503. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00090-8

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Bard, P., & Michel, C. (2021). Modifying auditory perception with prisms? Aftereffects of prism adaptation on a wide auditory spectrum in musicians and nonmusicians. *Acta Psychologica*, *213*. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2020.103219

Bowers, D., & Heilman, K. M. (1980). Pseudoneglect: Effects of hemispace on a tactile line bisection task. *Neuropsychologia*, *18*(4–5), 491–498. https://doi.org/10.1016/0028-3932(80)90151-7

Broadbent, D. E. (1952). Listening to one of two synchronous messages. *Journal of Experimental Psychology*, *44*(1), 51–55. https://doi.org/10.1037/h0056491

Bultitude, J. H., & Woods, J. M. (2010). Adaptation to leftward-shifting prisms reduces the global processing bias of healthy individuals. *Neuropsychologia*, *48*(6), 1750–1756. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.02.024

Chapman, H. L., Eramudugolla, R., Gavrilescu, M., Strudwick, M. W., Loftus, A., Cunnington, R., & Mattingley, J. B. (2010). Neural mechanisms underlying spatial realignment during adaptation to optical wedge prisms. *Neuropsychologia*, *48*(9), 2595–2601. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.05.006

Cohen, Y. E. (2009). Multimodal activity in the parietal cortex. *Hearing Research*, *258*(1–2), 100–105. https://doi.org/10.1016/j.heares.2009.01.011

Colent, C., Pisella, L., Bernieri, C., Rode, G., & Rossetti, Y. (2000). Cognitive bias induced by visuo-motor adaptation to prisms. *NeuroReport*, *11*(9), 1899–1902. https://doi.org/10.1097/00001756-200006260-00019

Corballis, P. M. (2003). Visuospatial processing and the right-hemisphere interpreter. *Brain and Cognition*, *53*(2), 171–176. https://doi.org/10.1016/S0278-2626(03)00103-9

Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Review Neuroscience*, *3*, 201–215. https://doi.org/10.1038/nrn755

Dehaene, S., Bossini, S., & Giraux, P. (1993). The mental representation of parity and number magnitude. *Journal of Experimental Psychology: General*, *122*(3), 371–396. https://doi.org/10.1037/0096-3445.122.3.371

Faul, F., Erdfelder, E., Lang, A.-G., & Buchner, A. (2007). G*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behavior Research Methods*, *39*(2), 175–191. https://doi.org/10.3758/BF03193146

Fierro, B., Brighina, F., Oliveri, M., Piazza, A., La Bua, V., Buffa, D., & Bisiach, E. (2000). Contralateral neglect induced by right posterior parietal rTMS in healthy subjects. *NeuroReport*, *11*(7), 1519–1521. https://doi.org/10.1097/00001756-200005150-00031

Fink, G. R., Marshall, J. C., Weiss, P. H., & Zilles, K. (2001). The neural basis of vertical and horizontal line bisection judgments: An fMRI study of normal volunteers. *NeuroImage*, *14*(1 II), 59–67. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0819

Fortis, P., Goedert, K. M., & Barrett, A. M. (2011). Prism adaptation differently affects motor-intentional and perceptual-attentional biases in healthy individuals. *Neuropsychologia*, *49*(9), 2718–2727. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.05.020

Frassinetti, F., Magnani, B., & Oliveri, M. (2009). Prismatic lenses shift time perception. *Psychological Science*, *20*(8), 949–954. https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2009.02390.x

Gevers, W., Reynvoet, B., & Fias, W. (2003). The mental representation of ordinal sequences is spatially organized. *Cognition*, *87*, B87–B95. https://doi.org/10.1016/S0

Girardi, M., Mcintosh, R. D., Michel, C., Vallar, G., & Rossetti, Y. (2004). Sensorimotor effects on central space representation: Prism adaptation influences haptic and visual representations in normal subjects. *Neuropsychologia*, *42*, 1477–1487. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.03.008

Goedert, K. M., LeBlanc, A., Tsai, S.-W., & Barrett, A. M. (2010). Asymmetrical effects of adaptation to left and right shifting prisms depends on pre-existing attentional biases. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *16*(5), 795–804. https://doi.org/10.1017/S1355617710000597

Hall, D. A., & Plack, C. J. (2009). Pitch processing sites in the human auditory brain. *Cerebral Cortex*, *19*, 576–585. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn108

Heilman, K. M., Valenstein, E., & Watson, R. T. (2000). Neglect and related disorders. *Seminars in Neurology*, *20*(4), 463–470. https://doi.org/10.1055/s-2000-13179

Hiscock, M., Inch, R., & Kinsbourne, M. (1999). Allocation of attention in dichotic listening: Differential effects on the detection and localization of signals. *Neuropsychology*, *13*(3), 404–414. https://doi.org/10.1037/0894-4105.13.3.404

Hugdahl, K., Law, I., Kyllingsbæk, S., Brønnick, K., Gade, A., & Paulson, O. B. (2000). Effects of attention on dichotic listening: An 15O-PET study. *Human Brain Mapping*, *10*, 87–97.

Ishihara, M., Revol, P., Jacquin-Courtois, S., Mayet, R., Rode, G., Boisson, D., … Rossetti, Y. (2013). Tonal cues modulate line bisection performance: Preliminary evidence for a new rehabilitation prospect? *Frontiers in Psychology*, *4*, 1–10. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00704

Jacquin-Courtois, S., O'Shea, J., Luauté, J., Pisella, L., Revol, P., Mizuno, K., … Rossetti, Y. (2013). Rehabilitation of spatial neglect by prism adaptation. A peculiar expansion of sensorimotor after-effects to spatial cognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *37*(4), 594–609. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.02.007

Jacquin-Courtois, S., Rode, G., Pavani, F., O'Shea, J., Giard, M. H., Boisson, D., & Rossetti, Y. (2010). Effect of prism adaptation on left dichotic listening deficit in neglect patients: Glasses to hear better? *Brain*, *133*(3), 895–908. https://doi.org/10.1093/brain/awp327

Jewell, G., & McCourt, M. E. (2000). Pseudoneglect: A review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia*, *38*(1), 93–110. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00045-7

Kimura, D. (1967). Functional asymmetry of the brain in dichotic listening. *Cortex*, *3*(2), 163–178. https://doi.org/10.1016/S0010-9452(67)80010-8

Kinsbourne, M. (1970). The cerebral basis of lateral asymmetries in attention. *Acta Psychologica*, *33*, 193–201. https://doi.org/10.1016/0001-6918(70)90132-0

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., & Bradshaw, J. L. (2008). Left to right: Representational biases for numbers and the effect of visuomotor adaptation. *Cognition*, *107*(3), 1048–1058. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.09.007

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., Chapman, H. L., & Bradshaw, J. L. (2009). Pseudoneglect for the bisection of mental number lines. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *62*(5), 925–945. https://doi.org/10.1080/17470210802305318

Loftus, A. M., Vijayakumar, N., & Nicholls, M. E. R. (2009). Prism adaptation overcomes

pseudoneglect for the greyscales task. *Cortex*, *45*(4), 537–543. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2007.12.011

Longo, M. R., & Lourenco, S. F. (2007). Spatial attention and the mental number line: Evidence for characteristic biases and compression. *Neuropsychologia*, *45*(7), 1400–1407. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.11.002

Luaute, J., Schwartz, S., Rossetti, Y., Spiridon, M., Rode, G., Boisson, D., & Vuilleumier, P. (2009). Dynamic changes in brain activity during prism adaptation. *Journal of Neuroscience*, *29*(1), 169–178. https://doi.org/10.1523/jneurosci.3054-08.2009

Magnani, B., Caltagirone, C., & Oliveri, M. (2014). Prismatic adaptation as a novel tool to directionally modulate motor cortex excitability: Evidence from paired-pulse TMS. *Brain Stimulation*, *7*(4), 573–579. https://doi.org/10.1016/j.brs.2014.03.005

Magnani, B., Musetti, A., & Frassinetti, F. (2020). Spatial attention and representation of time intervals in childhood. *Scientific Reports*, *10*(1), 1–8. https://doi.org/10.1038/s41598-020-71541-6

Magnani, B., Pavani, F., & Frassinetti, F. (2012). Changing auditory time with prismatic goggles. *Cognition*, *125*(2), 233–243. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2012.07.001

McCourt, M. E., & Jewell, G. (1999). Visuospatial attention in line bisection: Stimulus modulation of pseudoneglect. *Neuropsychologia*, *37*(7), 843–855. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(98)00140-7

Michel, C. (2006). Simulating unilateral neglect in normals: Myth or reality? *Restorative Neurology and Neuroscience*, *24*(4–6), 419–430.

Michel, C. (2016). Beyond the sensorimotor plasticity: Cognitive expansion of prism adaptation in healthy individuals. *Frontiers in Psychology*, *6*, 1–7. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01979

Michel, C., Bonnet, C., Podor, B., Bard, P., & Poulin-Charronnat, B. (2019). Wearing prisms to hear differently: After-effects of prism adaptation on auditory perception. *Cortex*, *115*, 123–132. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.01.015

Michel, C., Pisella, L., Halligan, P. W., & Luaute, J. (2003). Simulating unilateral neglect in normals using prism adaptation : Implications for theory. *Neuropsychologia*, *41*, 25–39. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00135-5

Michel, C., Rossetti, Y., Rode, G., & Tilikete, C. (2003). After-effects of visuo-manual adaptation to prisms on body posture in normal subjects. *Experimental Brain Research*, *148*(2), 219–

226. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1294-3

Michel, F., Mauguiere, F., & Duquesnel, J. (1986). Listening with one or two hemispheres: Verbal dichotic testing after intracarotid barbiturate injection. *Neuropsychologia*, *24*(2), 271–276. https://doi.org/10.1016/0028-3932(86)90060-6

Milner, A. D., Brechmann, M., & Pagliarini, L. (1992). To halve and to halve not: An analysis of line bisection judgements in normal subjects. *Neuropsychologia*, *30*(6), 515–526. https://doi.org/10.1016/0028-3932(92)90055-Q

New B., Pallier C., Ferrand L., & Matos R. (2001). Une base de données lexicales du français contemporain sur internet: LEXIQUE. *L'Année Psychologique*, *101*(3), 447–462. https://doi.org/10.3406/psy.2001.1341

Nicholls, M. E. R., Kamer, A., & Loftus, A. M. (2008). Pseudoneglect for mental alphabet lines is affected by prismatic adaptation. *Experimental Brain Research*, *191*(1), 109–115. https://doi.org/10.1007/s00221-008-1502-x

Nicholls, M. E. R., & Loftus, A. M. (2007). Pseudoneglect and neglect for mental alphabet lines. *Brain Research*, *1152*(1), 130–138. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2007.03.036

Panico, F., Rossetti, Y., & Trojano, L. (2020). On the mechanisms underlying Prism Adaptation: A review of neuro-imaging and neuro-stimulation studies. *Cortex*, *123*, 57–71. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.10.003

Petacchi, A., Laird, A. R., Fox, P. T., & Bower, J. M. (2005). Cerebellum and auditory function: An ALE meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Human Brain Mapping*, *25*(1), 118–128. https://doi.org/10.1002/hbm.20137

Redding, G. M., & Wallace, B. (1997). Prism adaptation during target pointing from visible and nonvisible starting locations. *Journal of Motor Behavior*, *29*(2), 119–130. https://doi.org/10.1080/00222899709600827

Revol, P., Touil, N., Havé, L., Rode, G., Jacquin-Courtois, S., & Rossetti, Y. (2020). Prisms adaptation improves haptic object discrimination in hemispatial neglect. *Cortex*, *123*, 152–161. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.10.004

Rode, G., Rossetti, Y., Li, L., & Boisson, D. (1998). Improvement of mental imagery after prism exposure in neglect: A case study. *Behavioural Neurology*, *11*(4), 251–258. https://doi.org/10.1155/1999/797425

Ronga, I., Sarasso, P., Fossataro, C., Salatino, A., Garbarini, F., Ricci, R., & Neppi-Modona, M. (2018). Everything is illuminated: Prismatic adaptation lowers visual detection threshold

in normal subjects. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *44*(10), 1619–1628. https://doi.org/10.1037/xhp0000559

Rossetti, Y., & Rode, G. (2002). Reducing spatial neglect by visual and other sensory manipulations: Non-cognitive (physiological) routes to the rehabilitation of a cognitive disorder. In H. Karnath, A. Milner, & G. Vallar (Eds.), *The cognitive and neural bases of spatial neglect* (pp. 375–396). https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198508335.003.0027

Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Farné, A., Ling, L., Boisson, D., & Perenin, M. (1998). Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. *Nature*, *395*, 8–11. https://doi.org/10.1038/25988

Rusconi, E., Kwan, B., Giordano, B. L., Umiltà, C., & Butterworth, B. (2006). Spatial representation of pitch height: The SMARC effect. *Cognition*, *99*(2), 113–129. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2005.01.004

Schintu, S., Patané, I., Caldano, M., Salemme, R., Reilly, K. T., Pisella, L., & Farnè, A. (2017). The asymmetrical effect of leftward and rightward prisms on intact visuospatial cognition. *Cortex*, *97*, 23–31. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.09.015

Stein, B. E., & Stanford, T. R. (2008). Multisensory integration: Current issues from the perspective of the single neuron. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(4), 255–266. https://doi.org/10.1038/nrn2331

Stratton, G. (1896). Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image. *Psychological Review*, *3*(6), 611–617. https://doi.org/10.1037/h0072918

Striemer, C. L., & Danckert, J. (2010). Dissociating perceptual and motor effects of prism adaptation in neglect. *NeuroReport*, *21*, 436–441. https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e328338592f

Tissieres, I., Elamly, M., Clarke, S., & Crottaz-Herbette, S. (2017). For better or worse: The effect of prismatic adaptation on auditory neglect. *Neural Plasticity*, *2017*, 1–11. https://doi.org/10.1155/2017/8721240

Tissieres, I., Fornari, E., Clarke, S., & Crottaz-Herbette, S. (2018). Supramodal effect of rightward prismatic adaptation on spatial representations within the ventral attentional system. *Brain Structure and Function*, *223*(3), 1459–1471. https://doi.org/10.1007/s00429-017-1572-2

Westerhausen, R., & Kompus, K. (2018). How to get a left-ear advantage: A technical review of

assessing brain asymmetry with dichotic listening. *Scandinavian Journal of Psychology*, *59*, 66–73. https://doi.org/10.1111/sjop.12408

Zago, L., Petit, L., Jobard, G., Hay, J., Mazoyer, B., Tzourio-Mazoyer, N., … Mellet, E. (2017). Pseudoneglect in line bisection judgement is associated with a modulation of right hemispheric spatial attention dominance in right-handers. *Neuropsychologia*, *94*, 75–83. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.11.024

3.2. Synthèse

Cette troisième étude a permis d'apprécier les effets consécutifs de l'adaptation prismatique latérale sur l'attention divisée auditive, évaluée grâce à la tâche d'écoute dichotique, chez des participants sains. Initialement, les participants ont présenté un biais attentionnel auditif initial dirigé vers la droite, nommé avantage de l'oreille droite. L'adaptation prismatique de déviation optique gauche a renforcé ce biais initial, en accentuant l'indice de latéralité, et elle a modifié la performance de l'oreille droite, en augmentant le pourcentage de mots rappelés et le pourcentage de mots correctement rappelés. Précisons que l'action de l'adaptation prismatique sur l'oreille droite ne s'est pas faite au détriment de l'oreille gauche.

La modification de l'attention divisée auditive par l'adaptation prismatique chez les individus sains apporte un argument supplémentaire en faveur de l'intermodalité de l'adaptation prismatique. Les effets consécutifs cognitifs observés dans cette seconde étude pourraient être expliqués par l'action de l'adaptation prismatique sur l'attention et la représentation spatiales. Ainsi, l'adaptation prismatique de déviation optique gauche conduirait à un déséquilibre interhémisphérique au niveau pariétal, en faveur de l'hémisphère gauche ou au détriment de l'hémisphère droit, donnant lieu à une orientation de l'attention visuospatiale vers le côté droit de l'espace.

Une amélioration significative surprenante a également été observée après avoir porté des verres plats et après exposition à une déviation optique droite. Ces effets sont difficilement explicables dans le cadre de la littérature sur l'adaptation prismatique où seule l'adaptation prismatique à une déviation optique gauche produit des effets consécutifs sur l'attention spatiale chez les individus sains. Une raison plausible à ces résultats inattendus est l'effet de familiarisation des participants avec la tâche d'écoute dichotique. Une limite de notre étude pourrait donc être l'utilisation d'un seul bloc entrainement au début de chaque session. Il serait intéressant de présenter plusieurs blocs d'entrainement en début de tâche d'écoute dichotique afin de mieux contrôler l'effet de familiarisation.

Enfin, le pourcentage de mots rappelés et l'indice de latéralité global semblent être les paramètres les plus sensibles pour évaluer les effets consécutifs de l'adaptation prismatique sur la performance d'individus sains lors d'une tâche d'écoute dichotique. En effet, ils prennent en comptes les mots incorrects pouvant être rappelés en raison d'une attention accrue du côté droit après adaptation prismatique de déviation optique gauche.

4. ÉTUDE 4

Utiliser l'adaptation prismatique pour soulager la perception de l'acouphène unilatéral : une étude de cas

Using prism adaptation to alleviate perception of unilateral tinnitus: A case study

Clémence Bonnet, Bénédicte Poulin-Charronnat, Yves Rossetti, Xavier Perrot, and Carine Michel

En révision dans Cortex

4.1. Résumé

Les acouphènes sont décrits comme un son/bruit inconfortable entendu par un individu en l'absence de source sonore externe. Le traitement de cette perception fantôme reste difficile même si des thérapies médicamenteuses et non-médicamenteuses sont utilisées pour atténuer les symptômes. La présente étude de cas visait à déterminer si l'adaptation prismatique pouvait induire des effets consécutifs bénéfiques chez une personne souffrant d'acouphènes. Un homme de 75 ans, R. B., souffrant d'un acouphène unilatéral chronique dans l'oreille gauche a rapporté une autoestimation des paramètres de son acouphène—inconfort, hauteur, intensité sonore—et il a effectué une tâche de bissection de ligne manuelle pour étudier les conséquences d'un trouble auditif latéralisé sur la représentation spatiale. Les effets consécutifs de l'adaptation prismatique ont été évalués à l'aide d'une tâche de pointage sensorimotrice en boucle ouverte. En parallèle, un groupe contrôle a effectué la tâche de bissection de ligne et la tâche de pointage en boucle ouverte avant et après exposition aux lunettes, dans les mêmes conditions expérimentales que celles de R. B. Au cours des prétests, le patient a évalué l'acouphène à une hauteur moyenne constante (environ 3000 Hz), et il était biaisé vers l'oreille affectée tant dans la tâche sensorimotrice que lors de l'estimation du centre subjectif dans la tâche de bissection de ligne manuelle. Bien que les deux déviations optiques aient été efficaces, une exposition à l'adaptation prismatique à une déviation optique droite (c'est-à-dire vers l'oreille non-affectée) a produit des effets consécutifs plus forts. Dans les posttests, la hauteur de l'acouphène a été diminuée jusqu'à 50 Hz et le centre subjectif a été déplacé vers le côté droit (c'est-à-dire du côté de l'oreille non-affectée). De plus, la tâche de bissection de ligne semblait refléter les changements de perception de l'acouphène ; la représentation spatiale pourrait être un nouvel outil pour évaluer indirectement l'acouphène. Nos résultats suggèrent que l'adaptation prismatique pourrait avoir des bénéfices sur les acouphènes unilatéraux, et ils ouvrent une nouvelle voie pour le traitement de ce trouble auditif.

Using prism adaptation to alleviate perception of unilateral tinnitus: A case study

Clémence Bonnet[1], Bénédicte Poulin-Charronnat[2], Yves Rossetti[3], Xavier Perrot[4,5] and Carine Michel[1]

[1]INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon

[2]LEAD – CNRS UMR5022, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France

[3]Inserm Unité Mixte de Recherche-Santé (UMR-S) 1028, CNRS UMR 5292, ImpAct, Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon, Université Lyon-1, Bron, France

[4]Hospices Civils de Lyon, Service d'Audiologie et Explorations Otoneurologiques, Lyon, France

[5]Université de Lyon, Université Lyon 1, Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation, Lyon, France

Author Note

Clémence Bonnet and Carine Michel, INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, 3 allée des Stades Universitaires, BP 27877, 21000 Dijon, France; Bénédicte Poulin-Charronnat, Université Bourgogne Franche-Comté, LEAD – CNRS UMR5022, Université de Bourgogne, Pôle AAFE, 11 Esplanade Erasme, 21000 Dijon, France; Yves Rossetti, CRNL – INSERM UMR-S 1028 – CNRS UMR 5292, Centre Hospitalier Le Vinatier Bâtiment 452, 95 Boulevard Pinel, 69500 Bron, France; Xavier Perrot, Hospices Civils de Lyon, Service d'Audiologie et Explorations Otoneurologiques, Hôpital Edouard Herriot, Pavillon U, 5 Place d'Arsonval, 69003 Lyon, France.

Correspondence concerning this article should be addressed to Clémence Bonnet, INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, 3 allée des Stades Universitaires, BP 27877, 21000 Dijon, France

Email: clemence.bonnet@u-bourgogne.fr

Abstract

Tinnitus is described as an uncomfortable noise heard by an individual in the absence of external sound source. Treating this phantom perception remains difficult even if drug and nondrug therapies are used to alleviate symptoms. The present case study aimed to investigate whether prism adaptation could induce beneficial aftereffects in a tinnitus sufferer. A 75-year-old man, R. B., with a chronic unilateral tinnitus in the left ear reported a self-estimation of parameters of its tinnitus—discomfort, pitch, loudness—and performed a manual line-bisection task to study the consequences of a lateralized auditory trouble on spatial representation. Aftereffects of prism adaptation were assessed by using a sensorimotor open-loop pointing task. In parallel, a control group completed the line-bisection task and the open-loop pointing task before and after lense exposure, in the same experimental condition as those of R. B. Throughout the pretests, the patient assessed the tinnitus at a constant medium pitch (around 3000 Hz), and he was biased toward the affected ear in both the sensorimotor task and the estimation of the subjective center in the manual line-bisection task. Although both optical deviations were effective, an exposure to prism adaptation to a rightward optical deviation (i.e., toward the unaffected ear) produced stronger aftereffects. In posttests, the tinnitus pitch was decreased until 50 Hz and the subjective center was shifted toward the right side (i.e., unaffected ear side). Furthermore, the line-bisection task seemed to reflect the changes of the tinnitus perception, and spatial representation could be a new tool to indirectly assess the tinnitus. Our findings suggest that prism adaptation may have benefits on unilateral tinnitus and open a new avenue for the treatment of unilateral tinnitus.

Keywords: Tinnitus; Prism adaptation; Attention; Pitch; Sensorimotor plasticity

1. INTRODUCTION

Tinnitus is the conscious perception of an uncomfortable noise in one or both ears, without a corresponding real external sound source (for reviews see Baguley, McFerran, & Hall, 2013; Jastreboff, 1990). Between 10% and 15% of the adult population suffer from tinnitus, and the prevalence is increased in men and with age (Baguley et al., 2013). Although the origin of the auditory phantom sensation is still unclear, there is a consensus around which tinnitus would be related to peripheral damages (i.e., cochlear disorder), leading to aberrant neuronal activity in the central auditory system (i.e., hyperexcitability and/or hypersynchrony; for reviews see Baguley et al., 2013; Jastreboff, 1990; Noreña, 2015). Most cases of tinnitus are associated with a hearing loss, induced by noise exposure or linked to age (Baguley et al., 2013; Lockwood et al., 2002). When the hearing loss appears to be the main initial source of tinnitus, the consecutive cascade of neural changes, in the auditory and nonauditory brain areas (i.e., frontal, parietal, and limbic networks), is susceptible to maintain the perception of tinnitus (for reviews see Baguley et al., 2013; De Ridder, Elgoyhen, Romo, & Langguth, 2011). Tonndorf (1987) and Møller (1997) consider that the phantom pain associated with limb amputation and the phantom sound in tinnitus share basic underlying mechanisms and similar typical symptoms. Similar to the map reorganization observed in the somatosensory areas due to the amputation linked to the phantom pain (Flor et al., 1995), a main feature of tinnitus is the map reorganization observed in the auditory cortical areas due to the hearing loss at the pitch of the tinnitus (Mühlnickel, Elbert, Taub, & Flor, 1998; for a review see De Ridder et al., 2011).

To date, no effective treatments exist to care for tinnitus even if drug and nondrug therapies allow the alleviation of associated symptoms (Lockwood et al., 2002). Attention training can relieve tinnitus symptoms (i.e., pitch and discomfort) and improve attentional skills (e.g., ability to shift attention between visual and auditory cues), which are often impaired in tinnitus sufferers, as assessed by the Comprehensive Attention Battery (Searchfield, Morrison-Low, & Wise, 2007; Spiegel et al., 2015). In the same vein, prism adaptation, which consists in wearing prisms that shift the visual field (Stratton, 1896), produced beneficial aftereffects in right brain-damaged neglect patients by reallocating spatial attention in the auditory (Jacquin-Courtois et al., 2010; Matsuo et al., 2020) and visual modalities (e.g., Berberovic, Pisella, Morris, & Mattingley, 2004). This spatial attention redistribution was also observed in patients suffering from the complex regional pain syndrome (i.e., continuous pain following a limb injury, with or

without a nervous lesion, in a disproportionate way to the inciting event; Merskey & Bogduk, 1994). Prism adaptation alleviated the phantom pain perception immediately after prism removal until several days following prism exposure (Bultitude & Rafal, 2010; Sumitani et al., 2007). Furthermore, patients with phantom pain estimated their subjective body-midline toward their affected limb. Prism adaptation shifted this initial visual bias toward the unaffected side (i.e., in the direction of the optical deviation; Sumitani et al., 2007). A similar bias of attention orientation toward the phantom perception would also be present for tinnitus: several studies assumed that unilateral tinnitus would act as an attention attractor and patients would have difficulties in shifting their attention away from the tinnitus (Cuny, Noreña, El Massioui, & Chéry-Croze, 2004; Kandeepan et al., 2019; Leong et al., 2020; Lima et al., 2019; Schröger, 1996; for a review see Roberts, Husain, & Eggermont, 2013). Because they would involuntarily focus their attention on their tinnitus, the patients would have fewer attentional resources available for other tasks. For instance, they showed longer reaction time to perform a cognitive task compared to healthy control subjects (Trevis, McLachlan, & Wilson, 2016). In a therapeutic perspective for right brain-damaged neglect patients, a study had suggested an intermodal beneficial effect of prism adaptation on pathological auditory processing (Jacquin-Courtois et al., 2010). All these findings suggest that prism adaptation to an optical deviation toward the unaffected body part reduces unilateral symptoms. Consequently, we could expect that prism adaptation to an optical deviation toward the unaffected ear could alleviate tinnitus perception (i.e., phantom sound) by acting on right posterior parietal cortex, which mediates spatial attention distribution (for reviews see Jacquin-Courtois et al., 2013; Michel, 2006).

The present case-study aimed to explore aftereffects of prism adaptation on tinnitus characteristics as assessed by pitch, loudness, and tinnitus discomfort. Because spatial representation is modulated by spatial attention (e.g., Milner, Brechmann, & Pagliarini, 1992), we investigated also whether a link existed between spatial representation and tinnitus. Because tinnitus would act as an attention attractor, we assumed a representational bias toward the tinnitus side. Furthermore, we know that prism adaptation modified spatial representation by modulating attention (Berberovic & Mattingley, 2003; Colent et al., 2000; Fortis et al., 2011; Striemer & Danckert, 2010). We hypothesized that prism adaptation should modify tinnitus perception by modulating attention, and consequently spatial representation should be modified too. More precisely, we suggested that prism adaptation to an optical

deviation toward the unaffected ear would alleviate tinnitus perception by shifting spatial attention away from the tinnitus side.

2. METHODS

2.1. Participants

All participants were completely naïve concerning prism adaptation and its aftereffects, and they were debriefed at the end of the third experimental session. After having been informed of the experimental procedure, the participants gave their informed consent to participate to the study.

2.1.1. Case report

R. B. was a 75-year-old, right-handed man with a unilateral tinnitus in the left ear for sixteen years. He described his tinnitus as a continuous complex noise, identical during night and day, without any variation neither in pitch nor in loudness. R. B. had no history of known neurologic and/or psychiatric affections. According to the medical exam provided by an ear, nose and throat specialist, R. B. had normal vision and a drastic hearing loss beyond 2000 Hz [45 dB HL (decibel hearing level) in the right ear and 60 dB HL in the left ear].

2.1.2. Control group

The control group included five healthy, old, right-handed participants (4 women, 1 man; age: *M* = 77.4 years old, *SD* = 6.39), who had normal or corrected-to-normal vision. None of them reported present or past tinnitus, or any neurological and/or psychiatric history.

2.2. Experimental procedure

The experimental procedure was in accordance with the Declaration of Helsinki (1964). No part of the study procedures was pre-registered prior to the research being conducted.

R. B. and the participants of the control group were evaluated three times on three different days (in the following order: neutral lenses, leftward deviation, rightward deviation) with the same experimental procedure for each session. The control condition (i.e., neutral lenses session) was the first to be achieved in order to estimate the initial state of participants

by getting several basic values. There was a seven-day delay between neutral lenses session and the leftward prism adaptation session. A period of twenty-one days was fixed between the leftward prism adaptation and the rightward prism adaptation. This long delay between leftward and rightward prism adaptation was chosen to avoid any aftereffects of the first adaptation session on the second one (see Fig. 1). The leftward optical deviation was used because it is the only optical deviation that has been shown to shift attention toward the right side of participants without neurological lesion (Loftus, Vijayakumar, et al., 2009). The rightward optical deviation, directed toward the unaffected ear, was used because prism adaptation toward the unaffected side alleviated the pathologic pain in patients with complex regional pain syndrome (Sumitani et al., 2007).

In a preliminary step, before the first session, a pure tone audiometry was carried out in order to assess auditory perception threshold of R. B. The control group was not concerned by this preliminary step.

Four tasks were then used to test the aftereffects of prism adaptation: tinnitus spectrum assessment in pitch and loudness, discomfort assessment, manual line bisection, open-loop pointing task. Only R. B. realized the tasks involving tinnitus spectrum and discomfort assessments. All participants completed the other tasks at different times during the experimental procedure (see Fig. 1): before prism adaptation (Pretest), and immediately after prism adaptation ($Posttest_0$), then at a regular interval of 15 min, i.e., 15 min ($Posttest_{15}$), 30 min ($Posttest_{30}$), 45 min ($Posttest_{45}$), 60 min ($Posttest_{60}$), and 75 min ($Posttest_{75}$) after prism adaptation. In order to talk about the seven measures of baseline performance, another terminology was used for the control condition: T1 referred to the neutral lenses pre-exposure phase, and T2 to T7 referred to the neutral lenses post-exposure phases.

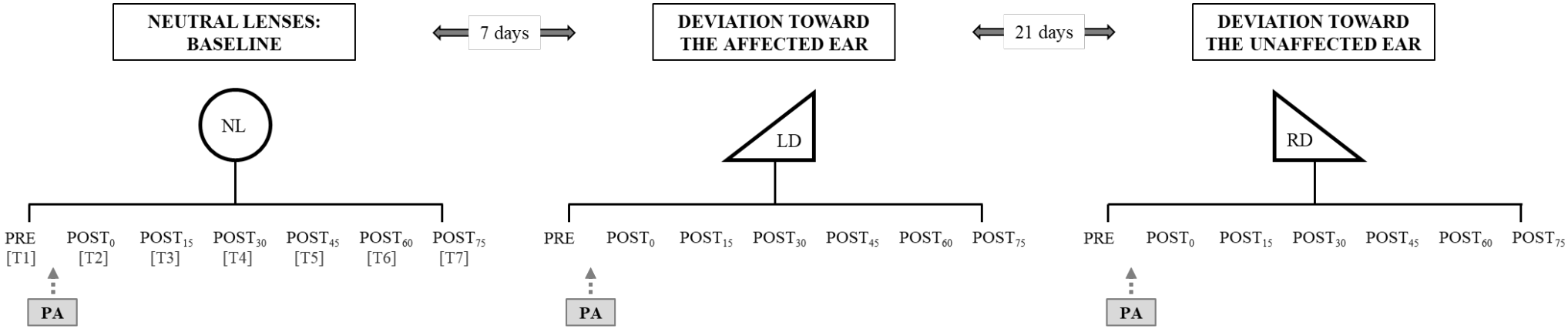


Fig. 1 – Experimental procedure. *NL: Neutral Lenses; LD: Leftward optical deviation; RD: Rightward optical deviation; PRE: Pretest; $POST_n$: The number corresponds to the delay (in min) between the end of prism adaptation and the posttest; T1 to T7 correspond to the seven tests performed during the neutral lenses session; PA: Prism adaptation.*

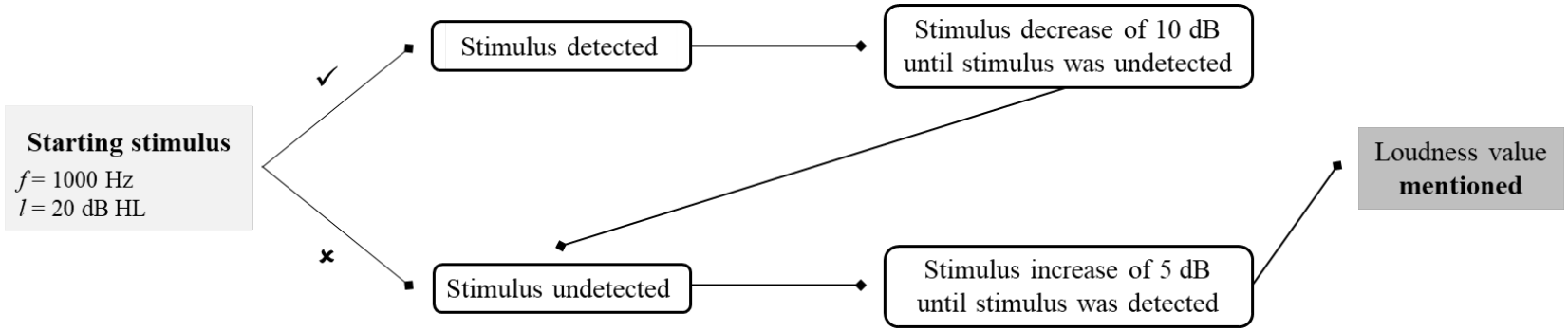


Fig. 2 – Procedure of the pure tone audiometry. *f: frequency; I: loudness.*

2.3. Pure tone audiometry

The pure tone audiometry allowed the determination of R. B.'s auditory thresholds and the completion of an audiogram for each ear (Fig. 2). The audiometric test was accomplished in a quiet room thanks to the Electronica AudiTest system, a CE medical device with an adjustable sound level (-10 dB to 100 dB HL). Stimuli were pulsed pure tones lasting three seconds, presented through noise-isolating Sennheiser headphones (HD 202 model) over a range of eleven auditory frequencies (125 Hz, 250 Hz, 500 Hz, 750 Hz, 1000 Hz, 1500 Hz, 2000 Hz, 3000 Hz, 4000 Hz, 6000 Hz, 8000 Hz). In a first step, R. B. was familiarized with the stimuli presented in each ear, with a frequency equal to 1000 Hz and a loudness equal to 20 dB HL. Then comes the measure of the perception threshold for each of the eleven frequencies. Three blocks of stimuli were presented to each ear. One block was composed of (1) the presentation of the reference frequency, which was always 1000 Hz, followed by (2) the increasing presentation of frequencies higher than 1000 Hz (i.e., 1500 Hz, 2000 Hz, 3000 Hz, 4000 Hz, 6000 Hz, 8000 Hz), then there was (3) an intermediate test of 1000 Hz followed by (4) the decreasing presentation of frequencies lower than 1000 Hz (i.e., 750 Hz, 500 Hz, 250 Hz, 125 Hz). For each auditory frequency tested, the starting loudness was fixed to 20 dB HL. If R. B. did not detect the stimulus, the experimenter increased the loudness of 5 dB HL until the stimulus was perceived. If the stimulus was detected, the experimenter decreased the loudness of 10 dB HL until the stimulus was no longer perceived. When the stimulus became undetected, the experimenter increased the stimulus of 5 dB HL until it was detected by R. B. The loudness value of the last sound perceived was reported on an audiogram. After the presentation of the three blocks, the perception threshold was defined as the hearing level of the lowest decibel for which R. B. detected a frequency at least two times out of three (American National Standards Institute, 2004).

2.4. Tinnitus spectrum assessment (tinnitus matching)

The tinnitus spectrum was assessed by identifying its two main features: pitch and loudness. The Tone Generator software (https://www.nch.com.au/tonegen/index.html), developed by the NCH Software company, is an easy-to-use program that can be used as a sound generator to realize acoustic tests. The software creates pure tones for tonal tinnitus or white noise for complex tinnitus. It was combined with the WavePad plugin

(https://www.nch.com.au/wavepad/fr/free-vst-plugins.html), an audio editor also developed by the NCH Software company to arrange sound recordings. The plugin is an equalizer, which allows the application of a band-pass filter to the auditory signal in order to match the generated sound on the pitch of the tinnitus. R. B. sat in a quiet room and did not see what was displayed on the computer screen. The generated sound was played through noise-isolating Sennheiser headphones (HD 202 model) in the unaffected ear only and the patient had to match it to his tinnitus on both pitch and loudness. At the beginning, the experimenter played a white noise centered on 100 Hz. According to the indications of R. B., the experimenter adjusted the band-pass filter in steps of 500 Hz. If frequency exceeded that of tinnitus, the experimenter decreased it in steps of 200 Hz. The frequency was then refined in steps of 100 Hz until it matched the auditory pitch of the tinnitus. After pitch matching, R. B. indicated to the experimenter to decrease or increase the sound volume to adjust the loudness of the tinnitus. A sound level meter Lutron SL-4001 indicated the loudness value out of headphones. The tinnitus loudness was expressed in dB SL (decibel sensation level), which corresponds to individual intensity in relation to the patient's auditory threshold measured in dB HL for the tested frequency. Specifically, if a pure sound of 1000 Hz at 40 dB HL is presented to a subject A who has a threshold of 15 dB HL for this frequency, this corresponds to a loudness of 25 dB SL (40 minus 15). For another subject B who has a threshold of 5 dB HL, the same stimulus will correspond to 35 dB SL (40 minus 5).

2.5. Discomfort assessment

The discomfort was assessed by using the visual analog scale that we have developed (see Appendix 1). The scale was vertical to avoid attentional and representational spontaneous bias of pseudoneglect in the horizontal space (e.g., McCourt & Jewell, 1999), which can be modulated by prism adaptation (for a review see Michel, 2016). Moreover, the scale was two-sided. The part seen by R. B. was composed of seven smileys expressing seven levels of discomfort. The other part hidden from R. B. was a numerical scale graduated from 0 (i.e., no discomfort) to 10 (i.e., unbearable discomfort). R. B. did not carry out the task himself in order to avoid any deadaptation because of short-lived aftereffects. The experimenter was slowly dragging the cursor, from 0 to 10, until R. B. told him to stop.

2.6. Manual line-bisection task

All participants performed a manual line-bisection task in order to study the impact of tinnitus on spatial representation and to evaluate the representational aftereffects of prism adaptation. Ten lines of 300 mm length and 1 mm width were presented one by one on A3 sheets. R. B. and the control group were given a pencil and had to place a mark on the center of each line presented by the experimenter. Movements of participants were realized slowly to avoid contamination of the movement by the sensorimotor aftereffects.

2.7. Open-loop pointing task

To assess effective development of prism adaptation, all participants achieved the open-loop pointing task (ten trials) before prism adaptation (i.e., pretest) and after prism adaptation (i.e., posttests). They were asked to point a sagittal target (black dot, 6 mm diameter) placed 25 cm from the starting position of his right hand. In each trial, the experimenter first asked participants to look at the target. Then the participants closed their eyes and pointed the target by keeping their eyes closed during movement execution and between each trial. At the end of each pointing, the experimenter passively replaced participants' right index finger in the starting position. These precautions prevented the deadaptation of participants during the task by reducing all the visuo-spatial cues relative to sensorimotor realignment (Redding & Wallace, 1997).

2.8. Prism adaptation procedure

R. B. and the control group underwent the prism adaptation procedure immediately after pretest. The first session was a control session, in which the participants wore neutral lenses, which did not modify the visual field. For the following two sessions, participants wore prism goggles producing a 15° visual lateral shift of the visual field. They were exposed to a leftward optical deviation, seven days after the control session. They were then exposed to a rightward optical deviation, twenty-one days after exposure to the leftward optical deviation (see Fig. 1). In a horizontal working plan, nine visual-colored targets (6 mm diameter, space interdots: 4 cm) were placed 25 cm from the starting position of the hand of the participants. They were asked to point successively to each of the nine targets as fast as possible according to the order indicated by the experimenter. The procedure lasted about 20 min and involved

four blocks of 81 pointing trials. Vision of the starting position of the hand was hidden in order to ensure the optimal development of prism adaptation (Redding & Wallace, 1997).

2.9. Data analyses

No part of the study analyses was pre-registered prior to the research being conducted.

For all participants, the results of the open-loop pointing task and the manual line-bisection task were expressed as mean, and the pretests were compared to zero by using a one-sample comparison.

For the data obtained by R. B., nonparametric statistical analyses were performed by using a Mann-Whitney U test to compare the posttests with the pretest (e.g., Pretest *vs*. $Posttest_0$). A correction of the *p*-values was achieved according to the Bonferroni method, and the mentioned *p*-values correspond to the adjusted *p*-values. This analyze could not be used for the measures of tinnitus parameters (pitch, loudness, and discomfort) since we collected only one data per test (Pretest and Posttests). No statistical analysis was then made, and the results were presented in a descriptive way.

For the data obtained by the control group, a Friedman ANOVA allowed to compare repeated measures obtained during the open-loop pointing task and the line-bisection task. Because of the small sample size, a descriptive analyze compared R. B. to the control group.

3. RESULTS

3.1. Pure tone audiometry

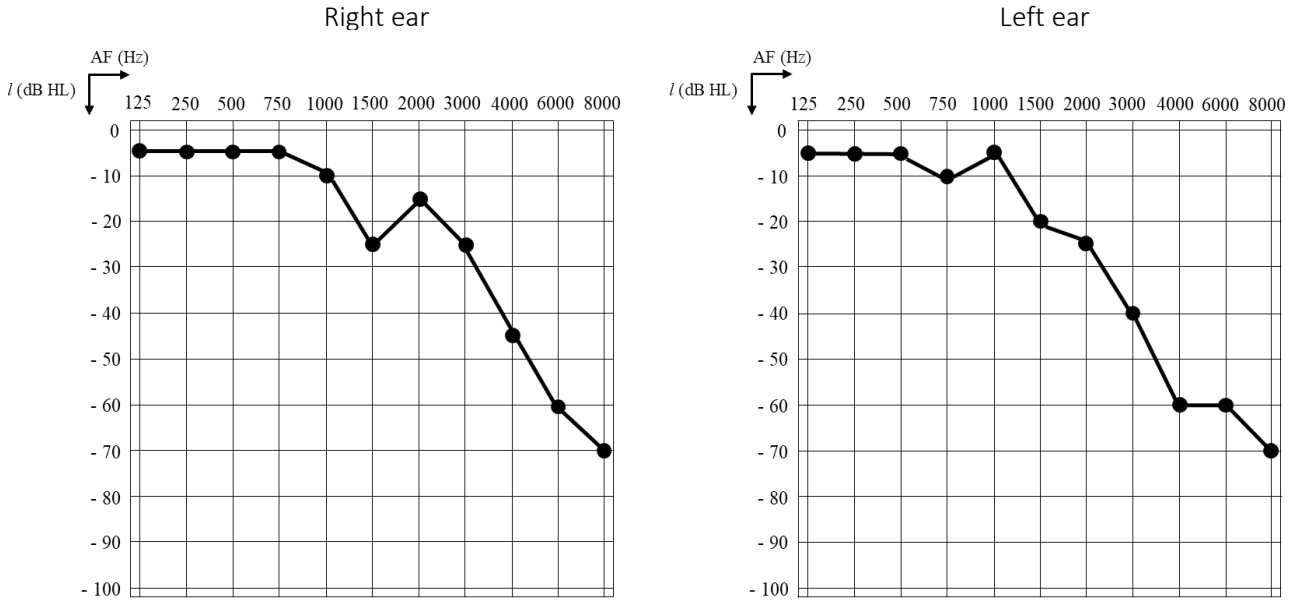


Fig. 3 – Audiogram of the participant R. B. *AF: Auditory frequencies; l: Loudness; HL: Hearing level.*

As displayed in Fig. 3, the audiogram of R. B. showed a presbycusis pattern, with downward-sloping pure tone thresholds from 1500 Hz until 8000 Hz for both ears. The decline was more marked in the left ear from 2000 Hz to 4000 Hz. At 3000 Hz, corresponding to the frequency of R. B.'s tinnitus (see section *Measure of the tinnitus pitch* below), the hearing loss was 40 dB HL for the left ear (i.e., the affected ear) whereas it was 25 dB HL for the right ear (i.e., the unaffected ear).

3.2. Open-loop pointing task

3.2.1. The tinnitus sufferer R. B.

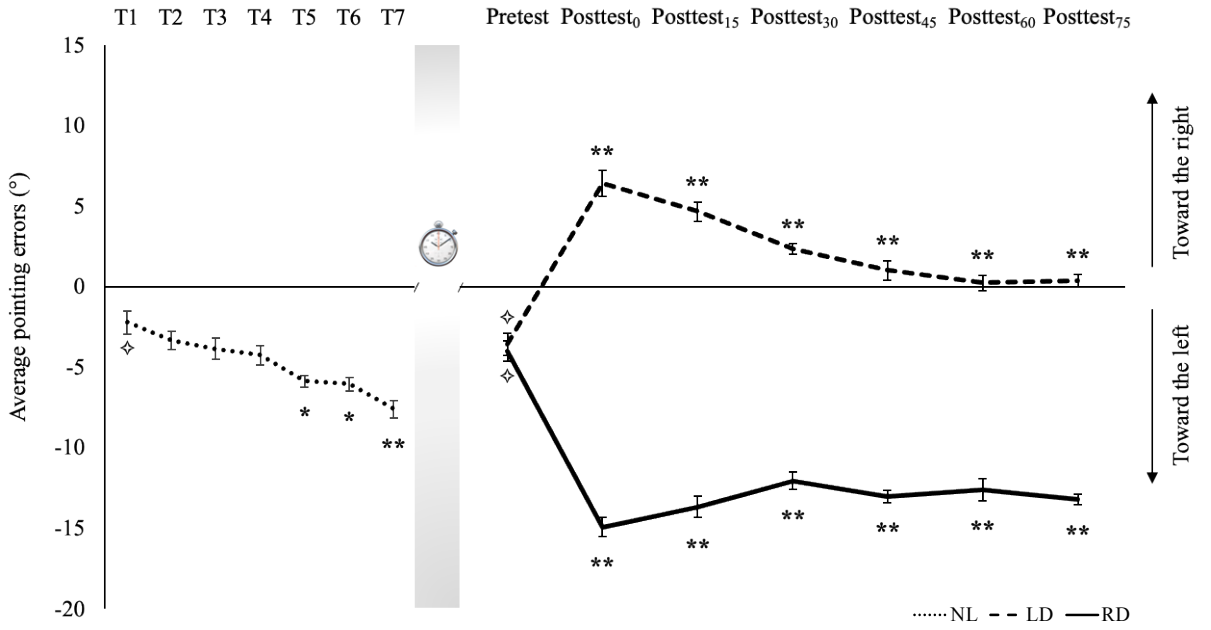


Fig. 4 – Average of pointing errors for pretest and posttests as a function of the deviation in R. B. *NL: Neutral lenses; LD: Left deviation; RD: Right deviation. T1 to T7 correspond to the seven tests performed during the neutral lenses session: T1 was performed before goggle exposure, T2 to T7 were performed after goggle exposure. The gray band illustrates the time delay between the neutral lenses session and each prism adaptation session (LD: 7 days; RD: 28 days). Each posttest was compared to the pretest; * p < .05; ** p < .01. Each pretest was compared to 0; ✧ p < .01.*

In pretests, R. B. showed a bias toward the left side of space (negative values in Fig. 4), which differed significantly from 0 in each session (NL: $t(9) = -3.037$; $p = .014$; LD: $t(9) = -5.394$; $p < .001$; RD: $t(9) = -6.298$; $p < .001$). A nonparametric Mann-Whitney U test was performed to compare the posttests with the pretest (e.g., neutral lenses session: T1 *vs.* T2; prism adaptation: Pretest *vs*. $Posttest_0$). In the neutral lenses session (NL; dotted line), a nonsignificant slight deviation was observed toward the left side of space throughout the first three testing phases in comparison to T1 (i.e., T2, T3, T4; all *ps* > .10). From T5 to T7, this leftward bias became significantly more marked in comparison to T1 (T5: $Z = 2.956$; $p = .019$; T6: $Z = 3.107$; $p = .011$; T7: $Z = 3.485$; $p = .003$). Adaptation to a leftward optical deviation (LD; dashed line) produced a significant shift toward the right side of space (positive values in Fig. 4), from $Posttest_0$ until the end of the experiment ($Posttest_0$: $Z = -3.746$; $p = .001$; $Posttest_{15}$: $Z = -3.747$; $p = .001$; $Posttest_{30}$: $Z = -3.747$; $p = .001$; $Posttest_{45}$: $Z = -3.399$; $p = .004$; $Posttest_{60}$: $Z = -3.191$; $p = .009$; $Posttest_{75}$: $Z = -3.191$; $p = .009$). Adaptation to a rightward optical deviation (RD; solid line)

caused a significant shift toward the left side of space (negative values in Fig. 4), from $Posttest_0$ until the end of the experiment ($Posttest_0$: Z = -3.746; p = .001; $Posttest_{15}$: Z = -3.746; p = .001; $Posttest_{30}$: Z = -3.747; p = .001; $Posttest_{45}$: Z = -3.747; p = .001; $Posttest_{60}$: Z = -3.747; p = .001; $Posttest_{75}$: Z = -3.747; p = .001).

The presence of significant sensorimotor aftereffects in the opposite direction of the optical deviation from $Posttest_0$ to $Posttest_{75}$ indicated that R. B. was correctly adapted to both optical deviations, and that the adaptation remained until the end of the experiment.

3.2.2. The control group

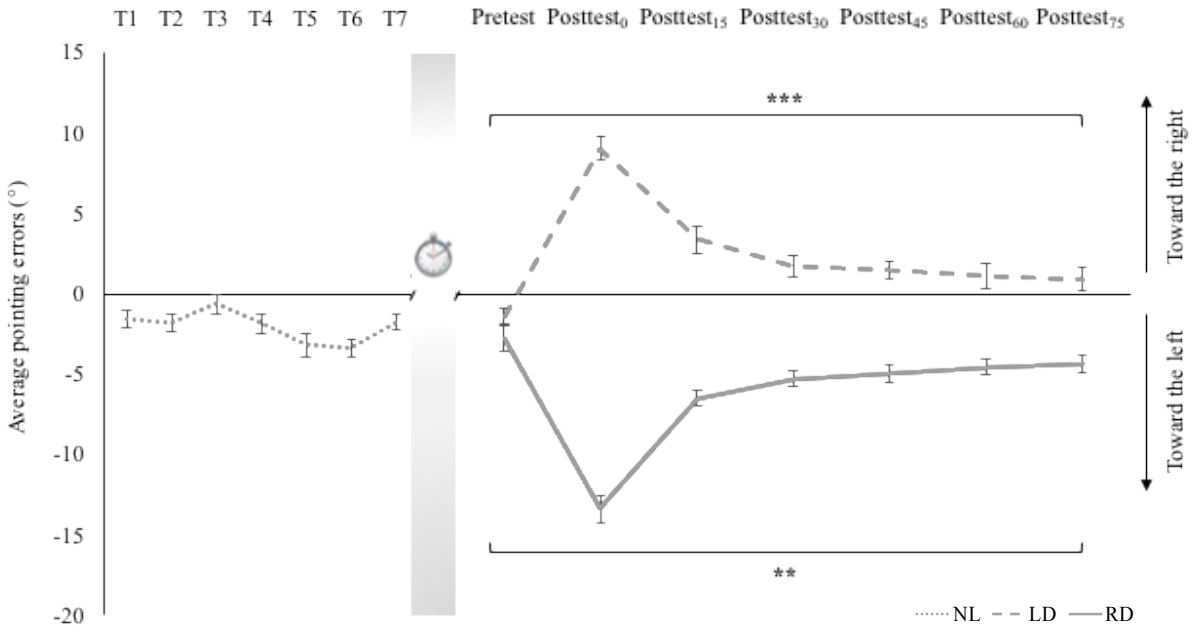


Fig. 5 – Average pointing errors for pretest and posttests as a function of the deviation in the control group. *NL: Neutral lenses; LD: Left deviation; RD: Right deviation. T1 to T7 correspond to the seven tests performed during the neutral lenses session: T1 was performed before goggle exposure, T2 to T7 were performed after goggle exposure. The gray band illustrates the time delay between the neutral lenses session and each prism adaptation session (LD: 7 days; RD: 28 days). Time effect: ** p < .01; *** p < .001.*

In pretests, the control group presented a bias directed toward the left part of space, which did not differ significantly from 0 in each session (NL: $t(4)$ = -0.650; p = .551; LD: $t(4)$ = -0.879; p = .429; RD: $t(4)$ = -1.786; p = .149). A Friedman ANOVA was performed to test sensorimotor performances across all testing phases (i.e., Pretest and Posttests). In the neutral lenses session (NL; dotted line), no significant sensorimotor time effect was observed (p = .433). Adaptation to a leftward optical deviation (LD; dashed line) produced a significant shift toward

the right side of space (positive values in Fig. 5; time effect: $p < .001$), and adaptation to a rightward optical deviation (RD; solid line) caused a significant shift toward the left side of space (negative values in Fig. 5; time effect: $p = .014$).

3.3. Manual line-bisection task

3.3.1. The tinnitus sufferer R. B.

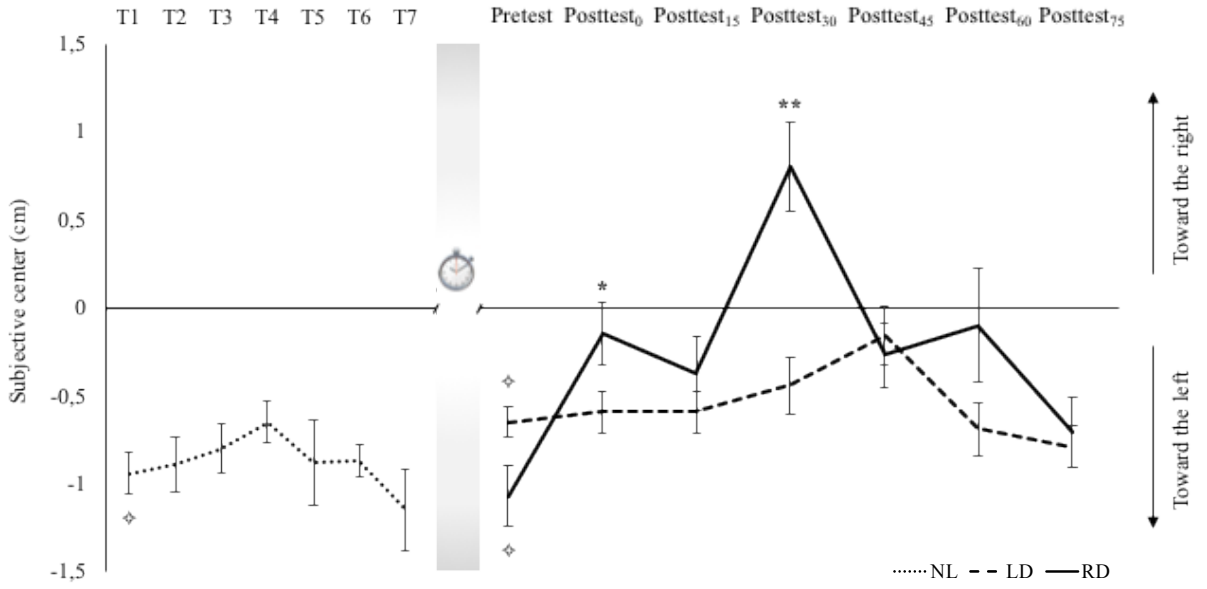


Fig. 6 – Subjective center of the lines for pretest and posttests as a function of the deviation in R. B. *NL: Neutral lenses; LD: Left deviation; RD: Right deviation. T1 to T7 correspond to the seven tests performed during the neutral lenses session: T1 was performed before goggle exposure, T2 to T7 were performed after goggle exposure. The gray band illustrates the time delay between the neutral lenses session and each prism adaptation session (LD: 7 days; RD: 28 days). Each posttest was compared to the pretest; * p < .05; ** p < .01. Each pretest was compared to 0; ✧ p < .001.*

In pretests, R. B. showed a bias toward the left side of space, which differed significantly from 0 in each session (NL: $t(9) = -7.932$; $p < .001$; LD: $t(9) = -7.344$; $p < .001$; RD: $t(9) = -6.087$; $p < .001$). A nonparametric Mann-Whitney U test was used to compare the posttests with the pretest (e.g., neutral lenses session: T1 *vs*. T2; prism adaptation: Pretest *vs*. $Posttest_0$). In the neutral lenses session (NL; dotted line), the performances were stable around -1 cm from the center of the line, no significant change was observed between T1 and all posttests (all *ps* > .10). Adaptation to a leftward optical deviation (LD; dashed line) produced a nonsignificant shift toward the right (all *ps* > .10). In a descriptive way (see Fig. 6), adaptation to a rightward optical deviation (RD; solid line) caused a large shift toward the right side of space. The bias produced

by prism adaptation was then fluctuant but remained shifted toward the right compared to the pretest. This relative rightward bias compared to the pretest lasted until one hour after prism removal. In a statistical way, adaptation to a rightward optical deviation significantly shifted the subjective center of R. B. toward the right compared to the pretest immediately after adaptation in $Posttest_0$ (0.92 cm right of the pretest; Z = -2.849; p < .026), and 30 min after prism removal (1.87 cm right of the pretest; Z = -3.593; p < .002). The aftereffects in $Posttest_{45}$ were close to be significantly different from the Pretest (0.80 cm right of the pretest; Z = -2.613; p = .054). In $Posttest_{15}$ (0.70 cm right of the pretest), $Posttest_{60}$ (0.97 cm right of the pretest) and $Posttest_{75}$ (0.36 cm right of the pretest), the shift of the subjective center toward the right side of space was no longer significant (all *ps* > .10).

Adaptation to a rightward optical deviation shifted the estimation of the center of horizontal lines toward the right side of space compared to the pretest, and the effects were early, large, and presents until 30 minutes after prism removal.

3.3.2. The control group

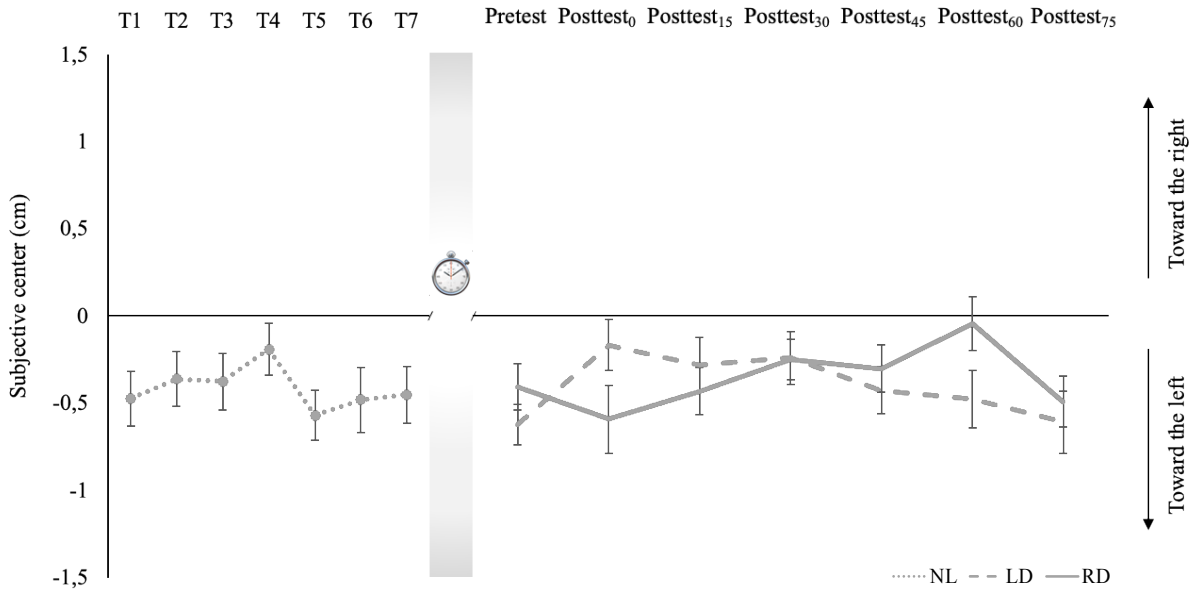


Fig. 7 – Subjective center of the lines for pretest and posttests as a function of the deviation in the control group. *NL: Neutral lenses; LD: Left deviation; RD: Right deviation. T1 to T7 correspond to the seven tests performed during the neutral lenses session: T1 was performed before goggle exposure, T2 to T7 were performed after goggle exposure. The gray band illustrates the time delay between the neutral lenses session and each prism adaptation session (LD: 7 days; RD: 28 days).*

In pretests, the control group presented a trend directed toward the left part of space, which did not differ significantly from 0 in each session (NL: $t(4) = -1.527$; $p = .201$; LD: $t(4) = -2.612$; $p = .059$; RD: $t(4) = -0.914$; $p = .413$). A Friedman ANOVA was performed to test effects of prism adaptation on the line-bisection task. Exposure to neutral lenses (NL; dotted line) and adaptation to a rightward prism adaptation did not produce significant time effect (NL: $p = .415$; RD: $p = .281$). In a descriptive way, adaptation to a leftward optical deviation (LD; dashed line) tended to shift the line bisection toward the right in $Posttest_0$, and the performance returned to its baseline. In a statistical way, no significant time effect was observed ($p = .860$).

3.4. Measure of the tinnitus pitch

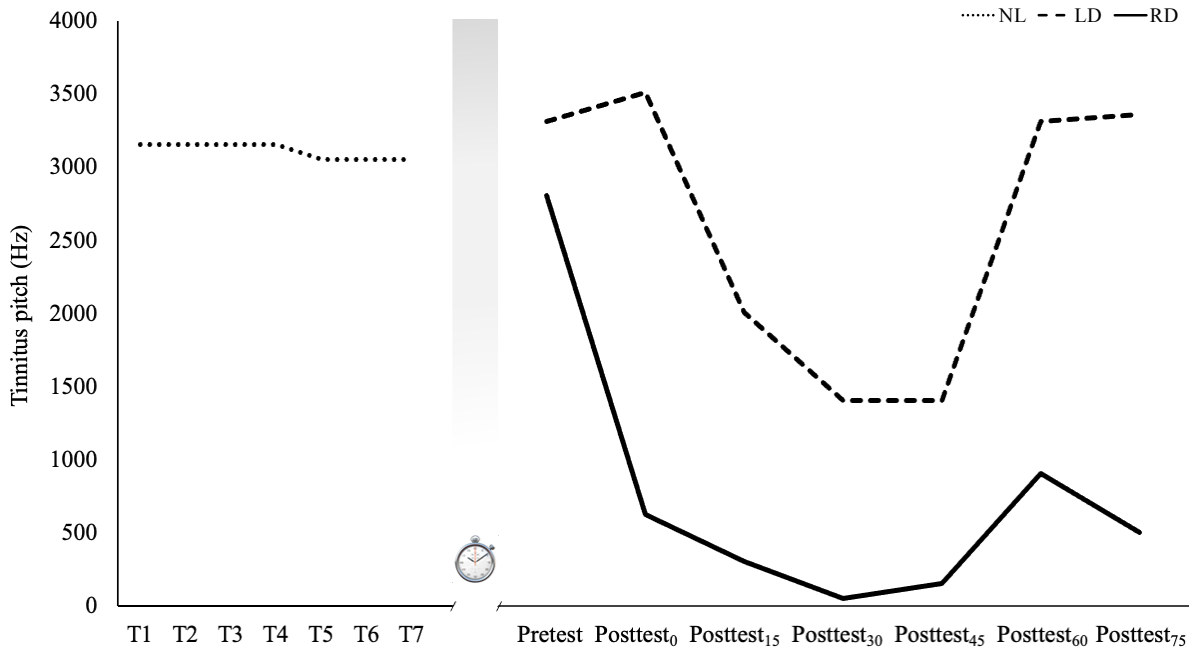


Fig. 8 – Estimation of the tinnitus pitch for each test throughout the three experimental sessions. *NL: Neutral lenses; LD: Left deviation; RD: Right deviation. T1 to T7 correspond to the seven tests performed during the neutral lenses session: T1 was performed before goggle exposure, T2 to T7 were performed after goggle exposure. The gray band illustrates the time delay between the neutral lenses session and each prism adaptation session (LD: 7 days; RD: 28 days).*

In pretests, the values of the estimated tinnitus pitch were relatively constant (NL: 3150 Hz; LD: 3300 Hz; RD: 2800 Hz). No variation was observed neither through the seven tests of the neutral lenses session (NL: T1 to T7) nor between the seven tests of the neutral lenses session and the pretests of both prism adaptation sessions (LD and RD). These results support a stable tinnitus pitch assessment by R. B (see left side of Fig. 8). A time effect occurred during each prism adaptation session (see right side of Fig. 8). Adaptation to a leftward optical

deviation (LD; dashed line) produced a decrease of the pitch 15 min after prism removal ($Posttest_{15}$: 2000 Hz, i.e., 1300 Hz less than in Pretest). The drop lasted in $Posttest_{30}$ and in $Posttest_{45}$ ($Posttest_{30}$ and $Posttest_{45}$: 1400 Hz, i.e., 1900 Hz less than in Pretest), and the pitch returned to its baseline level in $Posttest_{60}$ and $Posttest_{75}$. Adaptation to a rightward optical deviation (RD; solid line) caused an early drastic decrease of the pitch, immediately after adaptation ($Posttest_0$: 625 Hz, i.e., 2175 Hz less than in Pretest), and lasted in $Posttest_{15}$ (300 Hz, i.e., 2500 Hz less than in Pretest). The pitch reached its minimum value 30 min after prism removal ($Posttest_{30}$: 50 Hz, i.e., 2750 Hz less than in Pretest), and slightly increased until the end of the experiment, staying very far from its baseline value ($Posttest_{45}$: 150 Hz, i.e., 2650 Hz less than in Pretest; $Posttest_{60}$: 900 Hz, i.e., 1900 Hz less than in Pretest; $Posttest_{75}$: 500 Hz, i.e., 2300 Hz less than in Pretest).

Prism adaptation to both optical deviations decreased the value of the perceived pitch, but the effects were earlier, larger and more durable after adaptation to a rightward optical deviation with a spike 30 min after prism removal, as for manual line-bisection task.

3.5. Measure of the tinnitus loudness

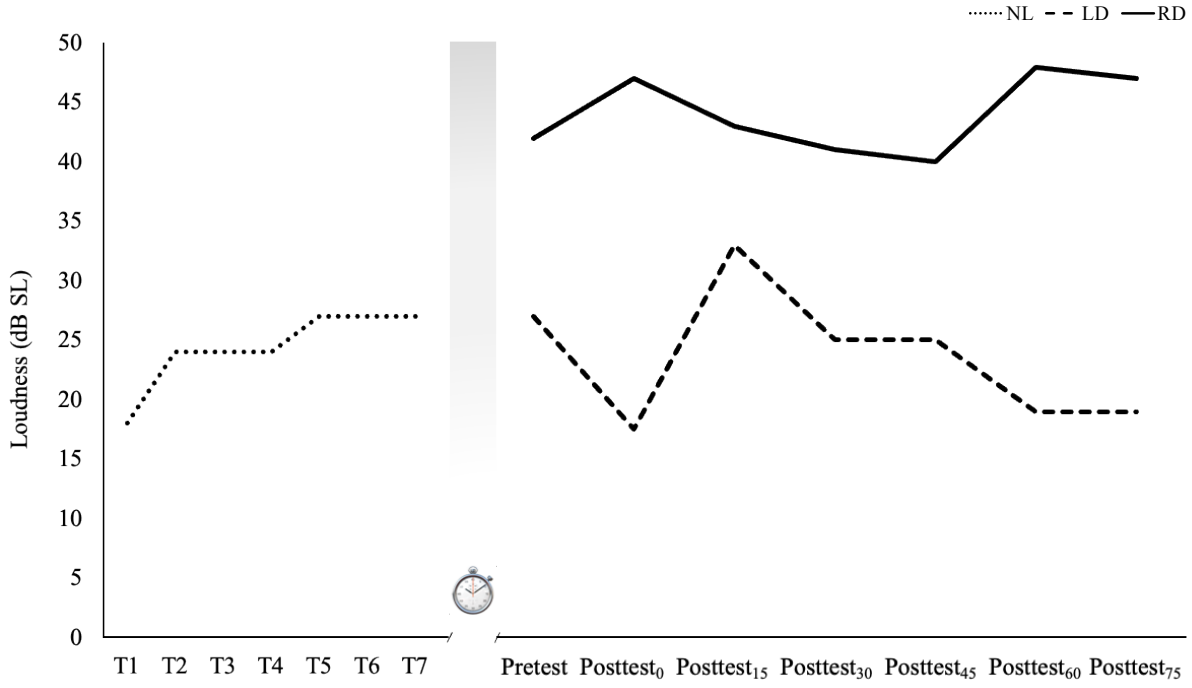


Fig. 9 – Estimation of the loudness of tinnitus for pretest and posttests as a function of the deviation. *NL: Neutral lenses; LD: Left deviation; RD: Right deviation. T1 to T7 correspond to the seven tests performed during the neutral lenses session: T1 was performed before goggle exposure, T2 to T7 were performed after goggle exposure. The gray band illustrates the time delay between the neutral lenses session and each prism adaptation session (LD: 7 days; RD: 28 days).*

The tinnitus loudness was higher in pretest for the rightward prism adaptation session (42 dB SL) in regard to the other two sessions (NL: 18 dB SL; LD: 27 dB SL). The tinnitus loudness slightly increased through the seven tests of the neutral lenses session (NL; T1: 18 dB SL to T7: 27 dB SL; see left side of Fig. 9). Adaptation to a leftward optical deviation (LD; dashed line; see right side of Fig. 9) decreased immediately the loudness after prism removal ($Posttest_0$: 9.5 dB SL less than in Pretest). A peak of increase happened 15 min after prism removal (6 dB SL than in Pretest), and the loudness returned its baseline in $Posttest_{30}$ and $Posttest_{45}$. The loudness slightly decreased until the end of experiment ($Posttest_{60}$ and $Posttest_{75}$: 19 dB SL). After adaptation to a rightward optical deviation (RD; solid line; see right side of Fig. 9), only slight fluctuations of the loudness were observed during the experiment.

3.6. Discomfort assessment

In the three sessions, the discomfort level was the same and remained constant throughout the sessions. It reached level 5 of the scale, corresponding to a moderate discomfort. Despite the regular results on the discomfort scale, R. B. spontaneously reported being less bothered by its tinnitus as the experiment progressed, during the prism adaptation sessions (i.e., LD, RD).

4. DISCUSSION

The current case study provides three fundamental results concerning tinnitus: 1) the expression of tinnitus throughout sensorimotor behavior during open-loop pointing task and line-bisection task, 2) the aftereffects of adaptation to a rightward optical deviation on the line-bisection task, and 3) the aftereffects of prism adaptation on tinnitus features.

First, the performances of R. B. in the open-loop pointing task and in the manual line-bisection task were biased toward the left side of space in pretests, that is, toward the side of his tinnitus. Even if it was nonsignificant, an initial leftward bias tended to be present for these both tasks in the control group too, but it seemed to be less pronounced than the one of R. B. Named pseudoneglect in the line-bisection task (for a review see Jewell & McCourt, 2000), this bias is frequently observed in healthy people and explained by the dominance of the right hemisphere in visuo-spatial processes (Corballis, 2003; Fink et al., 2000, 2001; Zago et al., 2017). However, the leftward bias observed in our study could be surprising because of the participant's advanced age (i.e., 75 years old for R. B. and 77 years old for the control group). It has been previously reported that in elderly people, pseudoneglect is suppressed or reversed to a bias toward the right side of space (Schmitz & Peigneux, 2011; for a review see Jewell & McCourt, 2000). The bias of pointing and the representational bias observed in R. B. could be explained by an attentional bias toward the affected ear. A similar bias was observed in an auditory attentional task in which the tinnitus sufferers showed difficulties to divert their attention from the affected ear (e.g., Cuny et al., 2004; Trevis et al., 2016). It is thus worth underlining for the open-loop pointing task that the leftward bias in pretest could also reflect the attentional bias toward the affected ear for two reasons. First, the initial leftward bias increased through the neutral lenses session for R. B., whereas the performance of the control group remained stable. Second, after prism adaptation to a rightward optical deviation, the pointing performance of the control group decreased 15 minutes after prism removal (i.e., classical sensorimotor deadaptation), whereas this was not the case for R. B., who continued to show marked sensorimotor aftereffect (i.e., absence of sensorimotor deadaptation). All these information indicate that the tinnitus would seem to draw the spatial attention toward the side of the affected ear. A larger study involving sufferers of unilateral tinnitus (in either left ear or right ear) should allow us to clarify this point, in particular by dissociating the

manifestations of pseudoneglect from the attentional and representational bias related to the ear affected by the tinnitus.

The second interesting result was the shift of the estimation of the center of line in a manual bisection-line task to the right compared to pretest after prism adaptation to a rightward optical deviation (i.e., optical deviation toward the unaffected ear), with an immediate, long, strong, and significant aftereffect. Only the rightward optical deviation produced representational aftereffects toward the right part of space in R. B., whereas only leftward optical deviation caused these aftereffects in healthy participants (e.g., Colent et al., 2000; for a review see Michel, 2016). The control group tended to bisect the line toward the right part of space in comparison to their initial performance after adaptation to a leftward optical deviation, but no significant aftereffects were observed. This result could be explained by the very small sample size (N = 5), and/or the nonsignificant initial leftward bias, whose presence conditions the development of aftereffects in the line-bisection task after prism adaption to a leftward optical deviation (e.g., Goedert, LeBlanc, Tsai, & Barrett, 2010). The divergence observed in R. B. between sensorimotor aftereffects (i.e., opposite to the optical deviation) and line-bisection aftereffects (i.e., in the same direction than the rightward optical deviation) suggests a potential specific reaction to prism adaptation in patients with tinnitus in a spatial representational task. The aftereffects observed after adaptation to a rightward optical deviation could be therapeutic, like those shown in phantom pain (Foncelle et al., 2021; Sumitani et al., 2007). In a recent study investigating the influence of prism adaptation in a patient suffering from phantom pain in the left hand, adaptation to a rightward optical deviation shifted proprioceptive straight-ahead toward the right only when the patient performed the experimental tasks with her left hand (Foncelle et al., 2021). In the same vein, Sumitani and collaborators (2007) used the visual subjective body-midline task and observed similar outcomes. Altogether with our results, this suggests that prism adaptation to an optical deviation toward the unaffected side might rebalance the distribution of spatial attention initially focused on the affected side.

The third powerful result was the first demonstration of prism adaptation aftereffects on unilateral tinnitus. Both optical deviations decreased the perceived tinnitus pitch, with earlier and larger effect after adaptation to a rightward optical deviation (i.e., toward the unaffected ear). The aftereffects lasted approximatively 30 minutes after adaptation to a leftward optical deviation, and until the end of the experiment for the rightward optical

deviation (i.e., 75 minutes). Whatever the optical deviation used, prism exposure only resulted in weak fluctuations of the tinnitus loudness. In tinnitus, there is an aberrant neuronal activity accompanied by a reorganization of the cortical auditory areas (Mühlnickel et al., 1998; for a review see De Ridder et al., 2011). An exposition to prism adaptation to a deviation toward the unaffected ear could act on this plasticity in a transitory way by reducing tinnitus perception.

Concerning the discomfort caused by the tinnitus, according to the visual analog scale, no change was observed regardless the experimental session. However, during the sessions of prism adaptation (i.e., LD, RD), R. B. mentioned to the experimenter a decrease in his tinnitus perception, as if he "forgot" his tinnitus. The spontaneous feeling freely reported by R. B. differed from data obtained with the scale probably because, despite all precautions, the discomfort assessment with the scale was not sensitive enough. Moreover, in the literature, the correlation between the discomfort assessment and the audiological characteristics of tinnitus (i.e., pitch and loudness) is still unclear. Concerning loudness, some authors suggested a dissociation between tinnitus experience and loudness matching—a high tinnitus loudness perceived by the patients being not systematically linked to a high discomfort (Colagrosso, Fournier, Fitzpatrick, & Hébert, 2019; Noroozian et al., 2017)—whereas others assumed the opposite (Al-Swiahb et al., 2016; Nascimento et al., 2019). Concerning pitch, although no link between pitch and discomfort was reported in the literature (e.g., Colagrosso et al., 2019), Key and Payne (1981) observed that high frequencies would be more annoying than low frequencies. Our results suggest that the decrease in pitch observed after prism exposure to both optical deviations led to a decreased tinnitus perception in R. B., in line with the decreased disturbance spontaneously reported by R. B.

As already mentioned, tinnitus seems to be linked to a disturbed attention. In comparison with healthy participants, tinnitus sufferers showed a reduced performance in attentional tasks (e.g., Cuny et al., 2014; Leong et al., 2020; Stevens, Walker, Boyer, & Gallagher, 2007; Trevis et al., 2016), as well as a decreased attentional network activity at rest (Kandeepan et al., 2019) and during attentional task (Husain, Akrofi, Carpenter-Thompson, & Schmidt, 2015; Lima et al., 2019). Attention appears to be crucial for tinnitus experience; directing attention of patients away from tinnitus by focusing on another stimulus would decrease the tinnitus perception (Colagrosso et al., 2019). Although weaker than the decrease observed in our study, an attentional training has already reduced the tinnitus pitch by directing attention toward auditory stimuli different from the tinnitus (Spiegel et al., 2015). Our results associated with

those of Spiegel et al. (2015) suggest that modulating attention of the tinnitus sufferers could be an effective way to reduce the tinnitus perception.

Finally, the results obtained for the tinnitus pitch match with those obtained in the manual line-bisection task, especially after adaptation to a rightward optical deviation: the minimum perceived pitch and the maximum shift of the subjective center toward the right side were observed 30 min after rightward prism removal. Our results suggest a link between the modulation of spatial representation and the modulation of the perceived tinnitus pitch. The line-bisection task seemed to reflect changes in the tinnitus perception and could be an interesting tool to indirectly assess tinnitus.

In summary, our preliminary results provided the first demonstration that prism adaptation to an optical deviation toward the unaffected side influence tinnitus perception and might represent a therapeutic approach to alleviate tinnitus. Although both optical deviations were effective, an exposure to prism adaptation toward the unaffected ear (in the present case, to a rightward optical deviation) resulted in a larger decrease of the tinnitus pitch. The initial representational bias observed toward the tinnitus side in the line-bisection task in pretests could suggest a focused attention toward the tinnitus side. Prism adaptation toward the unaffected ear (in the present case, to a rightward optical deviation) shifted the bias toward the unaffected ear. According to these results, spatial representation could be a new tool to indirectly assess the tinnitus. A limitation of our study was the difference in the initial loudness level between the three experimental conditions (see Fig. 7) and the overall weak discomfort perceived by the patient. That might have prevented the observation of significant aftereffects on these parameters. Further studies, including more tinnitus sufferers, are needed to confirm our preliminary results. To conclude, the current study suggests that prism adaptation may have benefits on unilateral tinnitus and opens a new avenue for the treatment of unilateral tinnitus.

5. FUNDINGS

This research was supported by grants from the “Agence Nationale de la Recherche” (ANR-20-CE28-0022-01) awarded by Carine MICHEL (principal investigator).

6. REFERENCES

Al-Swiahb, J. N., Hwang, E. S., Kong, J. S., Kim, W. J., Yeo, S. W., & Park, S. N. (2016). Clinical and audiologic characteristics of patients with sensorineural tinnitus and its association with psychological aspects: an analytic retrospective study. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology*, *273*(12), 4161–4165. https://doi.org/10.1007/s00405-016-4108-0

American National Standards Institute. *Methods for manual pure-tone threshold audiometry (ANSI S3.6-2004)*. (2004). New-York.

Baguley, D., McFerran, D., & Hall, D. (2013). Tinnitus. *The Lancet*, *382*(9904), 1600–1607. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(13)60142-7

Berberovic, N., & Mattingley, J. B. (2003). Effects of prismatic adaptation on judgements of spatial extent in peripersonal and extrapersonal space. *Neuropsychologia*, *41*(4), 493–503. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00090-8

Berberovic, N., Pisella, L., Morris, A. P., & Mattingley, J. B. (2004). Prismatic adaptation reduces biased temporal order judgements in spatial neglect. *NeuroReport*, *15*(7), 1199–1204. https://doi.org/10.1097/00001756-200405190-00024

Bultitude, J. H., & Rafal, R. D. (2010). Derangement of body representation in complex regional pain syndrome: Report of a case treated with mirror and prisms. *Experimental Brain Research*, *204*(3), 409–418. https://doi.org/10.1007/s00221-009-2107-8

Colent, C., Pisella, L., Bernieri, C., Rode, G., & Rossetti, Y. (2000). Cognitive bias induced by visuo-motor adaptation to prisms. *NeuroReport*, *11*(9), 1899–1902. https://doi.org/10.1097/00001756-200006260-00019

Corballis, P. M. (2003). Visuospatial processing and the right-hemisphere interpreter. *Brain and Cognition*, *53*(2), 171–176. https://doi.org/10.1016/S0278-2626(03)00103-9

Cuny, C., Noreña, A., El Massioui, F., & Chéry-Croze, S. (2004). Reduced attention shift in response to auditory changes in subjects with tinnitus. *Audiology and Neuro-Otology*, *9*(5), 294–302. https://doi.org/10.1159/000080267

De Ridder, D., Elgoyhen, A. B., Romo, R., & Langguth, B. (2011). Phantom percepts: Tinnitus and pain as persisting aversive memory networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*(20), 8075–8080. https://doi.org/10.1073/pnas.1018466108

Fink, G. R., Marshall, J. C., Shah, N. J., Weiss, P. H., Halligan, P. W., Grosse-Ruyken, M., … Freund,

H. J. (2000). Line bisection judgments implicate right parietal cortex and cerebellum as assessed by fMRI. *Neurology*, *54*(6), 1324–1331. https://doi.org/10.1212/WNL.54.6.1324

Fink, G. R., Marshall, J. C., Weiss, P. H., & Zilles, K. (2001). The Neural Basis of Vertical and Horizontal Line Bisection Judgments: An fMRI Study of Normal Volunteers. *NeuroImage*, *14*(1), S59–S67. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0819

Flor, H., Elbert, T., Knecht, S., Wienbruch, C., Pantev, C., Birbaumers, N., … Taub, E. (1995). Phantom-limb pain as a perceptual correlate of cortical reorganization following arm amputation. *Nature*, *375*(6531), 482–484. https://doi.org/10.1038/375482a0

Foncelle, A., Christophe, L., Revol, P., Havé, L., Jacquin-Courtois, S., Rossetti, Y., & Chabanat, E. (2021). Prism adaptation effects in complex regional pain syndrome: A therapo-physiological single case experimental design exploratory report. *Neuropsychological Rehabilitation*, 1–18. https://doi.org/10.1080/09602011.2021.1897629

Fortis, P., Goedert, K. M., & Barrett, A. M. (2011). Prism adaptation differently affects motor-intentional and perceptual-attentional biases in healthy individuals. *Neuropsychologia*, *49*(9), 2718–2727. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.05.020

Goedert, K. M., LeBlanc, A., Tsai, S.-W., & Barrett, A. M. (2010). Asymmetrical effects of adaptation to left and right shifting prisms depends on pre-existing attentional biases. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *16*(5), 795–804. https://doi.org/10.1017/S1355617710000597

Husain, F. T., Akrofi, K., Carpenter-Thompson, J. R., & Schmidt, S. A. (2015). Alterations to the attention system in adults with tinnitus are modality specific. *Brain Research*, *1620*, 81–97. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2015.05.010

Jacquin-Courtois, S., O'Shea, J., Luauté, J., Pisella, L., Revol, P., Mizuno, K., … Rossetti, Y. (2013). Rehabilitation of spatial neglect by prism adaptation. A peculiar expansion of sensorimotor after-effects to spatial cognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *37*(4), 594–609. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.02.007

Jacquin-Courtois, S., Rode, G., Pavani, F., O'Shea, J., Giard, M. H., Boisson, D., & Rossetti, Y. (2010). Effect of prism adaptation on left dichotic listening deficit in neglect patients: glasses to hear better? *Brain*, *133*(3), 895–908. https://doi.org/10.1093/brain/awp327

Jastreboff, P. J. (1990). Phantom auditory perception (tinnitus): Mechanisms of generation and perception. *Neuroscience Research*, *8*(4), 221–254. https://doi.org/10.1016/0168-0102(90)90031-9

Jewell, G., & McCourt, M. E. (2000). Pseudoneglect: A review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia*, *38*(1), 93–110. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00045-7

Kandeepan, S., Maudoux, A., Ribeiro de Paula, D., Zheng, J. Y., Cabay, J. E., Gómez, F., … Soddu, A. (2019). Tinnitus distress: A paradoxical attention to the sound? *Journal of Neurology*, *266*(9), 2197–2207. https://doi.org/10.1007/s00415-019-09390-1

Leong, S. L., Tchen, S., Robertson, I. H., Alsalman, O., To, W. T., & Vanneste, S. (2020). The potential interruptive effect of tinnitus-related distress on attention. *Scientific Reports*, *10*(1), 1–9. https://doi.org/10.1038/s41598-020-68664-1

Lima, D. O., Araújo, A. M. G. D. de, Branco-Barreiro, F. C. A., Carneiro, C. da S., Almeida, L. N. A., & Rosa, M. R. D. da. (2019). Auditory attention in individuals with tinnitus. *Brazilian Journal of Otorhinolaryngology*. https://doi.org/10.1016/j.bjorl.2019.01.011

Lockwood, A. H., Salvi, R. J., & Burkard, R. F. (2002). Tinnitus. *New England Journal of Medicine*, *347*(12), 904–910. https://doi.org/10.1056/NEJMra013395

Loftus, A. M., Vijayakumar, N., & Nicholls, M. E. R. (2009). Prism adaptation overcomes pseudoneglect for the greyscales task. *Cortex*, *45*(4), 537–543. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2007.12.011

Matsuo, T., Moriuchi, T., Iso, N., Hasegawa, T., Miyata, H., Maruta, M., … Higashi, T. (2020). Effects of prism adaptation on auditory spatial attention in patients with left unilateral spatial neglect: A non-randomized pilot trial. *International Journal of Rehabilitation Research*, *43*(3), 228–234. https://doi.org/10.1097/MRR.0000000000000413

McCourt, M. E., & Jewell, G. (1999). Visuospatial attention in line bisection: Stimulus modulation of pseudoneglect. *Neuropsychologia*, *37*(7), 843–855. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(98)00140-7

Merskey, H., & Bogduk, N. (1994). *Classification of chronic pain: Descriptions of chronic pain syndromes and definitions of pain terms*. Seattle.

Michel, C. (2006). Simulating unilateral neglect in normals: Myth or reality? *Restorative Neurology and Neuroscience*, *24*(4–6), 419–430.

Michel, C. (2016). Beyond the sensorimotor plasticity: Cognitive expansion of prism adaptation in healthy individuals. *Frontiers in Psychology*, *6*, 1–7. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01979

Milner, A. D., Brechmann, M., & Pagliarini, L. (1992). To halve and to halve not: An analysis of

line bisection judgements in normal subjects. *Neuropsychologia*, *30*(6), 515–526. https://doi.org/10.1016/0028-3932(92)90055-Q

Møller, A. R. (1997). Similarities between chronic pain and tinnitus. *The American Journal of Otology*, *18*(5), 577–585. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9303153

Mühlnickel, W., Elbert, T., Taub, E., & Flor, H. (1998). Reorganization of auditory cortex in tinnitus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *95*(17), 10340–10343. https://doi.org/10.1073/pnas.95.17.10340

Noreña, A. J. (2015). Revisiting the cochlear and central mechanisms of tinnitus and therapeutic approaches. *Audiology and Neurotology*, *20*(Suppl. 1), 53–59. https://doi.org/10.1159/000380749

Redding, G. M., & Wallace, B. (1997). Prism adaptation during target pointing from visible and nonvisible starting locations. *Journal of Motor Behavior*, *29*(2), 119–130. https://doi.org/10.1080/00222899709600827

Roberts, L. E., Husain, F. T., & Eggermont, J. J. (2013). Role of attention in the generation and modulation of tinnitus. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *37*(8), 1754–1773. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.07.007

Schmitz, R., & Peigneux, P. (2011). Age-related changes in visual pseudoneglect. *Brain and Cognition*, *76*(3), 382–389. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2011.04.002

Schröger, E. (1996). A neural mechanism for involuntary attention shifts to changes in auditory stimulation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *8*(6), 527–539. https://doi.org/10.1162/jocn.1996.8.6.527

Searchfield, G. D., Morrison-Low, J., & Wise, K. (2007). Object identification and attention training for treating tinnitus. *Progress in Brain Research*, *166*, 441–460. https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)66043-9

Spiegel, D. P., Linford, T., Thompson, B., Petoe, M. A., Kobayashi, K., Stinear, C. M., & Searchfield, G. D. (2015). Multisensory attention training for treatment of tinnitus. *Scientific Reports*, *5*, 384–388. https://doi.org/10.1038/srep10802

Stevens, C., Walker, G., Boyer, M., & Gallagher, M. (2007). Severe tinnitus and its effect on selective and divided attention. *International Journal of Audiology*, *46*(5), 208–216. https://doi.org/10.1080/14992020601102329

Stratton, G. (1896). Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image. *Psychological Review*, *3*(6), 611–617. https://doi.org/10.1037/h0072918

Striemer, C. L., & Danckert, J. (2010). Dissociating perceptual and motor effects of prism adaptation in neglect. *NeuroReport*, *21*, 436–441. https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e328338592f

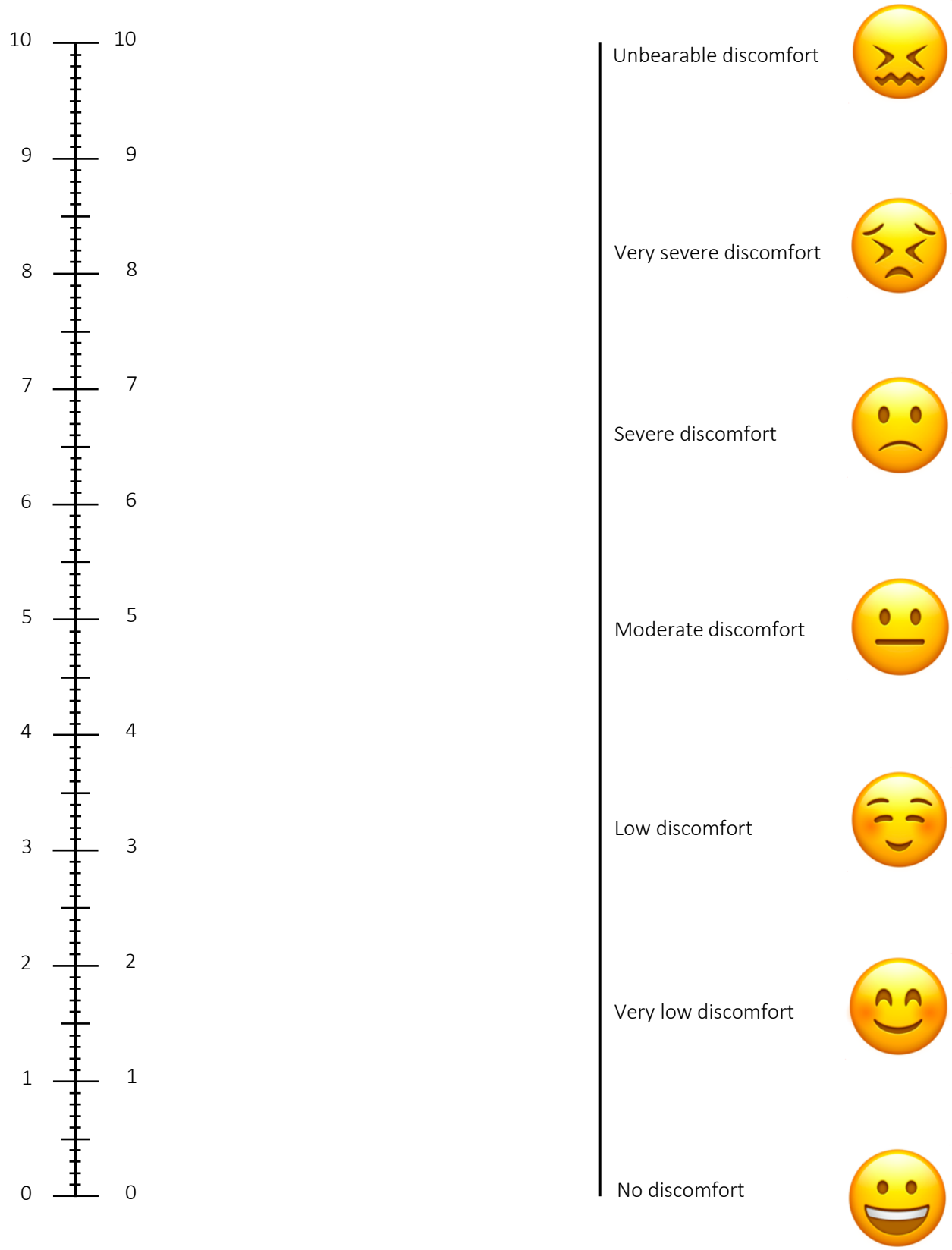
Sumitani, M., Rossetti, Y., Shibata, M., Matsuda, Y., Sakaue, G., Inoue, T., … Miyauchi, S. (2007). Prism adaptation to optical deviation alleviates pathologic pain. *Neurology*, *68*(2), 128–133. https://doi.org/10.1212/01.wnl.0000250242.99683.57

Tonndorf, J. (1987). The analogy between tinnitus and pain: A suggestion for a physiological basis of chronic tinnitus. *Hearing Research*, *28*(2–3), 271–275. https://doi.org/10.1016/0378-5955(87)90054-2

Trevis, K. J., McLachlan, N. M., & Wilson, S. J. (2016). Cognitive mechanisms in chronic tinnitus: Psychological markers of a failure to switch attention. *Frontiers in Psychology*, *7*(August), 1–12. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01262

Zago, L., Petit, L., Jobard, G., Hay, J., Mazoyer, B., Tzourio-Mazoyer, N., … Mellet, E. (2017). Pseudoneglect in line bisection judgement is associated with a modulation of right hemispheric spatial attention dominance in right-handers. *Neuropsychologia*, *94*, 75–83. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.11.024

Appendix 1. Visual analog scale for discomfort assessment.



4.2. Synthèse

Cette étude de cas a fourni trois résultats préliminaires fondamentaux concernant les acouphènes unilatéraux et les effets de l'adaptation prismatique sur ce trouble auditif.

Un patient souffrant d'un acouphène unilatéral dans l'oreille gauche a montré un biais sensorimoteur et un biais de pseudonégligence orientés vers la gauche. Ces biais, qui semblent plus marqués chez ce patient par rapport à ceux observés chez des participants contrôles, pourraient refléter un biais attentionnel orienté vers l'acouphène. En effet, le biais sensorimoteur initial vers la gauche a augmenté après que le patient ait porté des verres plats, alors qu'il est resté stable dans le groupe contrôle. De plus, l'adaptation prismatique à une déviation optique droite a produit des effets consécutifs sensorimoteurs plus marqués chez le patient. Il serait intéressant de clarifier ce point au sein d'une étude plus large incluant un plus large échantillon de patients souffrant d'acouphènes unilatéraux.

Le second résultat intéressant était le décalage du centre subjectif de la ligne vers la droite après adaptation prismatique de déviation optique droite chez le patient. Ce résultat n'est pas en accord avec la littérature qui a montré une modulation de la bissection de ligne uniquement après adaptation prismatique de déviation optique gauche chez les sujets sains. Même si la tendance du groupe contrôle à couper la ligne vers la droite après adaptation prismatique gauche reste non-significative, probablement en raison du faible échantillon (N = 5) et de la faible pseudonégligence, notre étude de cas a soulevé l'hypothèse d'effets représentationnels de l'adaptation prismatique spécifiques à l'acouphène. Une adaptation prismatique à une déviation optique du côté de l'oreille saine permettrait de rééquilibrer la distribution de l'attention spatiale initialement concentrée vers le côté de l'oreille atteinte. Ainsi, la représentation spatiale pourrait être un outil d'évaluation des acouphènes unilatéraux.

Le troisième résultat est la première démonstration d'effets consécutifs de l'adaptation prismatique sur la hauteur perçue de l'acouphène, avec un effet plus précoce et plus marqué après adaptation prismatique à une déviation optique du côté de l'oreille atteinte. En revanche, même si le patient a spontanément mentionné qu'il avait « oublié » son acouphène, l'intensité de perception et l'inconfort sont restés stables au cours de l'expérimentation. La variation de l'intensité initiale entre les différentes sessions expérimentales et le faible niveau d'inconfort ont pu prévenir l'observation d'effets consécutifs sur ces paramètres.

CHAPITRE V :
DISCUSSION GÉNÉRALE

L'intérêt des recherches portées sur l'adaptation prismatique ne date pas d'aujourd'hui puisque les premiers travaux remontent à la fin du XIX^{ème} siècle, il y a plus de 150 ans. Par la suite, ce paradigme expérimental fut utilisé pendant des dizaines d'années pour étudier la plasticité sensorimotrice. L'adaptation prismatique représente désormais un champ de recherche en plein essor, notamment depuis les résultats publiés par le Professeur Rossetti, en 1998, qui sont les premiers à avoir montré des effets consécutifs cognitifs chez les patients héminégligents (Rossetti et al., 1998). Dès lors, les travaux ont été nombreux et se sont élargis aux effets consécutifs cognitifs de l'adaptation prismatique chez les sujets sains, avec les premiers résultats de Colent et collaborateurs en 2000 (pour revue : Michel, 2016). Il est maintenant bien établi que l'adaptation prismatique à une déviation optique gauche modifie notamment la représentation mentale des éléments à valence spatiale comme les nombres (Loftus et al., 2008), les lettres (Nicholls, Kamer, et al., 2008) et le temps (Anelli & Frassinetti, 2019; Frassinetti et al., 2009). Un autre élément à valence spatiale dont la modulation de la représentation mentale par l'adaptation prismatique n'a fait l'objet que d'une seule étude jusqu'à présent est la hauteur des sons (Michel et al., 2019). C'est dans ce contexte que s'inscrit la première partie du présent travail de thèse où l'objectif était d'explorer la représentation mentale de la hauteur des sons et sa modulation par l'adaptation prismatique latérale et verticale, et ce sur un spectre auditif élargi. D'autre part, seulement deux études ont orienté leurs objectifs de recherche sur les effets consécutifs de l'adaptation prismatique dans l'audition au sens large, en particulier sur l'attention auditive (Jacquin-Courtois et al., 2010; Tissieres et al., 2017). Néanmoins le public ciblé par ces effets bénéfiques de l'adaptation prismatique était composé de patients NSU. Ainsi, l'objectif de la seconde partie du présent travail de thèse était d'explorer l'existence ou non des effets intermodaux de l'adaptation prismatique latérale sur l'attention auditive chez les sujets sains. Enfin, le versant thérapeutique de l'adaptation prismatique est très présent dans cette thématique de recherche et il a fait l'objet de nombreuses études. Par exemple, l'adaptation prismatique produit des effets consécutifs bénéfiques sur les troubles unilatéraux comme la NSU (pour revue : Jacquin-Courtois et al., 2013) et l'algodystrophie (ou CRPS ; pour revue : Torta et al., 2016). La douleur fantôme ressentie par les patients souffrant de CRPS semble décroitre après adaptation prismatique de déviation optique orientée vers le membre sain (Bultitude & Rafal, 2010; Christophe et al., 2016; Foncelle et al., 2021; Sumitani et al., 2007). Ces nouveaux résultats sont, certes, apportés par un faible nombre d'études impliquant peu de patients

(entre 1 et 7), mais ils restent prometteurs en termes de bienfaits thérapeutiques de l'adaptation prismatique sur les perceptions fantômes unilatérales. À ce jour, aucune étude ne s'est intéressée aux effets de l'adaptation prismatique sur les troubles auditifs unilatéraux, autre perception fantôme, dont la prévalence est très élevée (Baguley et al., 2013). Ainsi, le troisième et dernier objectif du présent travail de thèse était d'évaluer les comportements sensorimoteur et représentationnel induits par les acouphènes unilatéraux, et de tester les effets consécutifs de l'adaptation prismatique sur ces paramètres ainsi que sur la perception de l'acouphène.

1. Existence d'une pseudonégligence auditive

Introduit par Bowers et Heilman en 1980, la pseudonégligence décrit le biais représentationnel dirigé vers l'espace gauche chez les individus sains (Bowers & Heilman, 1980). Il s'agit d'un phénomène bien connu dans la représentation visuospatiale (e.g., McCourt & Jewell, 1999) et des études plus récentes ont observé un biais de pseudonégligence dans la représentation mentale d'éléments à valence spatiale comme les nombres (e.g., Loftus, Nicholls, et al., 2009) et les lettres (Nicholls, Kamer, et al., 2008). Au cours de ce travail de thèse, nous avons vu que la pseudonégligence était également présente dans la représentation mentale de la hauteur des sons. Alors que ce résultat avait déjà été démontré sur un seul intervalle auditif (700 Hz–1300 Hz) dans l'étude de Michel et collaborateurs (2019), nous avons montré pour la première fois l'existence de la pseudonégligence auditive sur un spectre auditif élargi (1850 Hz–4100 Hz). Ce biais se traduit par une estimation du centre de l'intervalle auditif décalé vers les basses fréquences (i.e., sons graves), qui sont mentalement associées avec la partie gauche de l'espace. À un niveau perceptif, bien que les stimuli présentés aient été composés d'une moitié de sons aigus et d'une moitié de sons graves, les participants ont initialement perçu plus de sons comme étant aigus que de sons comme étant graves. Ce biais représentationnel auditif pourrait s'expliquer, au moins en partie, par la dominance hémisphérique droite du cortex pariétal postérieur (CPP) qui est une structure impliquée dans la représentation mentale (pour revue : Michel, 2016). À titre d'exemple, une réduction de la pseudonéligence numérique a été observée après inhibition du CPP droit par rTMS (Oliveri et al., 2004), ce qui laisse penser à une forte implication de ce substrat neuroanatomique dans

l'émergence d'une pseudonégligence dans la représentation mentale des éléments à valence spatiale.

Dans l'espace visuel, le biais de pseudonégligence est d'autant plus marqué lorsque nous nous déplaçons dans l'hémichamp gauche alors qu'il est absent dans l'hémichamp droit (e.g., Milner et al., 1992). L'Étude 1 du présent travail de thèse a montré une absence de pseudonégligence auditive dans les fréquences auditives les plus basses, c'est-à-dire lorsque les intervalles auditifs étaient composés de sons graves. Une explication perceptive pourrait être donnée pour ce résultat. Comme nous l'avons vu dans le cadre théorique, la hauteur du son peut s'exprimer en unité physique, le Hertz (Hz) ou en unité perceptive, le Mel (Stevens, Volkmann, & Newman, 1937). La relation entre ces deux unités n'étant pas linéaire, les hauteurs de sons définies en Hz ne correspondent pas aux hauteurs de sons perçues en Mel au-delà de 500 Hz (Zwicker & Feldtkeller, 1981). Par conséquent, l'intervalle composé des fréquences auditives les plus basses était perceptivement plus large (576 Mels) que les deux autres intervalles (238 Mels et 150 Mels). Cette différence perceptive a pu rendre la tâche de discrimination auditive plus difficile pour l'intervalle le plus grave, que les participants soient musiciens ou non. Nous avons pris en considération l'unité perceptive dans l'Étude 2 au sein de laquelle nous avons déterminé les stimuli auditifs en Mel que nous avons ensuite convertis en Hz. Ayant travaillé avec un seul intervalle auditif, nous n'avons pu vérifier les résultats de l'Étude 1 portant sur la pseudonégligence auditive au sein d'un large spectre auditif. Toutefois, en prenant cette précaution méthodologique, l'écart perceptif entre les sons-cibles devait être plus précis et en adéquation avec le ressenti du participant.

2. Effets consécutifs intermodaux de l'adaptation prismatique sur la représentation mentale de la hauteur des sons

Les premiers effets consécutifs de l'adaptation prismatique sur la représentation mentale de la hauteur des sons ont été montrés récemment par Michel et al. (2019). Dans cette étude, les participants sains ont entendu un seul intervalle auditif défini en Hz (700 Hz–1300 Hz). Après adaptation prismatique de déviation optique gauche, le pourcentage de sons perçus comme graves a augmenté uniquement chez les musiciens. Lors de l'Étude 1 du présent travail de thèse, nous avons répliqué ces premières observations dans un spectre auditif élargi chez les musiciens et nous avons montré pour la première fois l'occurrence de ces effets chez les

non-musiciens. D'un point de vue méthodologique, nous avons remarqué qu'il semblerait plus judicieux de présenter les stimuli auditifs de manière dite « bloquée » (i.e., I1–I2–I3) plutôt que de manière dite « mixée » (i.e., présentation aléatoire de tous les stimuli quel que soit l'intervalle), si nous souhaitons observer des effets significatifs chez les non-musiciens. Le fait de présenter les stimuli sans mélanger les intervalles auditifs rendrait la tâche de discrimination de la hauteur des sons plus facile pour les non-musiciens. Ces observations vont dans le sens de celles montrant que la représentation mentale horizontale de la hauteur des sons est possible chez les non-musiciens uniquement lorsque la condition est explicite et donc simplifiée (Lidji et al., 2007). Il semblerait que l'expertise musicale puisse générer le développement d'une représentation mentale horizontale de la hauteur des sons. Cette représentation mentale horizontale ne se développerait donc pas chez les auditeurs non-musiciens et l'adaptation prismatique latérale ne peut moduler une représentation qui n'existe pas. D'un point de vue neuroanatomique, des études ont montré des différences au niveau de la morphologie et de l'activation du gyrus de Heschl, centre de traitement de la hauteur des sons (Hyde et al., 2008). Ce gyrus comprendrait plus de matière grise (Gaser & Schlaug, 2003; Schneider et al., 2002) et il serait plus actif lors d'une tâche de discrimination de la hauteur des sons chez les musiciens par rapport aux non-musiciens (Schneider et al., 2002). Cette même différence a aussi été observée au niveau du planum temporal (Gaser & Schlaug, 2003), autre structure impliquée dans le traitement de la hauteur des sons (Hall & Plack, 2009). Néanmoins, nous avons rencontré des difficultés pour observer une modification du centre auditif subjectif chez les participants, indépendamment de leur expertise musicale. Ceci est probablement dû au fait que nous avions défini les stimuli en unité physique et non en unité perceptive, comme énoncé dans la partie précédente. Ces aspects méthodologiques ont été pris en compte lors de l'Étude 2 du présent travail de thèse.

Les travaux traitant de l'association spatiale de la hauteur des sons ont montré que la représentation mentale verticale était plus spontanée chez les non-musiciens (Lidji et al., 2007; Rusconi et al., 2006). Pour autant, aucune étude ne s'est à ce jour intéressée aux effets consécutifs cognitifs de l'adaptation verticale sur la représentation de la hauteur des sons. En ce sens, nous avons testé ces effets chez les non-musiciens lors de l'Étude 2. Il s'est avéré que l'adaptation prismatique verticale de déviation vers le bas augmentait significativement le centre auditif subjectif des participants non-musiciens. Ces résultats novateurs ont été obtenus sans rencontrer de difficultés dans l'estimation du centre auditif subjectif contrairement à

l'étude des effets de l'adaptation prismatique latérale. De ce fait, il est légitime de penser que l'adaptation prismatique de déviation verticale soit plus appropriée que l'adaptation prismatique latérale pour modifier la représentation mentale de la hauteur des sons chez les non-musiciens.

La modulation de la représentation mentale de la hauteur des sons après adaptation prismatique latérale et verticale peut être attribuée à l'action de l'adaptation prismatique sur les systèmes latéralisés. Les zones cérébrales spécialisées dans le traitement de la hauteur des sons sont latéralisées dans l'hémisphère droit, notamment au niveau du cortex temporal (Hyde et al., 2008; Liégeois-chauvel et al., 2001; Zatorre & Belin, 2001), de la même façon que le CPP droit est dominant dans les représentations mentales (e.g., Göbel, Calabria, Farnè, & Rossetti, 2006) et multimodales (Stein & Stanford, 2008). Ainsi, en cohérence avec le modèle attentionnel proposé par Clarke et Crottaz-herbette (2016 ; Crottaz-Herbette, Fornari, Tissieres, & Clarke, 2017), nous émettons l'hypothèse que l'adaptation prismatique agisse en déséquilibrant la dominance de l'hémisphère droit dans la discrimination et la représentation mentale de la hauteur des sons.

3. L'attention divisée auditive : autre cible de l'adaptation prismatique

Les premiers effets consécutifs de l'adaptation prismatique dans le domaine de l'audition ont été observés chez des patients héminégligents souffrant d'une extinction auditive de l'oreille gauche (Jacquin-Courtois et al., 2010). Depuis, aucune étude ne s'est intéressée aux effets de l'adaptation prismatique sur l'attention divisée auditive chez les individus sains. Il est aujourd'hui bien connu qu'il existe, pour les stimuli verbaux, un biais attentionnel auditif dirigé vers la droite, nommé avantage de l'oreille droite et traduit par *right-ear advantage* (REA) dans la littérature. L'Étude 3 du présent travail de thèse est la première démonstration d'une augmentation de l'indice de latéralisation (IL), et donc du renforcement de l'attribution de l'attention divisée auditive vers la droite, après adaptation prismatique à une déviation optique gauche chez des individus sains. Ces résultats rendent compte des effets consécutifs intermodaux de l'adaptation prismatique au sein d'une modalité sensorielle non-sollicitée lors de l'exposition aux prismes, comme cela a déjà été observé au sein de la modalité haptique (Girardi et al., 2004). Ainsi, la recartographie latéralisée de l'information visuomotrice induite

par l'adaptation prismatique peut ensuite modifier l'orientation de l'attention dans la modalité auditive.

D'un point de vue neuroanatomique, l'accentuation de la REA des individus sains après adaptation à une déviation optique gauche pourrait être attribuable aux changements induits par l'adaptation prismatique au sein des réseaux neuronaux associés avec l'orientation de l'attention spatiale (Panico et al., 2020). Après adaptation à une déviation optique gauche, l'équilibre interhémisphérique est modulé au niveau des aires frontales, pariétales et temporales, en faveur de l'hémisphère gauche ou au détriment de l'hémisphère droit (Michel, 2006). Selon le modèle de Pisella et collaborateurs (2006), les effets induits par les prismes sur le cervelet ipsilatéral à la déviation optique utilisée interagissent avec le cortex pariétal postérieur controlatéral. S'en suivrait ensuite une activation dite *bottom-up* (i.e., ascendante) des aires temporales (Luaute et al., 2009; Panico et al., 2020). Une récente étude a montré le rôle-clé des cortex pariétal et temporal dans l'émergence des effets consécutifs de l'adaptation prismatique dans l'attention divisée auditive (Tissieres et al., 2017) ; le cortex pariétal étant directement impliqué dans l'orientation de l'attention auditive spatiale et non-spatiale (Shomstein & Yantis, 2006) et le cortex temporal étant le siège du traitement de la hauteur des sons (Hall & Plack, 2009). Selon la littérature existante, les effets consécutifs observés sur l'attention auditive des individus sains s'expliqueraient par une implication des structures cérébelleuse, pariétale et temporale.

Dans notre étude, nous avons également observé des résultats inattendus : l'adaptation à une déviation optique droite a montré une tendance à accentuer l'IL et le port de lunettes à verres plats a amélioré la capacité des participants à correctement rappeler les mots entendus, respectivement. Ces observations sont surprenantes puisque les verres plats ont été utilisés en condition contrôle et l'adaptation prismatique de déviation droite est connue pour produire des effets consécutifs cognitifs uniquement chez les patients cérébrolésés au niveau de l'hémisphère droit (pour revue : Jacquin-Courtois et al., 2013). En d'autres termes, l'adaptation prismatique de déviation gauche entraine des effets consécutifs cognitifs chez les individus sains (pour revue : Michel, 2016). La littérature ne peut donc expliquer les modifications observées sur la tâche d'écoute dichotique après adaptation prismatique de déviation droite et exposition aux verres plats. Associée au REA, une explication méthodologique pourrait être plausible. Un seul bloc d'entrainement, composé de quatre paires de mots, était proposé aux participants au début de chaque tâche d'écoute dichotique (i.e., prétest et posttest). Malgré ce

bloc d'entraînement, les participants ont évoqué des difficultés à répondre au cours des premiers essais d'écoute dichotique et se sont acclimatés dans les essais suivants. Il est possible qu'un seul bloc d'entrainement soit insuffisant pour que les participants s'habituent à entendre deux mots différents simultanément. C'est pourquoi, afin d'habituer les participants à la tâche d'écoute dichotique avant l'adaptation prismatique, nous suggérons de présenter plusieurs blocs d'entrainement uniquement au début de la session en prétest. Enfin, en raison de l'augmentation significative du pourcentage de réponses correctement rappelées après exposition aux verres plats, nous conseillons de ne pas prendre en compte ce paramètre pour les prochaines études portant sur l'écoute dichotique. Il est important de noter que, probablement en raison de son action sur l'attention auditive, seule l'adaptation prismatique à une déviation gauche a produit des effets significatifs sur l'IL et le pourcentage de mots rappelés. Ainsi, ces deux paramètres semblent être les plus sensibles et les plus précis pour évaluer les effets consécutifs de l'adaptation prismatique par rapport à une mesure basée uniquement sur la précision des réponses.

4. Versant thérapeutique : représentation visuospatiale et adaptation prismatique dans l'acouphène unilatéral

Les trois premières études du présent travail de thèse ont mis en lumière les effets de l'adaptation prismatique latérale et verticale dans le domaine auditif chez les individus sains, à savoir sur la perception de la hauteur des sons et sur l'attention divisée auditive. De plus, comme évoqué au cours du présent manuscrit de thèse, la littérature témoigne des effets bénéfiques de l'adaptation prismatique chez des patients souffrant de troubles unilatéraux. Après mise en parallèle de ces faits, la dernière étude du présent travail de thèse visait à explorer les acouphènes unilatéraux (i.e., perception fantôme d'une source sonore inexistante ; e.g., Baguley et al., 2013) et leur modulation après adaptation prismatique.

Grâce au pointage en boucle ouverte, nous avons observé un biais sensorimoteur initial dirigé vers la gauche chez le patient, c'est-à-dire vers son acouphène, qui s'est accentué au cours du temps sans intervention de l'adaptation prismatique (i.e., condition contrôle) et après adaptation prismatique à une déviation droite (i.e., du côté sain), alors qu'il a été décalé vers la droite après adaptation prismatique à une déviation gauche (i.e., du côté atteint). Parallèlement au biais sensorimoteur, grâce à la tâche de bissection de ligne manuelle, nous

avons observé un biais représentationnel visuospatial vers la gauche, plus marqué que chez des personnes saines du même âge que le patient. Ces biais initiaux pourraient être expliqués par un biais attentionnel dirigé vers le côté de l'oreille atteinte puisque l'acouphène aurait un rôle attractif sur l'orientation de l'attention (Cuny et al., 2004; Trevis et al., 2016). Les résultats de l'Étude 4 laissent penser à l'utilisation de la représentation spatiale comme outil d'analyse indirecte de l'acouphène. Il serait intéressant de mesurer le droit-devant visuel et le droit-devant proprioceptif de patients souffrant d'acouphènes unilatéraux afin de voir si leurs représentations visuelle et proprioceptive sont aussi biaisées par le son/bruit fantôme. En effet, ces mesures ont montré des biais chez des patients souffrant d'algodystrophie (ou CRPS ; i.e., douleur fantôme ; Foncelle et al., 2021; Sumitani et al., 2007), pathologie mise en parallèle avec les acouphènes du fait de l'existence d'une analogie entre les deux perceptions fantômes au niveau des symptôme cliniques (De Ridder et al., 2011) et de la pathophysiologie (i.e., réorganisation des systèmes primaires auditif et somatosensoriel ; Lockwood et al., 2002). Toutefois, il est important de nuancer ces propos puisqu'une récente étude n'a montré aucun biais au niveau de la représentation visuospatiale et des cadres de référence égocentrique (i.e., droit-devants visuel et proprioceptif) chez des patients CRPS. Les auteurs ont alors conclu que les représentations visuospatiale et corporelle n'étaient pas systématiquement déviées chez les patients souffrant de douleur fantôme (Christophe et al., 2016). De futures études exploratoires sont nécessaires afin d'apporter de nouveaux résultats chez les patients acouphéniques.

L'Étude 4 est la première exploration des effets consécutifs de l'adaptation prismatique chez un patient souffrant d'un acouphène unilatéral. De façon surprenante, nous avons observé un décalage de la représentation visuospatiale vers la droite après adaptation prismatique de déviation droite. Or, il est bien connu dans la littérature que l'adaptation de déviation gauche est capable de modifier la représentation visuospatiale des individus sains (Michel, 2016). Nous pouvons suggérer une réaction spécifique potentielle à l'adaptation prismatique sur la représentation spatiale chez les patients acouphéniques. Ces résultats font écho à une récente étude dans laquelle l'adaptation prismatique à une déviation droite (i.e., côté sain) a décalé l'estimation du droit-devant proprioceptif vers la droite, initialement dévié vers la gauche (i.e., côté atteint), chez une patiente souffrant d'algodystrophie dans la main gauche. Les auteurs ont suggéré un processus commun impliquant la douleur, la représentation

corporelle, les cadres de référence égocentrique et l'attention spatiale visuomotrice (Foncelle et al., 2021)..

Pour la première fois, nous avons observé une modulation de la fréquence de l'acouphène, autoestimée par le patient, après adaptation prismatique. Même si l'exposition aux deux déviations optiques a entrainé une diminution de la fréquence perçue, l'adaptation prismatique à une déviation droite (i.e., du côté sain) a produit une diminution plus immédiate, plus importante et plus durable. Cela permet d'obtenir une expression de l'acouphène entrant dans les gammes de fréquences qui peuvent être plus facilement prises en charge par les audioprothésistes. De nouveau, ces résultats font écho à la diminution de la douleur perçue chez les patients souffrant d'algodystrophie après adaptation prismatique de déviation optique du côté du membre sain (Bultitude & Woods, 2010; Christophe et al., 2016; Foncelle et al., 2021; Sumitani et al., 2007 ; pour revue : Jacquin-Courtois et al., 2012). Selon une récente étude, l'attention semble être cruciale dans la perception de l'acouphène (Colagrosso et al., 2019). Ainsi, nous avons suggéré que la modulation de la perception de la fréquence de l'acouphène par l'adaptation prismatique reposerait sur la réorientation de l'attention du côté opposé à l'acouphène. Ces résultats ayant été observés lors d'une étude de cas, il parait nécessaire de réitérer l'expérience au sein d'un large échantillon de patients. Également, un protocole longitudinal pourrait être proposé afin de tester les effets consécutifs de plusieurs sessions d'adaptation prismatique ainsi que leur maintien sur le long terme, comme pour la NSU (e.g., Fortis et al., 2010; Frassinetti, Angeli, Meneghello, Avanzi, & Làdavas, 2002) et l'algodystrophie (e.g., Bultitude & Woods, 2010; Foncelle et al., 2021; Sumitani et al., 2007).

CHAPITRE VI :
CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Les quatre études du présent travail de thèse ont ouvert un champ de recherche traitant des effets consécutifs intermodaux de l'adaptation prismatique dans le domaine de l'audition. Les travaux réalisés ont mis en évidence la modulation de la représentation de la hauteur des sons et de l'attention divisée auditive par l'adaptation prismatique de déviation gauche (Études 1 et 3). Également, l'exploration de l'adaptation verticale chez des individus sains a permis de révéler, pour la première fois, la modulation de la représentation de la hauteur des sons par l'adaptation à une déviation vers le bas (Étude 2). Sur le plan clinique, des résultats préliminaires des bienfaits de l'adaptation prismatique sur les acouphènes unilatéraux ont été rapportés, comme la régression significative de la fréquence de l'acouphène perçue ou l'orientation de la représentation visuospatiale du côté opposé à l'acouphène (Étude 4).

Ce travail de thèse a mis en avant l'existence d'une pseudonégligence auditive au sein d'un spectre auditif élargi, indépendamment de l'expertise musicale. Ces premiers résultats sont cohérents avec la littérature existante sur les représentations mentales de la hauteur des sons (Michel et al., 2019) et des autres éléments à valence spatiale comme les nombres (Loftus, Nicholls, et al., 2009) et les lettres (Nicholls & Loftus, 2007). Il serait intéressant de réitérer l'Étude 1 en déterminant les hauteurs des sons des trois intervalles auditifs en Mel avant de les convertir en Hz dans le but de voir si la pseudonégligence auditive reste absente au sein de l'intervalle le plus grave. Les Études 1 et 2 ont mis en évidence la capacité de l'adaptation prismatique latérale et verticale à modifier la représentation mentale de la hauteur des sons, en déplaçant le centre auditif subjectif vers les hautes fréquences auditives (i.e., vers les sons aigus). Pour la première fois, nous avons observé ces effets consécutifs (1) après adaptation prismatique latérale sur un large spectre auditif indépendamment de l'expertise musicale et (2) après adaptation prismatique verticale sur un seul intervalle auditif chez les non-musiciens. Sachant que la représentation mentale verticale de la hauteur des sons est plus automatique chez les non-musiciens (Lidji et al., 2007), il serait intéressant d'explorer les effets de l'adaptation verticale sur un spectre auditif élargi. Des travaux d'exploration neuroanatomique impliquant de l'IRMf ou de l'EEG seraient intéressants à mettre en place pour affirmer ou infirmer l'hypothèse que l'adaptation prismatique agisse en déséquilibrant la dominance de l'hémisphère droit dans la discrimination et la représentation mentale de la hauteur des sons. Aussi, nous avons vu dans la première partie de ce manuscrit qu'un stimulus auditif ne variait pas seulement en fonction de sa tonie (i.e., hauteur) mais également en fonction de sa sonie

(i.e., intensité). Lors d'un postdoctorat que je réaliserai au LEAD à Dijon, financé par l'ANR GLAD dont la coordinatrice est Carine Michel, une prochaine étude visera à explorer les effets de l'adaptation prismatique sur les seuils de perception auditive chez des individus sains et des personnes âgées souffrant de presbyacousie.

Par ailleurs, alors que les effets sensorimoteurs et représentationnels visuospatiaux de l'adaptation prismatique latérale ont largement été étudiés (pour revue : Michel, 2016), l'adaptation prismatique verticale n'a que très peu fait l'objet des problématiques de ce domaine de recherche. En effet, seules deux études se sont intéressées à cette thématique et leurs résultats sensorimoteurs se contredisent (Bultitude et al., 2012; Martin et al., 2001). De plus, la littérature existante n'offre pas d'informations sur la modulation de la représentation visuospatiale par l'adaptation verticale. L'Étude 2 a montré des effets sensorimoteurs après adaptation prismatique verticale vers le bas et vers le haut, dans le sens opposé aux déviations optiques, mais elle n'a montré aucun effet consécutif sur la représentation visuospatiale verticale. Il semblerait pertinent de développer ce champ de recherche afin de mieux comprendre le fonctionnement de la dimension verticale. Lors de mon postdoctorat et dans le cadre du doctorat de Vincent Ardonceau, les effets de l'adaptation prismatique verticale seront testés sur une tâche de bissection de ligne manuelle verticale. Dans une seconde partie, les effets de la présentation de stimuli auditifs (i.e., sons simples) sur la performance de bissection de ligne manuelle verticale seront également explorés. Enfin, une troisième partie permettra de tester la potentialisation des effets de l'adaptation prismatique avec les effets de présentation de stimuli auditifs sur cette représentation visuospatiale verticale. Par ailleurs, aucune étude neuroanatomique ou électrophysiologique n'a porté sur le.s substrat.s neuroanatomique.s impliqués lors de l'adaptation prismatique verticale. Cette thématique semblerait pertinente à explorer afin de comparer les effets des adaptations prismatiques latérale et verticale sur les représentations visuospatiales, notamment.

Un autre axe à développer serait de comprendre comment l'adaptation prismatique de déviation gauche parvient à moduler l'attention divisée auditive. L'Étude 3 du présent travail de thèse est la première démonstration du renforcement de l'avantage de l'oreille droite, naturellement présent chez les individus sains lors de la présentation de stimuli verbaux, après adaptation prismatique de déviation gauche. Afin d'enrichir ces résultats, il serait intéressant d'explorer, par imagerie par exemple, le.s substrat.s impliqué.s lors d'une tâche d'écoute

dichotique chez les individus sains, avant et après adaptation prismatique de déviation optique gauche. Également, il semblerait intéressant d'évaluer les performances de patients souffrant d'acouphènes unilatéraux dans une tâche d'écoute dichotique. Ceci nous permettrait de comprendre comment l'attention auditive est distribuée chez ces patients et de voir si l'adaptation prismatique parvient à la moduler. En accord avec la littérature existante sur l'orientation de l'attention chez les patients acouphéniques (e.g., Cuny et al., 2004; Roberts et al., 2013), nous avons vu dans notre Étude 4 que l'acouphène unilatéral semble attirer l'attention. Ainsi, il est possible d'observer un biais d'attention divisée auditive du côté de l'acouphène. Si l'acouphène est dans l'oreille gauche alors le REA pourrait être réduit tandis que si l'acouphène est dans l'oreille droite alors le REA pour être renforcé. Selon les résultats observés lors de notre étude de cas, la déviation optique à utiliser lors de l'adaptation prismatique pour entrainer des effets consécutifs bénéfiques semblerait dépendre du côté de l'acouphène (i.e., du côté de l'oreille saine). Ainsi, nous pouvons supposer un décalage du biais initial vers le côté sain après adaptation prismatique à une déviation optique du côté sain chez les patients acouphéniques.

Enfin, un dernier axe à développer est relatif aux possibles effets de l'adaptation prismatique chez cette population que sont les patients souffrant d'acouphènes unilatéraux. Malgré le grand intérêt porté à ce trouble auditif dans la recherche scientifique et clinique, aucun traitement n'existe aujourd'hui qui permettrait un soulagement à long terme des patients, au-delà de l'effet placebo (Lockwood et al., 2002). L'étude de cas du présent travail de thèse a permis de fournir des résultats préliminaires encourageants quant aux bénéfices de l'adaptation prismatique sur la perception des acouphènes. Toutefois, il est important de rester prudent quant à ces éléments puisqu'ils ont été obtenus chez un seul patient. Dans un premier temps, il serait pertinent de répliquer l'Étude 4 sur un large échantillon de patients acouphéniques. Également, comme évoqué précédemment dans la Discussion (voir paragraphe 4.4.), le droit-devant proprioceptif semble être dévié par l'algodystrophie. Bien que ce résultat ait été obtenu seulement chez une patiente, il serait intéressant de mesurer le droit-devant proprioceptif chez des patients souffrant d'acouphènes unilatéraux et de tester l'impact de l'adaptation prismatique sur ce paramètre. Par la suite, la mise en place d'une étude longitudinale semblerait judicieuse afin de rendre compte des effets à long terme de l'adaptation prismatique sur l'acouphène unilatéral. De telles expérimentations ont été

réalisées chez des patients souffrant d'algodystrophie sur une durée variable de plusieurs jours à plusieurs semaines à raison de séances d'adaptation prismatique quotidiennes (Bultitude & Woods, 2010; Sumitani et al., 2007) ou biquotidiennes (Christophe et al., 2016; Foncelle et al., 2021). Augmenter le nombre de sessions d'adaptation prismatique permettrait de proposer des séances d'expérimentation plus courtes aux patients (e.g., cinq à dix minutes dans l'étude de Sumitani et al. (2007) contre vingt minutes dans l'Étude 4) limitant le développement de la fatigue en raison de la durée de l'expérience. De plus, plusieurs mesures seraient réalisées et permettraient d'obtenir plus de données afin de mieux rendre compte de l'évolution des paramètres de l'acouphène (fréquence, intensité) et de l'évolution des comportements sensorimoteur et représentationnel. D'autre part, il serait intéressant d'inclure des patients acouphéniques expérimentant un acouphène classé comme moyennement sévère et/ou sévère afin d'explorer la modulation de l'intensité de l'acouphène perçue par l'adaptation prismatique. En effet, dans l'Étude 4, nous n'avons observé aucune variation tant au niveau de l'intensité perçue que de la gêne ressentie. Il est possible que le faible inconfort perçu initialement par le patient ne soit pas suffisamment sensible pour être modulé par l'adaptation prismatique. Ainsi, les nouvelles connaissances apportées par le présent travail de thèse sur la survenue des effets intermodaux de l'adaptation prismatique dans le domaine auditif ouvrent de nouvelles voies de recherche pertinentes d'un point de vue fondamental et clinique.

CHAPITRE VII :
BIBLIOGRAPHIE

–A–

Al-Swiahb, J. N., Hwang, E. S., Kong, J. S., Kim, W. J., Yeo, S. W., & Park, S. N. (2016). Clinical and audiologic characteristics of patients with sensorineural tinnitus and its association with psychological aspects: an analytic retrospective study. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology*, *273*(12), 4161–4165. https://doi.org/10.1007/s00405-016-4108-0

Altenmüller, E., Gruhn, W., Parlitz, D., & Liebert, G. (2000). The impact of music education on brain networks. *International Journal of Music Education*, *35*, 47–53. https://doi.org/https://doi.org/10.1177/025576140003500115

Anelli, F., & Frassinetti, F. (2019). Prisms for timing better: A review on application of prism adaptation on temporal domain. *Cortex*, *119*, 583–593. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.10.017

–B–

Bagot, J.-D. (1996). Sensation auditive. In A. Colin (Ed.), *Information, sensation et perception* (1ère, pp. 69–78). Paris.

Baguley, D., McFerran, D., & Hall, D. (2013). Tinnitus. *The Lancet*, *382*(9904), 1600–1607. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(13)60142-7

Bear, M. F., Connors, B. W., & Paradiso, M. A. (2007). Audition et système vestibulaire. In Pradel (Ed.), *Neurosciences : à la découverte du cerveau* (3e ed., pp. 344–368). Paris.

Bellmann, A., Meuli, R., & Clarke, S. (2001). Two types of auditory neglect. *Brain*, *124*(4), 676–687. https://doi.org/10.1093/brain/124.4.676

Bendor, D., & Wang, X. (2006). Cortical representations of pitch in monkeys and humans. *Current Opinion in Neurobiology*, Vol. 16, pp. 391–399. https://doi.org/10.1016/j.conb.2006.07.001

Berberovic, N., & Mattingley, J. B. (2003). Effects of prismatic adaptation on judgements of spatial extent in peripersonal and extrapersonal space. *Neuropsychologia*, *41*(4), 493–503. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00090-8

Bowers, D., & Heilman, K. M. (1980). Pseudoneglect: Effects of hemispace on a tactile line bisection task. *Neuropsychologia*, *18*(4–5), 491–498. https://doi.org/10.1016/0028-3932(80)90151-7

Bradshaw, J. L., Nettleton, N. C., Nathan, G., & Wilson, L. (1985). Bisecting rods and lines: Effects of horizontal and vertical posture on left-side underestimation by normal subjects. *Neuropsychologia*, *23*(3), 421–425. https://doi.org/10.1016/0028-3932(85)90029-6

Broadbent, D. E. (1952). Listening to one of two synchronous messages. *Journal of Experimental Psychology*, *44*(1), 51–55. https://doi.org/10.1037/h0056491

Bultitude, J. H., & Rafal, R. D. (2010). Derangement of body representation in complex regional pain syndrome: Report of a case treated with mirror and prisms. *Experimental Brain Research*, *204*(3), 409–418. https://doi.org/10.1007/s00221-009-2107-8

Bultitude, J. H., Rafal, R. D., & Tinker, C. (2012). Moving forward with prisms: Sensory-motor adaptation improves gait initiation in Parkinson's disease. *Frontiers in Neurology*, *SEP*(September), 1–7. https://doi.org/10.3389/fneur.2012.00132

Bultitude, J. H., & Woods, J. M. (2010). Adaptation to leftward-shifting prisms reduces the global processing bias of healthy individuals. *Neuropsychologia*, *48*(6), 1750–1756. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.02.024

–C–

Chieffi, S., Castaldi, C., Di Maio, G., La Marra, M., Messina, A., Monda, V., & Villano, I. (2019). Attentional bias in the radial and vertical dimensions of space. *Comptes Rendus - Biologies*, *342*(3–4), 97–100. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2019.03.003

Choe, C. S., & Welch, R. B. (1974). Variables affecting the intermanual transfer and decay of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology*, *102*(6), 1076–1084. https://doi.org/10.1037/h0036325

Christophe, L., Chabanat, E., Delporte, L., Revol, P., Jacquin-Courtois, S., Volckmann, P., & Rossetti, Y. (2016). Prisms to shift pain away: Physiopathological and therapeutic exploration of CRPS with prism adaptation. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, *59*, e145–e146. https://doi.org/10.1016/j.rehab.2016.07.324

Churches, O., Loetscher, T., Thomas, N. A., & Nicholls, M. E. R. (2017). Perceptual biases in the horizontal and vertical dimensions are driven by separate cognitive mechanisms. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *70*(3), 444–460. https://doi.org/10.1080/17470218.2015.1131841

Clarke, S., & Crottaz-herbette, S. (2016). Modulation of visual attention by prismatic adaptation. *Neuropsychologia*, *92*, 31–41. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.06.022

Colagrosso, E. M. G., Fournier, P., Fitzpatrick, E. M., & Hébert, S. (2019). A qualitative study on factors modulating tinnitus experience. *Ear and Hearing*, *40*(3), 636–644. https://doi.org/10.1097/AUD.0000000000000642

Colent, C., Pisella, L., Bernieri, C., Rode, G., & Rossetti, Y. (2000). Cognitive bias induced by visuo-motor adaptation to prisms. *NeuroReport*, *11*(9), 1899–1902. https://doi.org/10.1097/00001756-200006260-00019

Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(3), 201–215. https://doi.org/10.1038/nrn755

Craske, B. (1967). Adaptation to prisms: Change in internally registered eye-position. *British Journal of Psychology*, *58*(3–4), 329–335. https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1967.tb01089.x

Craske, Brian, & Crawshaw, M. (1975). Oculomotor adaptation to prisms is not simply a muscle potentiation effect. *Perception & Psychophysics*, *18*(2), 105–106. https://doi.org/10.3758/BF03204095

Crawshaw, M., & Craske, B. (1976). Oculomotor adaptation to prisms: Complete transfer between eyes. *British Journal of Psychology*, *67*(4), 475–478. https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1976.tb01535.x

Crottaz-Herbette, S., Fornari, E., Tissieres, I., & Clarke, S. (2017). A brief exposure to leftward prismatic adaptation enhances the representation of the ipsilateral, right visual field in the right inferior parietal lobule. *Eneuro*, *4*(5), 1–10. https://doi.org/10.1523/eneuro.0310-17.2017

Cuny, C., Noreña, A., El Massioui, F., & Chéry-Croze, S. (2004). Reduced attention shift in response to auditory changes in subjects with tinnitus. *Audiology and Neuro-Otology*, *9*(5), 294–302. https://doi.org/10.1159/000080267

–D–

D'Anselmo, A., Marzoli, D., & Brancucci, A. (2016). The influence of memory and attention on the ear advantage in dichotic listening. *Hearing Research*, *342*, 144–149. https://doi.org/10.1016/j.heares.2016.10.012

De Ridder, D., Elgoyhen, A. B., Romo, R., & Langguth, B. (2011). Phantom percepts: Tinnitus and pain as persisting aversive memory networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*(20), 8075–8080. https://doi.org/10.1073/pnas.1018466108

Dehaene, S., Bossini, S., & Giraux, P. (1993). The mental representation of parity and number magnitude. *Journal of Experimental Psychology: General*, *122*(3), 371–396. https://doi.org/10.1037/0096-3445.122.3.371

Drain, M., & Reuter-Lorenz, P. A. (1996). Vertical orienting control: Evidence for attentional bias and "neglect" in the intact brain. *Journal of Experimental Psychology: General*, *125*(2), 139–158. https://doi.org/10.1037/0096-3445.125.2.139

Drakul, A., Bockisch, C. J., & Tarnutzer, A. A. (2016). Does gravity influence the visual line

bisection task? *Journal of Neurophysiology*, *116*(2), 629–636. https://doi.org/10.1152/jn.00312.2016

–E–

Ebenholtz, S. M. (1974). The possible role of eye muscle potentiation in several forms of prism adaptation. *Perception*, *3*(4), 477–485. https://doi.org/10.1068/p030477

Eggermont, J. J. (2007). Pathophysiology of tinnitus. In *Progress in Brain Research* (Vol. 166, pp. 19–543). https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)66002-6

Eggermont, J. J., & Roberts, L. E. (2004). The neuroscience of tinnitus. *Trends in Neurosciences*, *27*(11), 676–682. https://doi.org/10.1016/j.tins.2004.08.010

Elbert, T., Sterr, A., Rockstroh, B., Pantev, C., Müller, M. M., & Taub, E. (2002). Expansion of the tonotopic area in the auditory cortex of the blind. *Journal of Neuroscience*, *22*(22), 9941–9944. https://doi.org/10.1523/jneurosci.22-22-09941.2002

–F–

Falchook, A. D., Mody, M. D., Benjamin Srivastava, A., Williamson, J. B., & Heilman, K. M. (2013). Vertical line quadrisection: “What” it represents and who gets the upper hand. *Brain and Language*, *127*(2), 284–288. https://doi.org/10.1016/j.bandl.2012.11.003

Farnè, A., Rossetti, Y., Toniolo, S., & Làdavas, E. (2002). Ameliorating neglect with prism adaptation: Visuo-manual and visuo-verbal measures. *Neuropsychologia*, *40*(7), 718–729. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(01)00186-5

Felten, D., & Shetty, A. (2011). Systèmes sensoriels - Système auditif. In E. Masson (Ed.), *Atlas de neurosciences humaines de Netter* (2e ed., pp. 336–339).

Fernández-Ruiz, J., Hall, C., Vergara, P., & Díaz, R. (2000). Prism adaptation in normal aging: Slower adaptation rate and larger aftereffect. *Cognitive Brain Research*, *9*, 223–226. https://doi.org/10.1016/S0926-6410(99)00057-9

Fink, G. R., Marshall, J. C., Shah, N. J., Weiss, P. H., Halligan, P. W., Grosse-Ruyken, M., … Freund, H. J. (2000). Line bisection judgments implicate right parietal cortex and cerebellum as assessed by fMRI. *Neurology*, *54*(6), 1324–1331. https://doi.org/10.1212/WNL.54.6.1324

Fink, G. R., Marshall, J. C., Weiss, P. H., & Zilles, K. (2001). The neural basis of vertical and horizontal line bisection judgments: An fMRI study of normal volunteers. *NeuroImage*, *14*(1), S59–S67. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0819

Fischer, M. H. (1994). Less attention and more perception in cued line bisection. *Brain and Cognition*, *25*(1), 24–33. https://doi.org/10.1006/brcg.1994.1020

Fleury, L., Prablanc, C., & Priot, A. E. (2019). Do prism and other adaptation paradigms really measure the same processes? *Cortex*, *119*, 480–496. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.07.012

Flor, H., Elbert, T., Knecht, S., Wienbruch, C., Pantev, C., Birbaumers, N., … Taub, E. (1995). Phantom-limb pain as a perceptual correlate of cortical reorganization following arm amputation. *Nature*, *375*(6531), 482–484. https://doi.org/10.1038/375482a0

Foncelle, A., Christophe, L., Revol, P., Havé, L., Jacquin-Courtois, S., Rossetti, Y., & Chabanat, E. (2021). Prism adaptation effects in complex regional pain syndrome: A therapo-physiological single case experimental design exploratory report. *Neuropsychological Rehabilitation*, 1–18. https://doi.org/10.1080/09602011.2021.1897629

Fortis, P., Goedert, K. M., & Barrett, A. M. (2011). Prism adaptation differently affects motor-intentional and perceptual-attentional biases in healthy individuals. *Neuropsychologia*, *49*(9), 2718–2727. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.05.020

Fortis, P., Maravita, A., Gallucci, M., Ronchi, R., Grassi, E., Senna, I., … Vallar, G. (2010). Rehabilitating patients with left spatial neglect by prism exposure during a visuomotor activity. *Neuropsychology*, *24*(6), 681–697. https://doi.org/10.1037/a0019476

Frassinetti, F., Angeli, V., Meneghello, F., Avanzi, S., & Làdavas, E. (2002). Long-lasting amelioration of visuospatial neglect by prism adaptation. *Brain*, *125*(3), 608–623. https://doi.org/10.1093/brain/awf056

Frassinetti, F., Magnani, B., & Oliveri, M. (2009). Prismatic lenses shift time perception. *Psychological Science*, *20*(8), 949–954. https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2009.02390.x

–G–

Gaser, C., & Schlaug, G. (2003). Brain structures differ between musicians and non-musicians. *The Journal of Neuroscience*, *23*(27), 9240–9245. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.23-27-09240.2003

Gauthier, G. M., Blouin, J., Bourdin, C., & Vercher, J.-L. (2007). Adaptive control: A review of the ability to acquire and maintain high sensorimotor performance. *Computers in Biology and Medicine*, *37*, 989–1000. https://doi.org/10.1016/j.compbiomed.2006.08.020

Gazzaniga, M., Ivry, R., & Mangun, G. (2001). La perception auditive. In De Boeck (Ed.), *Neurosciences cognitives - La biologie de l'esprit* (1ère, pp. 156–157).

Gevers, W., Reynvoet, B., & Fias, W. (2003). The mental representation of ordinal sequences is spatially organized. *Cognition*, *87*(3), B87–B95. https://doi.org/10.1016/S0010-0277(02)00234-2

Girardi, M., McIntosh, R. D., Michel, C., Vallar, G., & Rossetti, Y. (2004). Sensorimotor effects on central space representation: Prism adaptation influences haptic and visual representations in normal subjects. *Neuropsychologia*, *42*(11), 1477–1487. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.03.008

Göbel, S. M., Calabria, M., Farnè, A., & Rossetti, Y. (2006). Parietal rTMS distorts the mental number line: Simulating "spatial" neglect in healthy subjects. *Neuropsychologia*, *44*(6), 860–868. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.09.007

Goedert, K. M., LeBlanc, A., Tsai, S.-W., & Barrett, A. M. (2010). Asymmetrical effects of adaptation to left and right shifting prisms depends on pre-existing attentional biases. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *16*(5), 795–804. https://doi.org/10.1017/S1355617710000597

Gori, M. (2015). Multisensory integration and calibration in children and adults with and without sensory and motor disabilities. *Multisensory Research*, *28*(1–2), 71–99. https://doi.org/10.1163/22134808-00002478

Gougoux, F., Lepore, F., Lassonde, M., Voss, P., Zatorre, R. J., & Belin, P. (2004). Pitch discrimination in the early blind. *Nature*, *430*(6997), 309–309. https://doi.org/10.1038/430309a

Gougoux, F., Zatorre, R. J., Lassonde, M., Voss, P., & Lepore, F. (2005). A functional neuroimaging study of sound localization: Visual cortex activity predicts performance in early-blind individuals. *PLoS Biology*, *3*(2), 0324–0333. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030027

Guinet, M., & Michel, C. (2013). Prism adaptation and neck muscle vibration in healthy individuals: are two methods better than one? *Neuroscience*, *254*, 443–451. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2013.08.067

–H–

Hall, D. A., & Plack, C. J. (2009). Pitch processing sites in the human auditory brain. *Cerebral Cortex*, *19*(3), 576–585. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn108

Halligan, P. W., Fink, G. R., Marshall, J. C., & Vallar, G. (2003). Spatial cognition: Evidence from visual neglect. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(3), 125–133. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(03)00032-9

Han, B. I., Lee, H. W., Ryu, S., & Kim, J.-S. (2021). Tinnitus update. *Journal of Clinical Neurology*,

17(1), 1. https://doi.org/10.3988/jcn.2021.17.1.1

Harris, C. S. (1963). Adaptation to displaced vision: Visual, motor, or proprioceptive change? *Science*, *140*(3568), 812–813. https://doi.org/10.1126/science.140.3568.812

Harris, C. S. (1965). Perceptual adaptation to inverted, reversed, and displaced vision. *Psychological Review*, *72*(6), 419–444. https://doi.org/10.1037/h0022616

Harris, C. S. (1999). Cortical origin of pathological pain. The Lancet, 354(9188), 1464-1466. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(99)05003-5

Hatada, Y., Rossetti, Y., & Miall, R. C. (2006). Long-lasting aftereffect of a single prism adaptation: Shifts in vision and proprioception are independent. *Experimental Brain Research*, *173*(3), 415–424. https://doi.org/10.1007/s00221-006-0381-2

Hay, J. C., & Pick, H. L. (1966). Visual and proprioceptive adaptation to optical displacement of the visual stimulus. *Journal of Experimental Psychology*, *71*(1), 150–158. https://doi.org/10.1037/h0022611

Hay, J. C., Pick, H. L., & Ikeda, K. (1965). Visual capture produced by prism spectacles. *Psychonomic Science*, *2*(1–12), 215–216. https://doi.org/10.3758/bf03343413

Heilman, K. M., Valenstein, E., & Watson, R. T. (2000). Neglect and related disorders. *Seminars in Neurology*, *20*(4), 463–470. https://doi.org/10.1055/s-2000-13179

Heimler, B., Baruffaldi, F., Bonmassar, C., Venturini, M., & Pavani, F. (2017). Multisensory interference in early deaf adults. *Journal of Deaf Studies and Deaf Education*, *22*(4), 422–433. https://doi.org/10.1093/deafed/enx025

Held, R. (1961). Exposure-history as a factor in maintaining stability of perception and coordination. *Journal of Nervous and Mental Disease*, *132*, 26–32. https://doi.org/10.1097/00005053-196113210-00005

Held, R., & Hein, A. V. (1958). Adaptation of disarranged hand-eye coordination contingent upon re-afferent stimulation. *Perceptual and Motor Skills*, *8*, 87–90. https://doi.org/10.2466/PMS.8.3.87-90

Herlihey, T. A., Black, S. E., & Ferber, S. (2012). Terminal, but not concurrent prism exposure produces perceptual aftereffects in healthy young adults. *Neuropsychologia*, *50*(12), 2789–2795. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.08.009

Hiscock, M., Inch, R., & Kinsbourne, M. (1999). Allocation of attention in dichotic listening: Differential effects on the detection and localization of signals. *Neuropsychology*, *13*(3), 404–414. https://doi.org/10.1037/0894-4105.13.3.404

Hugdahl, K., Westerhausen, R., Alho, K., Medvedev, S., Laine, M., & Hämäläinen, H. (2009). Attention and cognitive control: unfolding the dichotic listening story. *Scandinavian Journal of Psychology*, *50*, 11–22. https://doi.org/10.1111/j.1467-9450.2008.00676.x

Husain, F. T., Akrofi, K., Carpenter-Thompson, J. R., & Schmidt, S. A. (2015). Alterations to the attention system in adults with tinnitus are modality specific. *Brain Research*, *1620*, 81–97. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2015.05.010

Hyde, K. L., Peretz, I., & Zatorre, R. J. (2008). Evidence for the role of the right auditory cortex in fine pitch resolution. *Neuropsychologia*, *46*(2), 632–639. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.09.004

–I–

Ishihara, M., Revol, P., Jacquin-Courtois, S., Mayet, R., Rode, G., Boisson, D., … Rossetti, Y. (2013). Tonal cues modulate line bisection performance: Preliminary evidence for a new rehabilitation prospect? *Frontiers in Psychology*, *4*, 1–10. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00704

–J–

Jacquin-Courtois, S., Legrain, V., Sumitani, M., Miyauchi, S., & Rossetti, Y. (2012). Adaptation visuomotrice et représentations corporelles : De la négligence au syndrome douloureux régional complexe. *La Lettre de Médecine Physique et de Réadaptation*, *28*(2), 93–98. https://doi.org/10.1007/s11659-012-0315-2

Jacquin-Courtois, S., O'Shea, J., Luauté, J., Pisella, L., Revol, P., Mizuno, K., … Rossetti, Y. (2013). Rehabilitation of spatial neglect by prism adaptation. A peculiar expansion of sensorimotor after-effects to spatial cognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *37*(4), 594–609. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.02.007

Jacquin-Courtois, S., Rode, G., Pavani, F., O'Shea, J., Giard, M. H., Boisson, D., & Rossetti, Y. (2010). Effect of prism adaptation on left dichotic listening deficit in neglect patients: Glasses to hear better? *Brain*, *133*(3), 895–908. https://doi.org/10.1093/brain/awp327

Jewell, G., & McCourt, M. E. (2000). Pseudoneglect: A review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia*, *38*(1), 93–110. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00045-7

–K–

Kahane, J., & Auerbach, C. (1973). Effect of prior body experience on adaptation to visual

displacement. *Perception & Psychophysics*, *13*(3), 461–466. https://doi.org/10.3758/BF03205803

Kalil, R. E., & Freedman, S. J. (1966). Persistence of ocular rotation following compensation for displaced vision. *Perceptual and Motor Skills*, *22*(1), 135–139. https://doi.org/10.2466/pms.1966.22.1.135

Kamath, U., Liu, J., & Whitaker, J. (2019). *Deep learning for NLP and speech recognition*. https://doi.org/10.1007/978-3-030-14596-5

Kandeepan, S., Maudoux, A., Ribeiro de Paula, D., Zheng, J. Y., Cabay, J. E., Gómez, F., … Soddu, A. (2019). Tinnitus distress: A paradoxical attention to the sound? *Journal of Neurology*, *266*(9), 2197–2207. https://doi.org/10.1007/s00415-019-09390-1

Kimura, D. (1967). Functional asymmetry of the brain in dichotic listening. *Cortex*, *3*(2), 163–178. https://doi.org/10.1016/S0010-9452(67)80010-8

Kinsbourne, M. (1970). The cerebral basis of lateral asymmetries in attention. *Acta Psychologica*, *33*, 193–201. https://doi.org/10.1016/0001-6918(70)90132-0

Klapp, S. T., Nordell, S. A., Hoekenga, K. C., & Patton, C. B. (1974). Long-lasting aftereffect of brief prism exposure. *Perception & Psychophysics*, *15*(2), 399–400. https://doi.org/10.3758/BF03213965

Kornheiser, A. S. (1976). Adaptation to laterally displaced vision: A review. *Psychological Bulletin*, *83*(5), 783–816. https://doi.org/10.1037/0033-2909.83.5.783

Krakauer, J. W., Pine, Z. M., Ghilardi, M.-F., & Ghez, C. (2000). Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. *The Journal of Neuroscience*, *20*(23), 8916–8924. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-23-08916.2000

–L–

Lackner, J. R. (1973a). The role of posture in adaptation to visual rearrangement. *Neuropsychologia*, *11*, 33–44. https://doi.org/10.1016/0028-3932(73)90062-6

Lackner, J. R. (1973b). Visual rearrangement affects auditory localization. *Neuropsychologia*, *11*(1), 29–32. https://doi.org/10.1016/0028-3932(73)90061-4

Lackner, J. R., & Lobovits, D. (1977). Adaptation to displaced vision: Evidence for prolonged after-effects. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *29*(1), 65–69. https://doi.org/10.1080/00335557743000035

Lessard, N., Paré, M., Lepore, F., & Lassonde, M. (1998). Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature*, *395*(6699), 278–280. https://doi.org/10.1038/26228

Levine, R. A. (1999) Somatic (craniocervical) tinnitus and the dorsal cochlear nucleus hypothesis. *American Journal of Otolaryngology, 20*(6), 351-362. https://doi.org/10.1016/S0196-0709(99)90074-1

Lewald, J. (2007). More accurate sound localization induced by short-term light deprivation. *Neuropsychologia*, *45*(6), 1215–1222. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.10.006

Lidji, P., Kolinsky, R., Lochy, A., & Morais, J. (2007). Spatial associations for musical stimuli: A piano in the head? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *33*(5), 1189–1207. https://doi.org/10.1037/0096-1523.33.5.1189

Liégeois-chauvel, C., Giraud, K., Badier, J., Marquis, P., & Chauvel, P. (2001). Intracerebral evoked potentials in pitch perception reveal a functional asymmetry of the human auditory cortex. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *930*, 117–132. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2001.tb05728.x

Lima, D. O., Araújo, A. M. G. D. de, Branco-Barreiro, F. C. A., Carneiro, C. da S., Almeida, L. N. A., & Rosa, M. R. D. da. (2019). Auditory attention in individuals with tinnitus. *Brazilian Journal of Otorhinolaryngology*. https://doi.org/10.1016/j.bjorl.2019.01.011

Lockwood, A. H., Salvi, R. J., & Burkard, R. F. (2002). Tinnitus. *New England Journal of Medicine*, *347*(12), 904–910. https://doi.org/10.1056/NEJMra013395

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., & Bradshaw, J. L. (2008). Left to right: Representational biases for numbers and the effect of visuomotor adaptation. *Cognition*, *107*(3), 1048–1058. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.09.007

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., Chapman, H. L., & Bradshaw, J. L. (2009). Pseudoneglect for the bisection of mental number lines. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *62*(5), 925–945. https://doi.org/10.1080/17470210802305318

Loftus, A. M., Vijayakumar, N., & Nicholls, M. E. R. (2009). Prism adaptation overcomes pseudoneglect for the greyscales task. *Cortex*, *45*(4), 537–543. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2007.12.011

Longo, M. R., & Lourenco, S. F. (2007). Spatial attention and the mental number line: Evidence for characteristic biases and compression. *Neuropsychologia*, *45*(7), 1400–1407. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.11.002

Luaute, J., Schwartz, S., Rossetti, Y., Spiridon, M., Rode, G., Boisson, D., & Vuilleumier, P. (2009). Dynamic changes in brain activity during prism adaptation. *Journal of Neuroscience*, *29*(1), 169–178. https://doi.org/10.1523/jneurosci.3054-08.2009

–M–

Mańkowska, A., Heilman, K. M., Williamson, J. B., & Harciarek, M. (2018). Age-related changes

in the allocation of vertical ettention. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *24*(10), 1121–1124. https://doi.org/10.1017/S1355617718000620

Martin, T. A., Greger, B. E., Norris, S. A., & Thach, W. T. (2001). Throwing accuracy in the vertical direction during prism adaptation: Not simply timing of ball release. *Journal of Neurophysiology*, *85*(5), 2298–2302. https://doi.org/10.1152/jn.2001.85.5.2298

Matsuo, T., Moriuchi, T., Iso, N., Hasegawa, T., Miyata, H., Maruta, M., … Higashi, T. (2020). Effects of prism adaptation on auditory spatial attention in patients with left unilateral spatial neglect: A non-randomized pilot trial. *International Journal of Rehabilitation Research*, *43*(3), 228–234. https://doi.org/10.1097/MRR.0000000000000413

McCourt, M. E., & Jewell, G. (1999). Visuospatial attention in line bisection: Stimulus modulation of pseudoneglect. *Neuropsychologia*, *37*(7), 843–855. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(98)00140-7

McCourt, M. E., & Olafson, C. (1997). Cognitive and perceptual influences on visual line bisection: Psychophysical and chronometric analyses of pseudoneglect. *Neuropsychologia*, *35*(3), 369–380. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(96)00143-1

McGurk, H., & Macdonald, J. (1976). Hearing lips and seeing voices. *Nature*, *264*, 746–748. https://doi.org/10.1038/264746a0

McIntosh, R. D., Rossetti, Y., & Milner, A. D. (2002). Prism adaptation improves chronic visual and haptic neglect: A single case study. *Cortex*, *38*(3), 309–320. https://doi.org/10.1016/S0010-9452(08)70662-2

McLaughlin, S. C., & Bower, J. L. (1965). Auditory localization and judgments of straight ahead during adaptation to prism. *Psychonomic Science*, *2*(1–12), 283–284. https://doi.org/10.3758/bf03343454

McLaughlin, S. C., & Webster, R. G. (1967). Changes in straight-ahead eye position during adaptation to wedge prisms. *Perception & Psychophysics*, *2*(1), 37–44. https://doi.org/10.3758/BF03210064

Michel, C. (2006). Simulating unilateral neglect in normals: Myth or reality? *Restorative Neurology and Neuroscience*, *24*(4–6), 419–430.

Michel, C. (2016). Beyond the sensorimotor plasticity: Cognitive expansion of prism adaptation in healthy individuals. *Frontiers in Psychology*, *6*, 1–7. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01979

Michel, C., Bonnet, C., Podor, B., Bard, P., & Poulin-Charronnat, B. (2019). Wearing prisms to hear differently: After-effects of prism adaptation on auditory perception. *Cortex*, *115*, 123–132. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.01.015

Michel, C., Bonnetain, L., Amoura, S., & White, O. (2018). Force field adaptation does not alter space representation. *Scientific Reports*, *8*(1), 10982. https://doi.org/10.1038/s41598-018-29283-z

Michel, C., & Cruz, R. (2015). Prism adaptation power on spatial cognition: Adaptation to different optical deviations in healthy individuals. *Neuroscience Letters*, *590*, 145–149. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2015.02.001

Michel, C., Gaveau, J., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2013). Prism adaptation by mental practice. *Cortex*, *49*(8), 2249–2259. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2012.11.008

Michel, C., Pisella, L., Halligan, P. W., Luauté, J., Rode, G., Boisson, D., & Rossetti, Y. (2003). Simulating unilateral neglect in normals using prism adaptation: implications for theory. *Neuropsychologia*, *41*(1), 25–39. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00135-5

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*(2), 341–350. https://doi.org/10.1162/jocn.2007.19.2.341

Michel, C., Rossetti, Y., Rode, G., & Tilikete, C. (2003). After-effects of visuo-manual adaptation to prisms on body posture in normal subjects. *Experimental Brain Research*, *148*(2), 219–226. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1294-3

Michel, F., Mauguiere, F., & Duquesnel, J. (1986). Listening with one or two hemispheres: Verbal dichotic testing after intracarotid barbiturate injection. *Neuropsychologia*, *24*(2), 271–276. https://doi.org/10.1016/0028-3932(86)90060-6

Milner, A. D., Brechmann, M., & Pagliarini, L. (1992). To halve and to halve not: An analysis of line bisection judgements in normal subjects. *Neuropsychologia*, *30*(6), 515–526. https://doi.org/10.1016/0028-3932(92)90055-Q

Møller, A. R. (1997). Similarities between chronic pain and tinnitus. *The American Journal of Otology*, *18*(5), 577–585. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9303153

Møller, A. R. (2007a). The role of neural plasticity in tinnitus. In A. Moller, B. Langguth, G. Hajak, T. Kleinjung, & A. Cacace (Eds.), *Progress in Brain Research* (1st ed., Vol. 166, pp. 37–46). https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)66003-8

Møller, A. R. (2007b). Tinnitus: Presence and future. In A. Moller, B. Langguth, G. Hajak, T. Kleinjung, & A. Cacace (Eds.), *Progress in Brain Research* (1st ed., Vol. 166, pp. 3–16). https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)66001-4

Møller, A. R. (2007c). Tinnitus and pain. In A. Moller, B. Langguth, G. Hajak, T. Kleinjung, & A. Cacace (Eds.), *Progress in Brain Research* (1st ed., Vol. 166, pp. 47–53). https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)66004-X

Moulden, B. (1971). Adaptation to displaced vision: Reafference is a special case of the cue-discrepancy hypothesis. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *23*(1), 113–117. https://doi.org/10.1080/00335557143000112

–N–

Nascimento, I. da P., Almeida, A. A., Diniz, J., Martins, M. L., Freitas, T. M. M. W. C. de, & Rosa, M. R. D. da. (2019). Tinnitus evaluation: Relationship between pitch matching and loudness, visual analog scale and tinnitus handicap inventory. *Brazilian Journal of Otorhinolaryngology*, *85*(5), 611–616. https://doi.org/10.1016/j.bjorl.2018.05.006

Newman, C. W., Jacobson, G. P., Spitzer, J. B. (1996). Development of the Tinnitus Handicap Inventory. A*rchives of Otolaryngology - Head and Neck Surgery, 122*(2), 143-148. https://doi.org/10.1001/archotol.1996.01890140029007

Nichelli, P., Rinaldi, M., & Cubelli, R. (1989). Selective spatial attention and length representation in normal subjects and in patients with unilateral spatial neglect. *Brain and Cognition*, *9*(1), 57–70. https://doi.org/10.1016/0278-2626(89)90044-4

Nicholls, M. E. R., Kamer, A., & Loftus, A. M. (2008). Pseudoneglect for mental alphabet lines is affected by prismatic adaptation. *Experimental Brain Research*, *191*(1), 109–115. https://doi.org/10.1007/s00221-008-1502-x

Nicholls, M. E. R., & Loftus, A. M. (2007). Pseudoneglect and neglect for mental alphabet lines. *Brain Research*, *1152*(1), 130–138. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2007.03.036

Nijboer, T., Vree, A., Dijkerman, C., & Van der Stigchel, S. (2010). Prism adaptation influences perception but not attention: Evidence from antisaccades. *NeuroReport*, *21*(5), 386–389. https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e328337f95f

Noreña, A. J. (2015). Revisiting the cochlear and central mechanisms of tinnitus and therapeutic approaches. *Audiology and Neurotology*, *20*(Suppl. 1), 53–59. https://doi.org/10.1159/000380749

–O–

O'Shea, J., Gaveau, V., Kandel, M., Koga, K., Susami, K., Prablanc, C., & Rossetti, Y. (2014). Kinematic markers dissociate error correction from sensorimotor realignment during prism adaptation. *Neuropsychologia*, *55*(1), 15–24. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.09.021

Okubo, M., & Nicholls, M. E. R. (2006). A stimulus-dependent dissociation between the cerebral hemispheres under free-viewing conditions. *Experimental Brain Research*, *172*(1), 49–56. https://doi.org/10.1007/s00221-005-0303-8

Oliveri, M., Rausei, V., Koch, G., Torriero, S., & Turriziani, P. (2004). Overestimation of numerical

distances in. *Neurology*, *63*(11), 2139–2140. https://doi.org/10.1212/01.WNL.0000145975.58478.6D

Opoku-Baah, C., Schoenhaut, A. M., Vassall, S. G., Tovar, D. A., Ramachandran, R., & Wallace, M. T. (2021). Visual influences on auditory behavioral, neural, and perceptual processes: A review. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology*, *22*(4), 365–386. https://doi.org/10.1007/s10162-021-00789-0

–P–

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. 37–55). Homewood III: Dorsey Press.

Paillard, J., & Brouchon, M. (1981). Visual motion cues in prismatic adaptation: Evidence of two separate and additive processes. *Acta Psychologica*, *48*(1–3), 253–270. https://doi.org/10.1016/0001-6918(81)90066-4

Panico, F., Rossetti, Y., & Trojano, L. (2020). On the mechanisms underlying Prism Adaptation: A review of neuro-imaging and neuro-stimulation studies. *Cortex*, *123*, 57–71. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.10.003

Phélip, M. (2014). Le paradigme d'écoute dichotique: État des recherches et données développementales. *Revue de Neuropsychologie, Neurosciences Cognitives et Cliniques*, *6*(1), 59–68. https://doi.org/10.1684/nrp.2014.0294

Pisella, L., Rode, G., Farnè, A., Tilikete, C., & Rossetti, Y. (2006). Prism adaptation in the rehabilitation of patients with visuo-spatial cognitive disorders. *Current Opinion in Neurology*, *19*(6), 534–542. https://doi.org/10.1097/WCO.0b013e328010924b

Plack, C. J., Barker, D., & Hall, D. A. (2014). Pitch coding and pitch processing in the human brain. *Hearing Research*, *307*, 53–64. https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.07.020

Posner, M. I., & Peterson, S. E. (1990). The Attention System of the Human Brain. *Annual Review of Neuroscience*, *13*(1), 25–42. https://doi.org/10.1146/annurev.ne.13.030190.000325

Prablanc, C., Panico, F., Fleury, L., Pisella, L., Nijboer, T., Kitazawa, S., & Rossetti, Y. (2020). Adapting terminology: Clarifying prism adaptation vocabulary, concepts, and methods. *Neuroscience Research*, *153*, 8–21. https://doi.org/10.1016/j.neures.2019.03.003

Pratt, C. C. (1930). The spatial character of high and low tones. *Journal of Experimental Psychology*, *13*(3), 278–285. https://doi.org/10.1037/h0072651

Prete, G., D'Anselmo, A., Tommasi, L., & Brancucci, A. (2018). Modulation of the dichotic right ear advantage during bilateral but not unilateral transcranial random noise stimulation. *Brain and Cognition, 123*, 81-88. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2018.03.003

Putterman, A. H., Robert, A. L., & Bregman, A. S. (1969). Adaptation of the wrist to displacing prisms. *Psychonomic Science*, *16*(2), 79–80. https://doi.org/10.3758/BF03336628

–R–

Redding, G. M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: A tutorial in theory and method. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *29*(3), 431–444. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.12.004

Redding, G. M., & Wallace, B. (1988a). Adaptive mechanisms in perceptual-motor coordination: Components of prism adaptation. *Journal of Motor Behavior*, *20*(3), 242–254. https://doi.org/10.1080/00222895.1988.10735444

Redding, G. M., & Wallace, B. (1988b). Components of prism adaptation in terminal and concurrent exposure: Organization of the eye-hand coordination loop. *Perception & Psychophysics*, *44*(1), 59–68. https://doi.org/10.3758/BF03207476

Redding, G. M., & Wallace, B. (2006). Generalization of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *32*(4), 1006–1022. https://doi.org/10.1037/0096-1523.32.4.1006

Reuter-lorenz, P. A., Kinsbourne, M., & Moscovitch, M. (1990). Hemispheric control of spatial attention. *Brain and Cognition*, *12*, 240–266. https://doi.org/10.1016/0278-2626(90)90018-J

Richter, H., Magnusson, S., Imamura, K., Fredrikson, M., Okura, M., Watanabe, Y., & Långström, B. (2002). Long-term adaptation to prism-induced inversion of the retinal images. *Experimental Brain Research*, *144*(4), 445–457. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1097-6

Roberts, L. E., Husain, F. T., & Eggermont, J. J. (2013). Role of attention in the generation and modulation of tinnitus. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *37*(8), 1754–1773. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.07.007

Rode, G., Lacour, S., Jacquin-Courtois, S., Pisella, L., Michel, C., Revol, P., Alahyane, N., Luauté, J., Gallagher, S., Halligan, P., Pélisson, D., & Rossetti, Y. (2015). Long-term sensorimotor and therapeutical effects of a mild regime of prism adaptation in spatial neglect. A double-blind RCT essay.

Roffler, S. K., & Butler, R. A. (1968). Localization of tonal stimuli in the vertical plane. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *43*(6), 1260–1266. https://doi.org/10.1121/1.1910977

Rossetti, Y., Jacquin-Courtois, S., Rode, G., Ota, H., Michel, C., & Boisson, D. (2004). Does action

make the link between number and space representation? *Psychological Science*, *15*(6), 426–430. https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2004.00696.x

Rossetti, Yves, Jacquin-Courtois, S., Calabria, M., Michel, C., Gallagher, S., Honoré, J., … Rode, G. (2015). Testing cognition and rehabilitation in unilateral neglect with wedge prism adaptation: multiple interplays between sensorimotor adaptation and spatial cognition. In K. Kansaku, L. G. Cohen, & N. Birbaumer (Eds.), *Systems Neuroscience: From laboratory to clinical practice* (pp. 359–381). https://doi.org/10.1007/978-4-431-55037-2_20

Rossetti, Y., Koga, K., & Mano, T. (1993). Prismatic displacement of vision induces transient changes in the timing of eye-hand coordination. *Perception & Psychophysics*, *54*(3), 355–364. https://doi.org/10.3758/BF03205270

Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Farné, A., Li, L., Boisson, D., & Perenin, M. (1998). Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. *Nature*, *395*(6698), 166–169. https://doi.org/10.1038/25988

Rusconi, E., Kwan, B., Giordano, B., Umiltà, C., & Butterworth, B. (2006). Spatial representation of pitch height: The SMARC effect. *Cognition*, *99*(2), 113–129. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2005.01.004

Rusconi, E., Kwan, B., Giordano, B., Umiltà, C., & Butterworth, B. (2005). The mental space of pitch height. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1060*(1), 195–197. https://doi.org/10.1196/annals.1360.056

–S–

Sarlegna, F. R., Malfait, N., Bringoux, L., Bourdin, C., & Vercher, J.-L. (2010). Force-field adaptation without proprioception: Can vision be used to model limb dynamics? *Neuropsychologia*, *48*(1), 60–67. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.08.011

Sarri, M., Greenwood, R., Kalra, L., & Driver, J. (2011). Prism adaptation does not change the rightward spatial preference bias found with ambiguous stimuli in unilateral neglect. *Cortex*, *47*(3), 353–366. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2010.01.006

Schenkenberg, T., Bradford, D. C., & Ajax, E. T. (1980). Line bisection and unilateral visual neglect in patients with neurologic impairment. *Neurology*, *30*, 509–517. https://doi.org/10.1007/978-3-319-57111-9_194

Schintu, S., Chaumillon, R., Guillaume, A., Salemme, R., Reilly, K. T., Pisella, L., & Farnè, A. (2020). Eye dominance modulates visuospatial attention. *Neuropsychologia*, *141*, 107314. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2019.107314

Schintu, S., Patané, I., Caldano, M., Salemme, R., Reilly, K. T., Pisella, L., & Farnè, A. (2017). The

asymmetrical effect of leftward and rightward prisms on intact visuospatial cognition. *Cortex*, *97*, 23–31. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.09.015

Schintu, S., Pisella, L., Jacobs, S., Salemme, R., Reilly, K. T., & Farnè, A. (2014). Prism adaptation in the healthy brain: The shift in line bisection judgments is long lasting and fluctuates. *Neuropsychologia*, *53*(1), 165–170. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.11.013

Schneider, P., Scherg, M., Dosch, H. G., Specht, H. J., Gutschalk, A., & Rupp, A. (2002). Morphology of Heschl's gyrus reflects enhanced activation in the auditory cortex of musicians. *Nature Neuroscience*, *5*(7), 688–694. https://doi.org/10.1038/nn871

Shams, L., Kamitani, Y., & Shimojo, S. (2000). What you see is what you hear. *Nature*, *408*(6814), 788–788. https://doi.org/10.1038/35048669

Shomstein, S., & Yantis, S. (2006). Parietal cortex mediates voluntary control of spatial and nonspatial auditory attention. *Journal of Neuroscience*, *26*(2), 435–439. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4408-05.2006

Soleimani, R., Jalali, M. M., & Hasandokht, T. (2016). Therapeutic impact of repetitive transcranial magnetic stimulation (rTMS) on tinnitus: A systematic review and meta-analysis. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology*, *273*(7), 1663–1675. https://doi.org/10.1007/s00405-015-3642-5

Spiegel, D. P., Linford, T., Thompson, B., Petoe, M. A., Kobayashi, K., Stinear, C. M., & Searchfield, G. D. (2015). Multisensory attention training for treatment of tinnitus. *Scientific Reports*, *5*, 384–388. https://doi.org/10.1038/srep10802

Stein, B. E., & Stanford, T. R. (2008). Multisensory integration: Current issues from the perspective of the single neuron. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(4), 255–266. https://doi.org/10.1038/nrn2331

Stevens, C., Walker, G., Boyer, M., & Gallagher, M. (2007). Severe tinnitus and its effect on selective and divided attention. *International Journal of Audiology*, *46*(5), 208–216. https://doi.org/10.1080/14992020601102329

Stevens, S. S., Volkmann, J., & Newman, E. B. (1937). A Scale for the measurement of the psychological magnitude pitch. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *8*(3), 185–190. https://doi.org/10.1121/1.1915893

Stratton, G. (1896). Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image. *Psychological Review*, *3*(6), 611–617. https://doi.org/10.1037/h0072918

Striemer, C. L., & Danckert, J. (2010). Dissociating perceptual and motor effects of prism adaptation in neglect. *NeuroReport*, *21*(6), 436–441. https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e328338592f

Suavansri, K., Falchook, A. D., Williamson, J. B., & Heilman, K. M. (2012). Right up there: Hemispatial and hand asymmetries of altitudinal pseudoneglect. *Brain and Cognition*, *79*(3), 216–220. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2012.03.003

Sumitani, M., Rossetti, Y., Shibata, M., Matsuda, Y., Sakaue, G., Inoue, T., … Miyauchi, S. (2007). Prism adaptation to optical deviation alleviates pathologic pain. *Neurology*, *68*(2), 128–133. https://doi.org/10.1212/01.wnl.0000250242.99683.57

–T–

Templeton, W. B., Howard, I. P., & Wilkinson, D. A. (1974). Additivity of components of prismatic adaptation. *Perception & Psychophysics*, *15*(2), 249–257. https://doi.org/10.3758/BF03213941

Tissieres, I., Elamly, M., Clarke, S., & Crottaz-Herbette, S. (2017). For better or worse: The effect of prismatic adaptation on auditory neglect. *Neural Plasticity*, *2017*, 1–11. https://doi.org/10.1155/2017/8721240

Tonndorf, J. (1987). The analogy between tinnitus and pain: A suggestion for a physiological basis of chronic tinnitus. *Hearing Research*, *28*(2–3), 271–275. https://doi.org/10.1016/0378-5955(87)90054-2

Torta, D. M., Legrain, V., Rossetti, Y., & Mouraux, A. (2016). Prisms for pain. Can visuo-motor rehabilitation strategies alleviate chronic pain? *European Journal of Pain (United Kingdom)*, *20*(1), 64–69. https://doi.org/10.1002/ejp.723

Trevis, K. J., McLachlan, N. M., & Wilson, S. J. (2016). Cognitive mechanisms in chronic tinnitus: Psychological markers of a failure to switch attention. *Frontiers in Psychology*, *7*(August), 1–12. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01262

–U–

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*(2), 233–239. https://doi.org/10.1037/h0031786

–V–

v. Békésy, G. (1948). On the elasticity of the cochlear partition. *The Journal of the Acoustical*

Society of America, *20*(3), 227–241. https://doi.org/10.1121/1.1906367

v. Helmholtz, H. (1867). Handbuch der physiologischen optik. Leipzig: Leopold Voss.

Vallar, G. (1998). Spatial hemineglect in humans. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*(3), 87–97. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01145-0

–W–

Wallace, B., Melamed, L. E., & Kaplan, C. (1973). Movement and illumination factors in adaptation to prismatic viewing. *Perception & Psychophysics*, *13*(2), 164–168. https://doi.org/10.3758/BF03214122

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*(6), 766–772. https://doi.org/10.1212/wnl.33.6.766

Welch, R. B. (1974). Speculations on a model of prism adaptation. *Perception*, *3*(4), 451–460. https://doi.org/10.1068/p030451

Welch, R. B., Choe, C. S., & Heinrich, D. R. (1974). Evidence for a three-component model of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology*, *103*(4), 700–705. https://doi.org/10.1037/h0037152

Westerhausen, R., & Kompus, K. (2018). How to get a left-ear advantage: A technical review of assessing brain asymmetry with dichotic listening. *Scandinavian Journal of Psychology*, *59*(1), 66–73. https://doi.org/10.1111/sjop.12408

Wilkinson, D. A. (1971). Visual-motor control loop: A linear system? *Journal of Experimental Psychology*, *89*(2), 250–257. https://doi.org/10.1037/h0031162

Wolfe, H. K. (1923). On the estimation of the middle of lines. *The American Journal of Psychology*, *34*(3), 313–358. https://doi.org/10.2307/1413954

Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience*, *3*(S11), 1212–1217. https://doi.org/10.1038/81497

Wolpert, D. M., Miall, R. C., & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*(9), 338–347. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01221-2

–Y–

Yuan, T., Yadollahpour, A., Salgado-Ramírez, J., Robles-Camarillo, D., & Ortega-Palacios, R.

(2018). Transcranial direct current stimulation for the treatment of tinnitus: A review of clinical trials and mechanisms of action 11 Medical and Health Sciences 1103 Clinical Sciences. *BMC Neuroscience*, *19*(1), 1–9. https://doi.org/10.1186/s12868-018-0467-3

–Z–

Zatorre, R. J., & Belin, P. (2001). Spectral and temporal processing in human auditory cortex. *Cerebral Cortex*, *11*, 946–953. https://doi.org/1047–3211/01/$4.00

Ziegler, P., Wahl, P., & Eberhard, P. (2017). Vibration of the basilar membrane and fluid pressure distribution in the human cochlea. *PAMM*, *17*(1), 229–230. https://doi.org/10.1002/pamm.201710084

Zorzi, M., Priftis, K., & Umiltà, C. (2002). Neglect disrupts the mental number line. *Nature*, *417*(May), 138–139.

Zorzi, M., Priftis, K., Meneghello, F., Marenzi, R., & Umiltà, C. (2006). The spatial representation of numerical and non-numerical sequences: Evidence from neglect. *Neuropsychologia*, *44*(7), 1061–1067. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.10.025

Zwicker, E., & Feldtkeller, R. (1981). *Psychoacoustique : l'Oreille, récepteur d'information*. Paris: Masson.

CHAPITRE VIII :
ANNEXES

Acta Psychologica 213 (2021) 103219

Contents lists available at ScienceDirect

Acta Psychologica

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

Modifying auditory perception with prisms? Aftereffects of prism adaptation on a wide auditory spectrum in musicians and nonmusicians

Clémence Bonnet [a,*], Bénédicte Poulin-Charronnat [b], Patrick Bard [b], Carine Michel [a]

[a] INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000 Dijon, France
[b] Université Bourgogne Franche-Comté, LEAD - CNRS UMR5022, Université de Bourgogne, Pôle AAFE, 11 Esplanade Erasme, 21000 Dijon, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Prism adaptation
Auditory perception
Auditory bisection judgment
Musical expertise

ABSTRACT

Prism adaptation consists of pointing to visual targets while wearing prisms that shift the visual field laterally. The aftereffects are not restricted to sensorimotor level but extend to spatial cognition. There is a link between spatial representation and auditory frequency, with an association of low frequencies on the left side and high frequencies on the right side of space. The present study aimed first at evaluating the representation of auditory frequencies on a wide range of frequencies in musicians and nonmusicians. We used the 'auditory interval bisection judgment' within three auditory intervals. The results showed a pseudoneglect behavior in pretest in musicians and nonmusicians for high frequency intervals, reflecting a perceptual bias of the subjective interval center toward lower frequencies. The second aim of the present study was to evaluate the aftereffects of prism adaptation on an expanded auditory spectrum. The results showed aftereffects of adaptation to a leftward optical deviation for high frequency intervals in musicians and nonmusicians. Adaptation to a leftward optical deviation affects the auditory perception on an extended auditory spectrum, by shifting the subjective interval center toward high frequencies. The present study provides innovative data about representation of auditory perception and its modulation by prism adaptation.

1. Introduction

1.1. Sensorimotor plasticity and prism adaptation

Sensorimotor plasticity is defined by our capacity to produce an appropriate motor response in reaction to environmental (e.g., hypergravity or microgravity) or bodily (e.g., when growing up) changes. A classical experimental paradigm for studying sensorimotor plasticity is prism adaptation. It consists of pointing to visual targets while wearing prisms that shift the visual field laterally (Stratton, 1896). Before prism exposure, participants' pointing is accurate. As soon as the prisms are worn, participants make pointing errors in the direction of the optical deviation. Based on error signals, they correct their trajectory and gradually improve their performance to make accurate pointing movements. After prisms' removal, participants make pointing errors in the direction opposite to the prismatic shift (e.g., Redding & Wallace, 1996). These sensorimotor aftereffects of prism adaptation can be explained by visual, proprioceptive, and motor control changes (e.g., Kornheiser, 1976; Redding et al., 2005).

1.2. Prism adaptation effects on spatially valued elements

Prism adaptation acts on the sensorimotor level but also affects spatial cognition (see Michel, 2006, 2016, for reviews). The cognitive level refers to our ability to build a mental image of the space mapped across the brain (Bisiach et al., 1979). Cognitive aftereffects of prism adaptation were mainly highlighted thanks to the line-bisection task (e.g., Colent et al., 2000), which is an invaluable tool to assess space representation. In its perceptual version, participants are requested to judge whether a line has been transected to the left or the right of its true center (e.g., Milner et al., 1992). Performance in healthy participants is characterized by a leftward bias of the line center estimation corresponding to a mental over-representation of the left part of space, and an under-representation of the right part of space (e.g., McCourt & Jewell, 1999). Called pseudoneglect (see, Jewell & McCourt, 2000, for review), this behavior is due to the dominance of the right hemisphere in visuospatial processes (e.g., Corballis, 2003; Zago et al., 2017). Following adaptation to a leftward optical deviation, pseudoneglect becomes a neglect-like behavior (i.e., a shift to the right of the estimated center), with a mental over-representation of the right part of space, and an

* Corresponding author.
E-mail address: clemence.bonnet@u-bourgogne.fr (C. Bonnet).

https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2020.103219
Received 9 April 2020; Received in revised form 6 November 2020; Accepted 16 November 2020
Available online 13 December 2020
0001-6918/© 2020 The Authors. Published by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

under-representation of the left part of space (e.g., Colent et al., 2000; Fortis et al., 2011; Michel, Pisella, et al., 2003; Michel, Rossetti, et al., 2003).

Furthermore, there are nonspatial elements which activate mental spatial representation. For instance, in the visual domain, numbers are represented on a left-to-right mental horizontal scale. Small numbers (e.g., 1, 2) are associated with the left part of this horizontal scale, while large numbers (e.g., 9, 10) are associated with the right part of this horizontal scale (Dehaene et al., 1993). Letters are also spatially represented on a left-to-right mental horizontal line. Early letters (e.g., A, B) are represented on the left side and later letters (e.g., Y, Z) on the right side of this horizontal line (Zorzi et al., 2006). These horizontal mental scales were observed thanks to stimulus-response compatibility studies, which showed that participants were faster and more accurate to press the response key when it was compatible with the spatial feature of the stimulus (e.g., pressing the left key for smaller numbers). In both cases (numerical and alphabet mental lines), when healthy participants have to estimate the center between two stimuli (two numbers or two letters), they show a pseudoneglect bias toward the smaller numbers and the early letters (i.e., to the stimuli with left spatial correspondence; Loftus et al., 2009; Longo & Lourenco, 2007; Nicholls & Loftus, 2007). After adaptation to a leftward optical deviation, as for the line-bisection task, this bias becomes a neglect-like behavior, with a shift of the subjective estimation of the interval center toward the larger numbers and later letters (i.e., to the stimuli with right spatial correspondence; Loftus et al., 2008; Nicholls et al., 2008). All these data demonstrate that leftward optical deviation also modulates the mental representation of spatially valued elements.

1.3. Auditory frequencies are spatially valued elements

The association between stimuli and space exists not only in the visual domain but also in the auditory domain. As letters and numbers, auditory frequencies are represented along a left-to-right mental line with low frequencies on the left of the mental line and high frequencies on the right. This analogy, called SMARC effect (Spatial-Musical Association of Response Codes), was observed following stimulus-response compatibility experiments, in which auditory stimuli and responses share the same spatial position (Rusconi et al., 2006). Participants were faster and more accurate when left responses were associated with low frequencies and right responses with high frequencies. It is worth noting that this association is more prevalent in musicians than in non-musicians (Lidji et al., 2007; Rusconi et al., 2006). Moreover, the space-auditory frequency association was confirmed by the modulation of space representation when listening to auditory frequencies. In a line-bisection task, hearing low frequencies shifted the subjective interval center to the left, while hearing high frequencies caused a bisection bias to the right (Ishihara et al., 2013). These results reflect the left-to-right association between auditory frequencies and space.

1.4. Prism adaptation affects auditory perception

Knowing that prism adaptation to a leftward optical deviation produces cognitive effects on spatially-valued elements and that auditory frequencies are associated with spatial location, Michel et al. (2019) have recently shown that prism adaptation modifies the perception of auditory frequencies. They used a new experimental paradigm, the 'auditory interval bisection judgment', which allows the estimation of the subjective center of an auditory interval, limited by two auditory frequencies. This singular auditory task was proposed by analogy with the well-known paradigm of perceptual line-bisection (see Section 1.2). Two main results were observed. First, the authors showed the existence of an auditory pseudoneglect. Before prism adaptation, there was a pseudoneglect bias in the subjective estimation of the auditory interval center toward the lower auditory frequencies. Second, they showed an effect of the adaptation to a leftward deviation on auditory frequency perception. There was a shift of the estimated auditory interval center toward the higher frequencies following adaptation to a leftward optical deviation in musicians only. The present study was in direct line with the work of Michel and collaborators.

The aim of the present study was twofold. First, we investigated the representation of auditory frequencies in a wider auditory spectrum than Michel et al. (2019) in musicians and nonmusicians. We examined whether the auditory pseudoneglect was present in this wider auditory spectrum, and if so, if its amplitude is modulated as in the visual space for which the pseudoneglect bias (i.e., leftward bias in the estimation of the line center) is more pronounced on the left part of space (see Michel, 2016 for review; Michel, Pisella, et al., 2003). If the auditory system behaves in a similar way as the visual system, the auditory pseudoneglect (i.e., bias of the estimated center of the auditory interval toward the lower interval limit) should be more pronounced for the lower frequencies of the auditory spectrum.

Second, we studied the cognitive aftereffects of prism adaptation in the wider auditory spectrum. In the visual field, the influence of adaptation to a leftward optical deviation on space representation was found to be more pronounced on the left part of space, where the leftward pseudoneglect bias is stronger (see Michel, 2016 for review; Michel, Pisella, et al., 2003). In visual line-bisection, the greater the initial leftward pseudoneglect bias is, the greater the amplitude of the rightward representational aftereffects following prism adaptation to a leftward optical deviation are (Goedert et al., 2010; Herlihey et al., 2012; Michel, Pisella, et al., 2003). If the auditory system responds to prism adaptation like the visual system, adaptation to a leftward optical deviation should induce a greater bias of the subjective center toward the higher interval limit for lower frequencies of the auditory spectrum. The more pronounced the auditory pseudoneglect is, the greater the amplitude of aftereffects of prism adaptation on auditory perception should be.

2. Experiment 1

2.1. Material and methods

2.1.1. Sample size estimation

An a priori power analysis was performed for sample size estimation based on data from the published study of Michel et al. (2019) ($N = 7$ for each optical deviation), and corresponding to our main hypothesis, which compared the percentages of 'low' responses in pretest to posttest after adaptation to a leftward optical deviation. The effect size in this study was $d = -1.08$, considered to be large using Cohen's (1988) criteria. A priori analysis for a *t*-test comparison between two dependent means with $\alpha = 0.05$ and power = 0.80, indicated that the required sample size with this effect size (G*Power 3.1; Faul et al., 2007) is approximately $N = 9$. Our proposed sample size of $N = 12$ by group is then adequate for the main objective of Experiment 1.

2.1.2. Participants

Forty-eight volunteers participated in the first experience. They were randomly divided into two groups of 24 participants according to their musical expertise: Group M (10 females, 14 males, mean age = 23.21, $SD = 2.89$ years) was composed of musicians, who had more than 5 years of musical training and were still playing music (8 play the piano, 3 play the guitar, 3 play drums, 3 play the violin, 2 play the trombone, 1 plays the flute, 1 plays the electric bass, and 3 play two or three instruments: clarinet/drums, guitar/bass/drums/piano, violin/piano/singing), and Group NM (11 females, 13 males, mean age = 23.87, $SD = 3.44$ years) was composed of participants having no musical background or less than 5 years of musical training, and no current musical practice. Both groups were each randomly divided into two subgroups of 12 participants according to the optical deviation used during prism adaptation: Groups ML and NML were exposed to a 15° leftward optical deviation and Groups MR and NMR were exposed to a 15° rightward

optical deviation during prism adaptation procedure. All participants were healthy, with normal or corrected to normal vision, and without auditory or neurological deficits. Except six ambidextrous participants (2 ML, 1 MR, 1 NML, 2 NMR), all were right-handed according to the Edinburgh Handedness Inventory (Group ML: $M = 0.76$, $SD = 0.24$; Group MR: $M = 0.86$, $SD = 0.20$; Group NML: $M = 0.72$, $SD = 0.26$; Group NMR: $M = 0.77$, $SD = 0.23$). After being informed of the experimental procedures, all participants gave their written consent and completed a musical expertise questionnaire. They were completely naive as to the purpose of the experiment, spatial representation of auditory frequencies, and prism adaptation. They were debriefed after the experiment. The experimental protocol was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki (1964).

2.1.3. Experimental procedure

For all groups, the experimental procedure was divided into four sessions: a pretest (before prism adaptation: auditory interval bisection judgment and open-loop pointing task), the prism adaptation procedure, a posttest (after prism adaptation: open-loop pointing task, auditory interval bisection judgment), and a late-test (open-loop pointing task; see Fig. 1).

2.1.3.1. Auditory interval bisection judgment. Three auditory intervals were used, two frequencies defined each of them (AF1 and AF2) and nine other auditory frequencies were used as target auditory frequencies (TAF) within the auditory intervals (see Table 1). All the auditory frequencies were pure tones created with Amadeus Pro software and lasted 500 ms.

The paradigm was the same as the one used by Michel et al. (2019), and every trial followed the event sequence displayed in Fig. 2. Each trial began by a pink noise (2000 ms) to avoid auditory memory influences of previous stimuli. After a silence of 500 ms, the participants listened to the auditory interval. The two auditory limits of the auditory interval were presented separated by a silence of 500 ms. The order of presentation of both frequencies was counterbalanced, with AF1/AF2 for half of the trials and the reverse for the other half. For I1, AF1 was 200 Hz and AF2 was 800 Hz (half of the trials: 200 Hz–800 Hz, the other half: 800 Hz–200 Hz), for I2, AF1 was 1850 Hz and AF2 was 2450 Hz (half of the trials: 1850 Hz–2450 Hz, the other half: 2450 Hz–1850 Hz), and for I3 AF1 was 3500 Hz and AF2 was 4100 Hz (half of the trials: 3500 Hz–4100 Hz, the other half: 4100 Hz–3500 Hz). A silence of 1000 ms followed the presentation of the auditory interval and the TAF was then presented during 500 ms. For every interval, TAF could take nine frequency values with four extreme values (frequencies close to the auditory limits; e.g., 1950 Hz, 2000 Hz, 2300 Hz, 2350 Hz for I2) repeated four times, all the other values were repeated six times. Finally, the auditory interval bisection judgment was composed by 46 trials per interval, resulting in 138 trials, pseudo-randomized for each participant. The same interval could not be presented in two successive trials, and the same was true for the TAF. A pseudo-randomized order was used for each participant, for both pretest and posttest, which were split into two equivalent blocks. In this auditory interval bisection judgment, participants had to indicate to the experimenter if the TAF was closer to the low or to the high limit of the interval, by answering 'low' or 'high'. At the end of every trial, the experimenter scored the response in the PsyScope software, which was used to present the stimuli.

Table 1
Auditory frequencies used during auditory interval bisection judgment in Experiment 1. AF: auditory frequency; AF1: low limit of the auditory interval; AF2: high limit of the auditory interval; TAF: target auditory frequency.

Auditory interval	AF1	AF2	Center	TAF
Interval 1 (I1)	200 Hz	800 Hz	500 Hz	300 Hz, 350 Hz, 420 Hz, 460 Hz, 500 Hz, 540 Hz, 580 Hz, 650 Hz, 700 Hz
Interval 2 (I2)	1850 Hz	2450 Hz	2150 Hz	1950 Hz, 2000 Hz, 2070 Hz, 2110 Hz, 2150 Hz, 2190 Hz, 2230 Hz, 2300 Hz, 2350 Hz
Interval 3 (I3)	3500 Hz	4100 Hz	3800 Hz	3600 Hz, 3650 Hz, 3720 Hz, 3760 Hz, 3800 Hz, 3840 Hz, 3880 Hz, 3950 Hz, 4000 Hz

The participants began by a training, in which they had to distinguish the low and high limits of the intervals later used in the experiment, then they performed four training trials of the auditory interval bisection judgment (with auditory frequencies close to the limits of an interval not used in the experiment; 700 Hz–1300 Hz) to ensure that they clearly understood the instructions. All participants reported that they had neither difficulty (1) to distinguish between the low and the high limit for each interval, nor (2) to perform the auditory interval bisection judgment.

2.1.3.2. Visuo-manual open-loop pointing task. To ensure the development of the sensorimotor realignment, participants completed an open-loop pointing task (i.e., without visual control during movement execution) in pretest (i.e., before prism adaptation), in posttest (immediately after prism adaptation), and in last-test session (at the end of experiment). They comfortably sat in a chair in front of the adaptation table with their head aligned with the body axis using a chinrest. For each session, they had to perform ten open-loop pointing trials, with their vision occluded during movement execution, making them unaware of the sensorimotor aftereffects of prism adaptation. The sagittal target (black dot, diameter 6 mm) was placed 45 cm from the edge of the table, and the starting hand position was placed 11 cm from the edge of the table. At the beginning of each trial, the experimenter passively placed the participants' right index finger in the starting position and asked them to make accurate movements at a natural speed to the sagittal target. The sensorimotor aftereffects of prism adaptation were

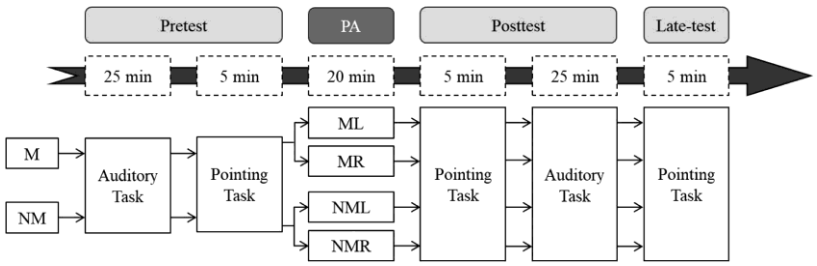


Fig. 1. Experimental paradigm used in Experiments 1 and 2. M: musicians; NM: nonmusicians; PA: prism adaptation; ML: musicians exposed to a Leftward optical deviation; MR: musicians exposed to a Rightward optical deviation; NML: nonmusicians exposed to a Leftward optical deviation; NMR: nonmusicians exposed to a Rightward optical deviation.

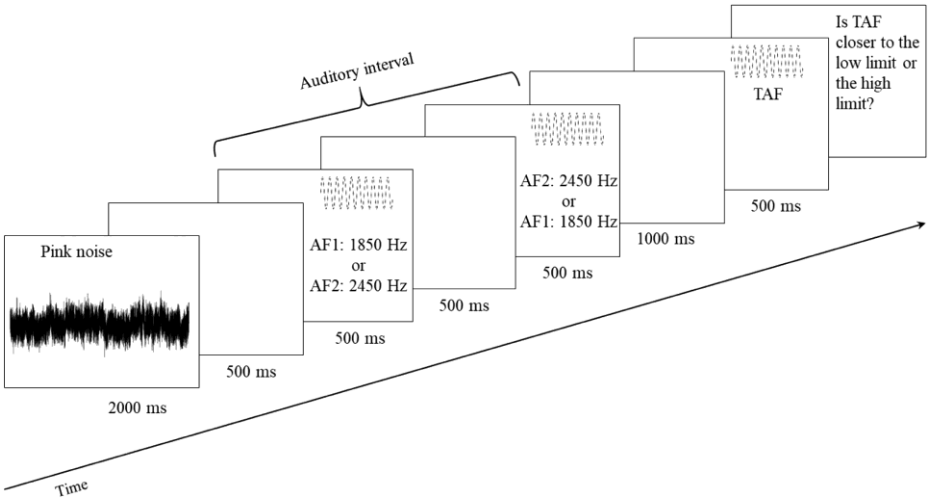


Fig. 2. Sequence of events for each trial of the auditory interval bisection judgment for interval I2. The event sequence was similar for all three intervals, only the frequencies used were different.
Each trial began by a pink noise followed by a silence of 500 ms. The two auditory limits of the auditory interval (AF1 and AF2) were then presented separated by a silence of 500 ms. A silence of 1000 ms followed the presentation of the auditory interval and the target auditory frequency (TAF) was then presented during 500 ms. Participants had to indicate if they perceived the TAF closer to the low or the high limit of the interval.

assessed by the difference in pointing errors between mean performance in posttest and mean performance in pretest for each participant (immediate aftereffects: posttest performance minus pretest performance). At the end of the experiment, ten open-loop pointing trials were performed to ensure that sensorimotor plasticity persisted during the auditory task in posttest, and until the end of the experiment (late aftereffects: last-test performance minus pretest performance). All arm movements were recorded using 3 TV-cameras (sampling frequency 60 Hz) of an optoelectronic system of motion analysis (Smart, B.T.S., Italy). One reflective marker (1 cm diameter) was placed on the nail of the right index fingertip. The spatial resolution for movement measurements was less than 1 mm. Data processing was performed using computer program in Matlab (Mathworks, Natick, MA).

2.1.3.3. Prism adaptation procedure. Immediately following the pretest, participants wore prismatic goggles and their head was kept aligned with the body axis by using a chin rest. Nine visual colored targets (sticker dots; diameter: 6 mm, space interdots: 4 cm) were placed 45 cm from the edge of the table. Participants performed a closed-loop pointing task (i.e., with vision of the hand during the movement). They were asked to point to the targets as quickly and as accurately as possible and returned at the starting position at a natural speed. Vision of the starting hand position was occluded to ensure the optimal development of the adaptation (Redding & Wallace, 1997). Every 3 s, the experimenter instructed participants verbally on which of the nine targets to point, according to a random sequence. The prism adaptation procedure involved four blocks of 81 pointing trials (total number of movements: 324). Participants relaxed for 1 min, eyes closed, at the end of each pointing block. The prism adaptation procedure lasted about 20 min.

2.1.3.4. Data analysis. For the auditory interval bisection judgment, the mean percentage of 'low' responses given by the participants was computed separately for the three intervals (I1, I2, and I3). This percentage indicates the proportion of target auditory frequencies considered as closer to the lower auditory frequency limit of the auditory interval (I1: 200 Hz; I2: 1850 Hz; I3: 3500 Hz) and suggested an approximate estimation of the auditory interval center (Michel et al., 2019). As illustrated in Fig. 3, a weak percentage of 'low' responses would indicate that participants perceived some of the low auditory targets as closer to the high frequency limit of the auditory interval, because they were perceived as higher than the subjective center (see top panel of Fig. 3). This would mean that there would be an auditory bias in the estimation of the interval center toward the lower frequencies in regard to the objective center. In contrast, a high percentage of 'low' responses would mean that participants perceived some of the higher auditory targets as closer to the low frequency limit of the auditory interval, because they were perceived as lower than the subjective center (see bottom panel of Fig. 3). This would suggest an auditory bias in the estimation of the interval center toward the higher frequencies in regard to the objective center.

After computing the percentage of 'low' responses, the participants' subjective center of the auditory interval was precisely defined by fitting the data with a sigmoid function. The subjective center of the auditory interval is the frequency for which participants provided 50% of responses closer to the lower frequency limit and 50% of responses closer to the higher frequency limit of the auditory interval (Michel et al., 2019).

For the visuo-manual open-loop pointing task, pointing angular errors were calculated as the difference between the starting position to target position vector and the starting position to final index fingertip position vector. Pointing errors from the sagittal target were expressed in degrees, with negative values corresponding to leftward errors and positive value to rightward errors.

The statistical analyses were carried out using the Statistica software (version 7.1). Normality of the data was verified with a Shapiro-Wilk test. When data were normal ($p > .05$), we used parametric analyses (repeated measures ANOVA and LSD post-hoc). Otherwise ($p < .05$), we used nonparametric analysis (Friedman ANOVA and Wilcoxon test). Results were considered to be significant at $p < .05$.

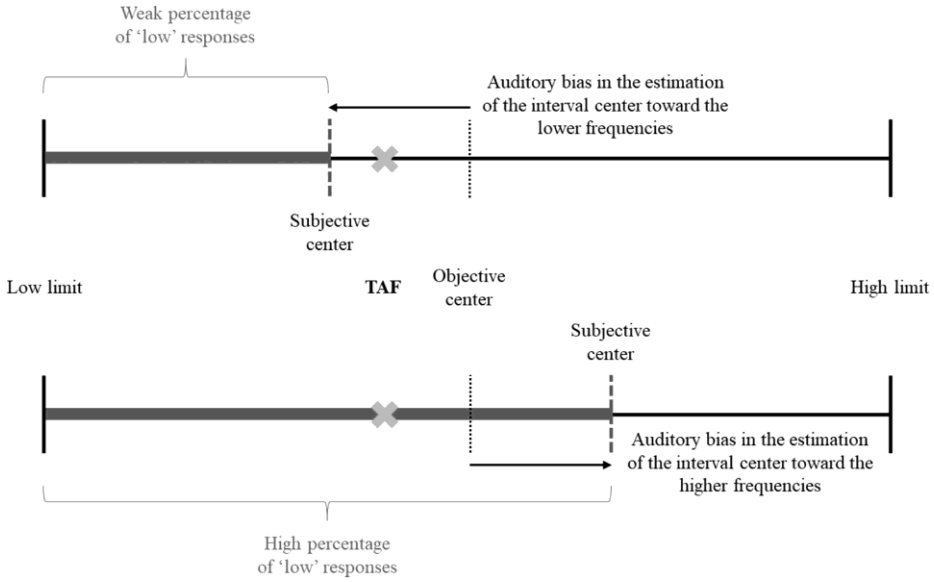


Fig. 3. Schematic representation of the measurement of the percentage of 'low' responses.
Top panel: A weak percentage of 'low' responses would indicate that participants perceived some of the low target auditory frequencies as closer to the high frequency limit of the auditory interval. As a consequence, the subjective center would be lower than the objective center of the auditory interval.
Bottom panel: A high percentage of 'low' responses would indicate that participants perceived some of the higher target auditory frequencies as closer to the low frequency limit of the auditory interval. As a consequence, the subjective center would be higher than the objective center of the auditory interval.

2.2. Results

2.2.1. Sensorimotor aftereffects on visuo-manual open-loop pointing task

Repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor and Deviation (Left, Right) as between-subject factor were carried out for musicians and nonmusicians separately (Group ML vs. Group MR; Group NML vs. Group NMR). The results, displayed in Fig. 4, showed a significant effect of Deviation for both musicians and nonmusicians, [Group M: $F(1, 22) = 131.48$, $p < .001$, $\eta_p^2 = 0.86$; Group NM: $F(1, 22) = 115.87$, $p < .001$, $\eta_p^2 = 0.84$], and a Session × Deviation interaction for both musicians and nonmusicians, [Group M: $F(2, 44) = 178.02$, $p < .001$, $\eta_p^2 = 0.89$; Group NM: $F(2, 44) = 142.15$, $p < .001$, $\eta_p^2 = 0.84$]. Sensorimotor aftereffects were illustrated by a significant difference between pretest and posttest and between pretest and late-test when participants were exposed to both leftward and rightward optical deviations [LSD post-hoc: pretest vs. posttest, all $ps <$ .001; pretest vs. late-test, all $ps < .001$].

2.2.2. Performance on auditory interval bisection judgment in pretest

First, *t*-test comparisons were performed to evaluate whether the mean percentages of 'low' responses were different from 50% in the pretest. The mean percentage was not significantly different from 50% for I1, but it was significantly lower than 50% in musicians and nonmusicians for I2 [Group M: $M = 39.22$, $SD = 11.01$, $t(23) = -4.79$, $p <$

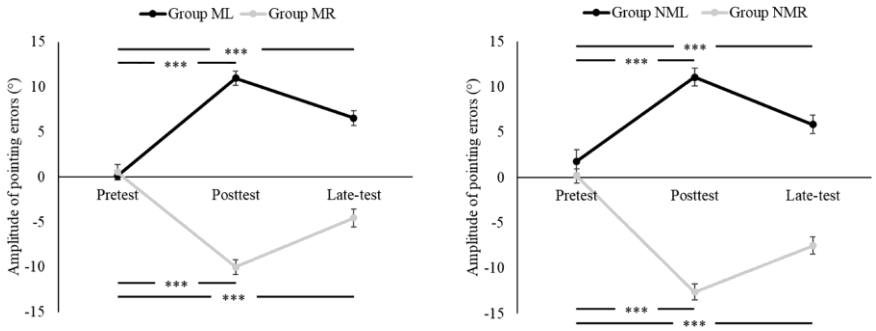


Fig. 4. Amplitude of pointing errors for pretest, posttest, and late-test as a function of the deviation in musicians (Group ML, Group MR) and nonmusicians (Group NML, Group NMR). Error bars indicate standard errors. Positive values indicate rightward pointing errors from the visual target. Negative values indicate leftward pointing errors from the visual target.

.001, $d = 0.98$; Group NM: $M = 37.77$, $SD = 16.33$, $t(23) = -3.67$, $p < .01$, $d = 0.75$], and for I3 [Group M: $M = 39.86$, $SD = 14.40$, $t(23) = -3.45$, $p < .01$, $d = 0.70$; Group NM: $M = 29.80$, $SD = 18.86$, $t(23) = -5.25$, $p < .001$, $d = 1.07$]. This result illustrated the presence of a bias in the perception of target auditory frequencies, suggesting an auditory pseudoneglect in I2 and in I3, whatever the musical expertise.

Repeated measures ANOVA with Interval (I1, I2, I3) as within-subject and Musical expertise (M, NM) as between-subject factor were performed on the mean percentages of 'low' responses in pretest (Fig. 5). The results showed a significant effect of Interval, $F(2, 92) = 12.95$, $p < .001$, $\eta_p^2 = 0.20$, indicating that percentage of 'low' responses decreased significantly in I2 and in I3 compared to I1 (LSD posthoc, $p < .001$), and a significant Interval × Musical expertise interaction, $F(2, 92) = 4.40$, $p = .01$, $\eta_p^2 = 0.07$. In musicians, the mean percentage of 'low' responses in pretest did not vary according to the auditory interval [LSD Post-hoc, all $ps > .10$]. In nonmusicians, the mean percentage of 'low' responses in pretest was higher in I1 ($M = 57.52$, $SD = 20.40$) than in I2 ($M = 37.77$, $SD = 16.32$), and in I3 ($M = 29.80$, $SD = 18.86$) [LSD Post-hoc, all $ps < .001$]. No difference was found between I2 and I3. Moreover, the mean percentage of 'low' responses in pretest was significantly higher in nonmusicians than in musicians for I1 [Group M: $M = 46.56$, $SD = 14.99$; Group NM: $M = 57.52$, $SD = 20.40$; LSD Post-hoc, $p < .01$], and significantly lower for I3 [Group M: $M = 39.85$, $SD = 14.40$; Group NM: $M = 29.80$, $SD = 18.86$; LSD Post-hoc, $p = .01$]. These results illustrated the homogeneity of the responses throughout the auditory spectrum in musicians, and a nonhomogeneity of the responses throughout the auditory spectrum in nonmusicians. Because the auditory frequencies increased across the auditory intervals I1, I2, and I3, nonmusicians tended to respond more often 'low' for I1 and more often 'high' for I2 and I3.

Altogether, these results demonstrated that an auditory pseudoneglect was expressed in I2 and in I3, and the musical expertise affected the homogeneity of responses within the auditory spectrum.

2.2.3. Aftereffects of prism adaptation on auditory interval bisection judgment

2.2.3.1. Percentages. Repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Interval as within-subject factors were performed on the percentages of 'low' responses for leftward deviation and rightward deviations separately, for both musicians and nonmusicians. For the musicians (Fig. 6), a significant effect of Session was observed for the group ML, $F(1, 11) = 9.17$, $p = .01$, $\eta_p^2 = 0.45$, with a significant increase of 'low' responses for I2 and I3 in posttest compared to pretest [LSD Post-hoc, $ps < .01$]. For the group MR, no effects were observed whatever the auditory interval studied, all $ps > .10$.

For the nonmusicians (Fig. 7), a significant Interval × Session interaction was observed for the group NML, $F(2, 22) = 3.95$, $p = .03$, $\eta_p^2 = 0.26$, with a significant increase of the percentages of 'low' responses for I2 only [LSD Post-hoc, $p = .04$]. For the group NMR, no effects of prism adaptation were observed whatever the auditory interval, all $ps > .10$. A main effect of Interval was observed, [Group NML: $F(2, 22) = 7.66$, $p < .01$, $\eta_p^2 = 0.41$; Group NMR: $F(2, 22) = 3.52$, $p = .04$, $\eta_p^2 = 0.24$], indicating an influence of the intervals used to perform the task. The percentage of 'low' responses was high in I1 and decreased in I2 and in I3.

These results revealed that prism adaptation to a leftward optical deviation influenced the percentage of 'low' responses for I2 and I3 in musicians, and for I2 only in nonmusicians.

2.2.3.2. Subjective center. Concerning participants' subjective center, it turns out that the measure of subjective interval center was not exploitable because average coefficients (R^2), which are indicative of the quality of the sigmoid fit, were too weak (mean for all participants as a function of musical expertise, whatever the optical deviation; M: $0.57 < R^2 < 0.78$; NM: $0.43 < R^2 < 0.67$).

2.3. Discussion of Experiment 1

Three main results emerged from Experiment 1. First, the initial mean value of the percentage of 'low' responses was smaller than 50% for I2 and I3 in musicians and nonmusicians. This result indicates that participants perceived more target auditory frequencies as closer to the high limit of the auditory interval, suggesting a bias in the estimation of the auditory interval center toward the lower limit of the auditory intervals (see top panel of Fig. 3). This bias corresponds to a pseudoneglect in the auditory interval bisection judgment. It replicates the result obtained in the study of Michel et al. (2019) (auditory interval: 700 Hz–1300 Hz) and extends the existence of a pseudoneglect behavior on a wider auditory spectrum, toward high frequencies (auditory intervals: 1850 Hz–2450 Hz; 3500 Hz–4100 Hz). However, pseudoneglect was absent in the lower interval (200 Hz–800 Hz). A first possible explanation for this absence could be the dissociation between visual pseudoneglect and auditory pseudoneglect. In the visual domain,

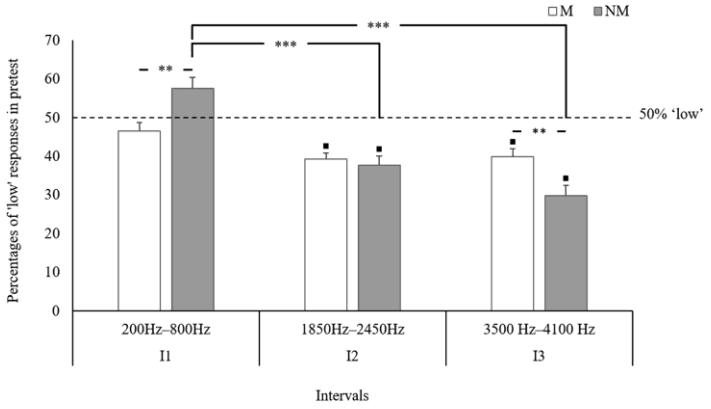


Fig. 5. Percentages of 'low' responses for pretest as a function of interval (I1, I2, I3) and musical expertise (M, NM). Error bars indicate standard errors. Filled squares indicate significant pseudoneglect. The 50% line indicates the point of equiprobability for which the participants provided 50% 'low' and 50% 'high' responses. A mean percentage significantly lower than 50% indicates an auditory pseudoneglect.

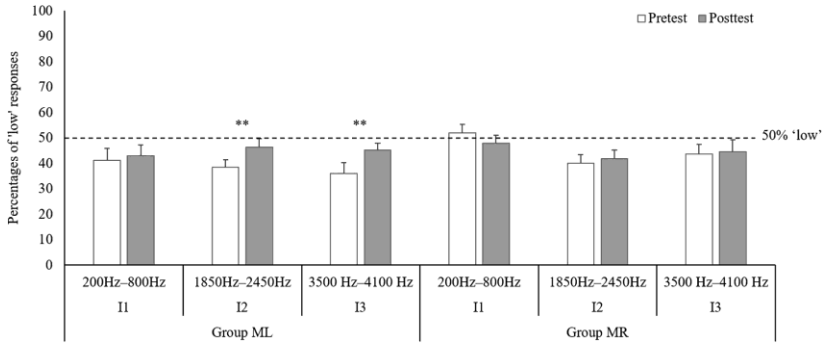


Fig. 6. Percentages of 'low' responses for pretest and posttest as a function of interval (I1, I2, I3) and optical deviation (Group ML, Group MR) in musicians. Error bars indicate standard errors. The 50% line indicates the point of equiprobability for which the participants provided 50% 'low' and 50% 'high' responses.

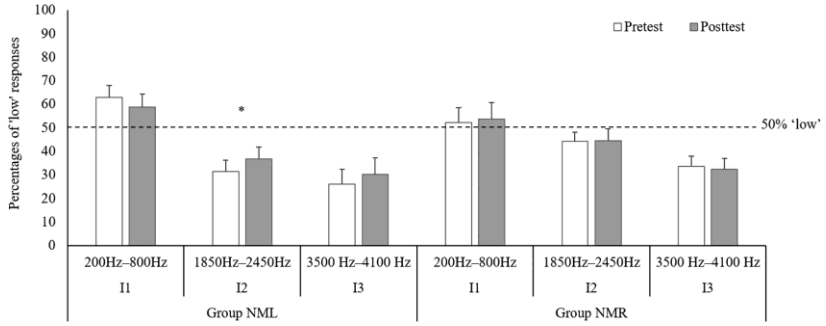


Fig. 7. Percentages of 'low' responses for pretest and posttest as a function of interval (I1, I2, I3) and optical deviation (Group NML, Group NMR) in nonmusicians. Error bars indicate standard errors. The 50% line indicates the point of equiprobability for which the participants provided 50% 'low' and 50% 'high' responses.

pseudoneglect is increased in the left hemispace and absent in the right hemispace. In the auditory domain, it seems to be different. In a large auditory spectrum, pseudoneglect appears absent in low frequencies (i.e., to the left, by reference to SMARC effect; see Section 1.3) and present in high frequencies (i.e., to the right, by reference to SMARC effect; see Section 1.3). The possible influence of the auditory workspace used in the experiment must be considered in the modulation of pseudoneglect. The absence of pseudoneglect for the lower interval could be explained by the use of a wide workspace, which was biased toward high frequencies. Two intervals out of three, I2 and I3, have frequencies higher than 1080 Hz. Perceptually, frequencies lower than 400 Hz as consider as low, frequencies between 400 Hz et 1600 Hz as median, and frequencies higher than 1600 Hz as high (Bagot, 1999). Then, in Experiment 1, frequencies of I1 (200 Hz–800 Hz) could be perceived as low and median, whereas frequencies of I2 (1850 Hz–2450 Hz) and I3 (3500 Hz–4100 Hz) could be perceived as high. Participants could mainly respond 'high' for target auditory frequencies in I2 and I3, and 'low' for target auditory frequencies in I1 in an absolute way (and not in comparison with the low and high limits of the intervals as requested in the auditory interval bisection judgment). This perceptual bias would be more pronounced in nonmusicians than in musicians, as suggested by the variation of the percentages of 'low' responses. This perceptual response bias could have modulated the expression of pseudoneglect in the wide auditory spectrum used. Furthermore, another argument developed in the general discussion section, proposed that the perception of the lower interval was more sensitive leading to a masking of pseudoneglect.

Second, prism adaptation to a leftward optical deviation produced an increase of the percentage of 'low' responses, in musicians for I2 and for I3. After adaptation to a leftward optical deviation, musicians perceived more target auditory frequencies as closer to the low limit of the auditory interval, suggesting a bias of the estimation of the auditory interval center toward the high limit of the auditory intervals (see bottom of Fig. 3). This result replicates the result obtained in the study of Michel et al. (2019) and extends the presence of aftereffects of adaptation to a leftward optical deviation on a wider auditory spectrum, toward high frequencies (auditory intervals: 1850 Hz–2450 Hz; 3500 Hz–4100 Hz). For the lower interval I1, no aftereffects of prism adaptation were observed. The perceptual response bias could also apply and might have masked the effect of prism adaptation. Furthermore, the absence of auditory pseudoneglect for I1 could explain the absence of effects of prism adaptation. One interpretation would be that, like in the visual domain, the aftereffects of prism adaptation in the auditory domain would be dependent on the presence of pseudoneglect (Goedert et al., 2010; see Michel, 2016 for review).

Finally, the effects of adaptation to a leftward optical deviation were shown for the first time in nonmusicians, but for I2 only. As mentioned in the above paragraph, the absence of pseudoneglect in I1 could explain the absence of aftereffects of prism adaptation. Concerning the absence of aftereffects of prism adaptation for I3 in nonmusicians, it is possible that the task was too difficult in high frequencies for musically untrained participants. The smallest variation of frequency (Hz) between two

stimuli perceived as distinct increases toward higher frequencies of the auditory spectrum (Zwicker & Fastl, 1990). This could lead non-musicians to tend to respond spontaneously 'high' in the higher interval I3 (i.e., perceptual response bias) masking the subtle bias produced by prism adaptation. Note that this adjustment of the ability of distinction is less marked in musicians. They succeeded in the task because, thanks to their musical expertise, their responses were less influenced by perceptual response bias.

Altogether, the results of Experiment 1 showed innovative results. The auditory pseudoneglect was observed in a wide auditory spectrum toward higher frequencies, regardless of the musical expertise. Prism adaptation to a left optical deviation affects auditory perception in musicians and, for the first time, in nonmusicians. Experiment 1 also raises the question of the difficulty of the auditory task for non-musicians. In Experiment 2, the auditory task was modified to be less difficult by reducing the amplitude of the auditory spectrum and by using a trial presentation blocked by interval for the auditory interval bisection task. Although the horizontal representation of auditory frequencies is less pronounced in nonmusicians (Lidji et al., 2007), the experimental design of Experiment 2 was set up to be optimal, and then to strengthen the effects observed with nonmusicians.

3. Experiment 2

3.1. Materials and methods

3.1.1. Sample size estimation

A statistical a priori power analysis was performed for sample size estimation. The analysis parameters were the same as in the Experiment 1 (see Section 2.1.1). Our proposed sample size of $N = 11$ by group is then adequate for the main objective of Experiment 2.

3.1.2. Participants

Twenty-two volunteer nonmusician participants, who did not take part in Experiment 1, participated in Experiment 2 (15 females, 7 males, mean age = 22.09, $SD = 2.35$). All were healthy, with normal or corrected to normal vision, and without auditory or neurological deficits. Except two ambidextrous participants (1 L, 1 R), all were right-handed according to the Edinburgh Handedness Inventory (Group L: $M = 0.74$, $SD = 0.16$; Group R: $M = 0.81$, $SD = 0.26$). Participants were randomly divided into two groups of eleven participants according to the optical deviation used during prism adaptation: Group L was exposed to a 15° leftward optical deviation and Group R was exposed to a 15° rightward optical deviation. After being informed of the experimental procedures, all participants signed their written consent and completed a musical expertise questionnaire. They were completely naive as to the purpose of the experiment, spatial representation of auditory frequencies, and prism adaptation. They were debriefed after the experiment. The experimental protocol was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki (1964).

3.1.3. Experimental procedure

The procedure was the same as in Experiment 1 (Section 2.1.3; see Fig. 1), except that two main changes were applied to make the auditory interval bisection judgment easier and try to reduce the potential perceptual response bias.

First, the frequencies of the 'extreme' intervals (I1, I3) were modified to be closer to those of the median interval I2 (see Table 2), resulting in a reduced amplitude of the auditory spectrum used in Experiment 2 compared to Experiment 1. Second, the trials were presented blocked by interval (and not randomized as in Experiment 1). For instance, participants listened to trials of I1 during the first block, then trials of I3 for the second block, and so on. There was a total of six blocks (two by intervals), each of them composed of 23 pseudo-randomized trials. In the first half of the auditory interval bisection judgment task, three blocks (one for each interval) were presented, and the other three blocks were presented in the second half of the task. The same interval could not be presented in two successive blocks. Within each block, the order of presentation of the limits (AF1 and AF2) was pseudo-randomized and the same TAF could not be presented in two successive trials. In total, 138 trials were presented in six blocks, randomized for each participant, and for both pretest and posttest. The instruction was the same as in Experiment 1, participants had to judge if the TAF was closer to the low or the high limit of the interval, by answering 'low' or 'high'.

Table 2
Auditory frequencies used during the auditory interval bisection judgment in Experiment 2. AF: auditory frequency; AF1: low limit of the auditory interval; AF2: high limit of the auditory interval; TAF: target auditory frequency.

Auditory interval	AF1	AF2	Center	TAF
Interval 1 (I1)	600 Hz	1200 Hz	900 Hz	700 Hz, 750 Hz, 820 Hz, 860 Hz, 900 Hz, 940 Hz, 980 Hz, 1050 Hz, 1100 Hz
Interval 2 (I2)	1850 Hz	2450 Hz	2150 Hz	1950 Hz, 2000 Hz, 2070 Hz, 2110 Hz, 2150 Hz, 2190 Hz, 2230 Hz, 2300 Hz, 2350 Hz
Interval 3 (I3)	3100 Hz	3700 Hz	3400 Hz	3200 Hz, 3250 Hz, 3320 Hz, 3360 Hz, 3400 Hz, 3440 Hz, 3480 Hz, 3550 Hz, 3600 Hz

3.1.4. Data analysis

The analyses were the same as in Experiment 1 (see Section 2.1.3.4).

3.2. Results

3.2.1. Sensorimotor aftereffects on visuo-manual open-loop pointing task

We used a nonparametric analysis because data were not normal (Shapiro-Wilk test: $p < .05$). A Friedman ANOVA was performed for each optical deviation and showed a significant effect of leftward and rightward deviation (all $ps < .001$). The sensorimotor aftereffects were illustrated by a significant difference between pretest and posttest and between pretest and late-test after prism adaptation for both optical deviations [Wilcoxon test: pretest vs. posttest, $ps < .01$; pretest vs. late-test, $ps < .01$] (Fig. 8).

3.2.2. Performance on auditory interval bisection judgment in pretest

3.2.2.1. Percentages. As in Experiment 1, *t*-test comparisons were performed to evaluate whether the mean percentages of 'low' responses

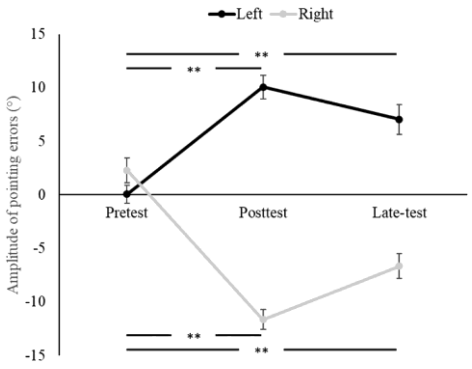


Fig. 8. Amplitude of pointing errors for pretest, posttest, and late-test as a function of the deviation (Left, Right). Error bars indicate standard errors. Positive values indicate rightward pointing errors from the visual target. Negative values indicate leftward pointing errors from the visual target.

were different from 50% in the pretest. The mean percentage of 'low' responses was significantly higher than 50% in I1 (M = 54.25, SD = 7.98; $t(21) = 2.50$, $p < .02$, $d = 0.53$), and was not significantly different from 50% in I2 ($M = 49.01$, $SD = 8.15$; $t(21) = -0.57$, $p > .10$, $d = 0.12$). There is a trend of 'low' responses to be lower than 50% in I3 (M = 45.35, $SD = 11.09$; $t(21) = -1.96$, $p = .06$, $d = 0.42$).

3.2.2.2. Subjective center. For every interval, *t*-test comparisons were performed to evaluate whether the mean subjective center of the auditory interval was different from the objective center (I1: 900 Hz; I2: 2150 Hz; I3: 3400 Hz). Even if the mean subjective center seemed to be lower than the objective center for I2, M = 2149.30, and for I3, M = 3376.39, the difference between the subjective center and the objective center was not statistically significant for the three intervals, $p > .10$ for I1, $p > .50$ for I2 and $p > .10$ for I3.

3.2.3. Aftereffects of prism adaptation on auditory interval bisection judgment

3.2.3.1. Percentages. Repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Interval (I1, I2, I3) as within-subject factors were performed on the percentages of 'low' responses for leftward deviation and rightward deviation separately (Fig. 9). For the group L, a significant effect of Session, $F(1, 10) = 20.77$, $p = .001$, $\eta_p^2 = 0.67$, and an Interval × Session interaction, $F(2, 20) = 4.07$, $p = .03$, $\eta_p^2 = 0.29$, were observed, with an increase of the percentages of 'low' responses for I2 and I3 in posttest compared to pretest [LSD Post-hoc, I2: $p < .01$, I3: $p < .001$]. There were no significant effects for the group R, all $ps > .10$. This second result indicated that prism adaptation to a leftward optical deviation influences auditory perception in high frequencies (I2 and I3) but not in median frequencies (I1).

3.2.3.2. Subjective center. Normality was not confirmed for I1 (in pretest and posttest), and for I3 (in posttest) but it was for I2. A Wilcoxon test, used for data of I1 and I3, showed no significant aftereffects of prism adaptation for both optical deviations, all $ps > .10$. For I2, a *t*-test showed a significant effect of leftward optical deviation, $t(11) = -2.35$, $p = .04$, $d = 0.27$ (pretest: $M = 2140.35$ Hz; posttest: $M = 2166.50$ Hz) (Fig. 10). This effect of adaptation to a leftward optical deviation was illustrated by a shift of the subjective interval center toward the higher frequencies. Concerning the rightward prism adaptation there were no significant results, all $ps > .10$.

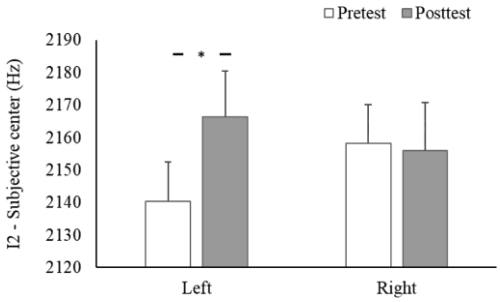


Fig. 10. Subjective center for pretest and posttest as a function of deviation (Left, Right) for Interval I2. Error bars indicate standard errors.

3.3. Discussion of Experiment 2

Two main results emerge from this second experiment. First, no significant auditory pseudoneglect was observed for nonmusicians. This result is not in agreement with the result of Experiment 1. The variability of pseudoneglect that can be observed in the general population could explain the difference between the results of Experiment 1 and Experiment 2 (McCourt & Jewell, 1999). Nevertheless, there is a trend for mean percentage of 'low' responses to be lower than 50% in I3. Concerning the high percentage of 'low' responses for I1, it could be linked to the perceptual response bias already mentioned in Experiment 1.

Second, for percentages of low responses, auditory aftereffects of prism adaptation to a leftward optical deviation occurred in I2 and in I3 in nonmusicians. After prism adaptation to a leftward optical deviation, nonmusician participants answered more often 'low', suggesting that they perceived the target auditory frequencies more often closer to the low limit of the auditory interval. This observation may suggest a bias of the estimation of the auditory interval center toward the high limit of the auditory intervals that is consistent with our hypothesis and with the results obtained for musicians in Experiment 1. Like in Experiment 1, no effect was shown for the interval with the lower frequencies (i.e., 600 Hz–1200 Hz) probably because of the absence of pseudoneglect in I1. Moreover, adaptation to a leftward optical deviation modified the subjective interval center, by producing a shift toward the higher frequency limit for I2 only. The effects of adaptation to a leftward optical deviation in I2 are in accordance with those observed for the measure of percentage of 'low' responses and show that adaptation to a leftward optical

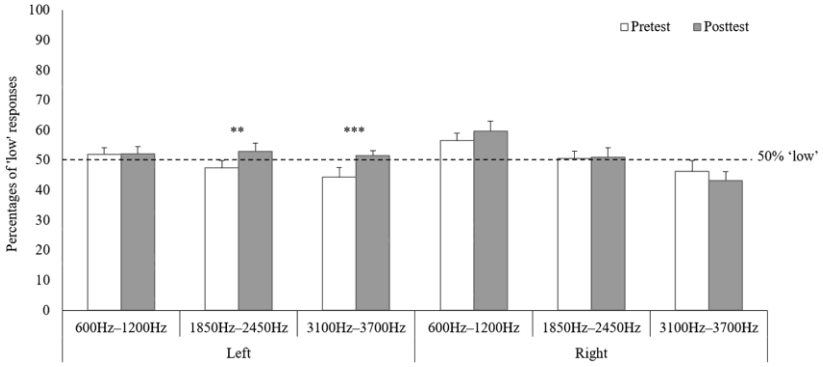


Fig. 9. Percentages of 'low' responses for pretest and posttest as a function of interval (I1, I2, I3) and optical deviation (Left, Right). Error bars indicate standard errors. The 50% line indicates the point of equiprobability for which the participants provided 50% 'low' and 50% 'high' responses.

deviation can also affect the auditory perception in nonmusicians. It is likely that the mean percentage of 'low' responses is a more sensitive tool than the estimation of the interval center to evaluate the auditory modulation produced by prism adaptation in the auditory interval bisection judgment task. The percentage of 'low' responses allows the assessment of auditory modulations produced by prism adaptation in both I2 and I3, whereas the subjective interval center detects only changes in I2.

Altogether, the results of Experiment 2 supported the innovative results of Experiment 1. The action of adaptation to a leftward optical deviation on high auditory frequencies was confirmed in participants without musical expertise. This experiment showed for the first time that, under certain circumstances, adaptation to a leftward optical deviation can shift the subjective auditory center toward the high frequencies in nonmusicians.

4. General discussion

The two main objectives of the present study were (1) to investigate the representation of auditory frequencies in a wide auditory spectrum, and (2) to evaluate the aftereffects of prism adaptation on auditory frequency representation in this wide auditory spectrum. In Experiment 1, participants exhibited a percentage of 'low' responses smaller than 50% whatever their musical expertise for high auditory frequency intervals, suggesting an estimation of the interval center which was shifted toward lower frequencies. Named auditory pseudoneglect, this behavior, which was observed for high frequencies of the auditory spectrum, was not observed for low/median frequencies. Furthermore, innovative aftereffects of prism adaptation to a leftward optical deviation were observed in a wide auditory spectrum under certain circumstances. Experiment 1 showed an increase of the percentage of 'low' responses in musicians for the higher auditory frequency intervals (i.e., I2 and I3). A similar effect was observed in nonmusicians for I2 only. Experiment 2, in which the auditory interval bisection judgment task was made easier, showed an increase of the percentage of 'low' responses in nonmusicians for both the higher auditory frequency intervals (i.e., I2 and I3). These results were the first demonstration of aftereffects of prism adaptation in auditory interval bisection judgment in nonmusicians.

4.1. Auditory pseudoneglect

In accordance with the results observed by Michel et al. (2019), the present study showed an auditory response bias called auditory pseudoneglect. The innovative aspect of our results is the presence of this bias on a wide auditory spectrum, for high frequencies. The orientation of attention toward the left part of space (e.g., Milner et al., 1992) and the association between low auditory frequencies and left part of space (e.g., Lidji et al., 2007) could explain the response bias toward low frequencies observed in the auditory interval bisection judgment. A perceptual reason could explain the absence of pseudoneglect in the lower interval in Experiment 1 (i.e., 200 Hz–800 Hz). The auditory frequency is physically expressed in Hertz (Hz) and perceptually expressed in Mel (Stevens et al., 1937). While the frequency of audible sounds can reach 20,000 Hz, on the perceptual scale they can only reach about 2400 Mels (Zwicker & Feldtkeller, 1981). The Mel scale follows a logarithmic growth (Stevens et al., 1937). Below 500 Hz, the values in Mel are almost identical to the values in Hertz. Beyond 500 Hz, the curve is ceiling and two distant frequencies in Hz become closer when expressed in Mel (Zwicker & Feldtkeller, 1981). In our study, all intervals had the same physical width of 600 Hz. Perceptually, the lower interval I1 of Experiment 1 was larger (576 Mels) than the higher intervals I2 (238 Mels) and I3 (150 Mels). The perception of auditory frequencies in I1 matched more to the physical expression of these frequencies and should perceptually be more accurate than for intervals I2 and I3, for which the discrimination of the auditory frequencies could be more complicated, making the auditory interval bisection judgment more difficult to perform. This might lead to a masked expression of the pseudoneglect bias. A complementary analysis made on correct responses for the three intervals was in agreement with this argument for nonmusicians, although it was not for musicians, who obtained higher scores of correct responses for the three intervals.

4.2. Auditory perception and prism adaptation

The aftereffects of adaptation to a leftward optical deviation occur with stimuli spatially represented, like numbers (Loftus et al., 2008) and letters (Nicholls et al., 2008). Auditory frequencies have also been shown to be spatially valued elements, with low frequencies mentally represented to the left and high frequencies mentally represented to the right along a horizontal mental line (see Section 1.3). Space representation depends on orientation of attention (e.g., McCourt & Jewell, 1999; Milner et al., 1992). The right hemisphere, especially the right posterior parietal cortex, is dominant in visuo-spatial processes in healthy people (Fierro et al., 2000; Fink et al., 2001). The right hemisphere is also dominant in auditory perception (e.g., Hyde et al., 2008) and in pitch discrimination (Liégeois-chauvel et al., 2001; Zatorre, 1998; Zatorre & Belin, 2001), specifically in the temporal cortex where the Heschl gyrus is considered as the 'pitch center' (Hall & Plack, 2009). The right temporal cortex is also involved during prism exposure to leftward optical deviation (Luauté et al., 2009). Aftereffects of prism adaptation may be mediated by the differential hemispheric activation of both hemispheres. This change of hemispheric balance in favor to the left hemisphere and in detriment to the right hemisphere (Schintu et al., 2016) could explain the modification of leftward representational bias (i.e., toward low frequencies in the present study) into rightward representational bias (i.e., toward high frequencies in the present study) (for a review see Michel, 2016).

4.3. Cerebral plasticity in auditory perception

The cerebral plasticity could explain the differences observed in the present investigation between musicians and nonmusicians. Aftereffects of prism adaptation were demonstrated fort the first time in nonmusician participants in Experiment 1 and for both high frequency intervals in Experiment 2, after making the auditory interval bisection judgment easier with a blocked presentation by interval and with a more reduced auditory spectrum than in Experiment 1. Nonmusicians and musicians do not adopt the same cognitive strategies when they analyze auditory frequencies. It has been shown that during mental imaging of music, nonmusicians have a 'feeling' strategy, whereas musicians tend to spontaneously visualize intervals (Altenmüller et al., 2000). In the same vein, during an informal debriefing, musician participants of the present study reported a horizontal spatial representation of the auditory intervals that could make the task easier to perform. Furthermore, musical training could modify the auditory network to achieve a superior ability for auditory imagery and processing of music (Herholz et al., 2008). Compared to nonmusicians, musicians have a different cerebral organization of the auditory cortex, correlated with better pitch perception ability (Gaser & Schlaug, 2003; Schneider et al., 2002; for a review see Zatorre et al., 2007). Consequently, musicians are more sensitive to frequency variations than nonmusicians. This could explain why pseudoneglect bias and aftereffects of adaptation to a leftward optical deviation appear to be more stable in musicians than in nonmusicians.

4.4. Physical frequency vs. perceptual frequency

In order to better understand the involvement of the perceptual scale in the auditory interval bisection judgment task, objective and subjective centers of Experiment 2 were converted from Hertz (physical unit) into Mel (perceptual unit) according to the following mathematical formula (e.g., Kamath et al., 2019).

$$mel = 2595 * log\left(1 + \frac{f}{700}\right)$$

This conversion allowed the comparison of the perceptual subjective centers (Mel) to the perceptual objective centers (Mel), instead of the comparison of the subjective centers (Hz) to the physical objective centers (Hz) in the results section of Experiment 2. Even if for I2 and I3 the perceptual subjective centers (I2: $M = 1581.89$ Mels, $SD = 17.23$; I3: $M = 1985.47$ Mels, $SD = 20.16$) were lower than perceptual objective centers (I2: $M = 1582.29$ Mels; I3: $M = 1992.14$ Mels), no significant auditory pseudoneglect was shown. Furthermore, prism adaptation to a leftward optical deviation shifted the perceptual subjective center toward the high limit of the interval for I2 ($M = 1586.59$ Mels, $SD = 19.95$), as in Experiment 2 when data were analyzed in Hertz (see Section 3.2).

It is worth noting here that physical auditory frequency did not match to perceptual auditory frequency beyond 500 Hz (Zwicker & Feldtkeller, 1981). When expressed in Mel, auditory frequency limits are perceptually closer. They are all the closer as auditory frequencies increase. For instance, for I3 of Experiment 2, the physical auditory interval was 600 Hz whereas the perceptual auditory interval was almost 165 Mels. The auditory intervals used in the present study were physically equal but perceptually different, making auditory perception unequal between auditory intervals. In further experimental paradigms, it would be more appropriate to define the width of auditory intervals directly in Mel.

5. Conclusion

The present study allows a better understanding of the representation of auditory frequencies in a wide auditory spectrum. The auditory pseudoneglect seemed to be present in the high frequencies of the auditory spectrum, but not in low frequencies. Further studies should clarify that point. The second main result was the observation of aftereffects of adaptation to a leftward optical deviation in a large auditory spectrum toward higher frequencies in musicians and, most importantly in nonmusicians. It is worth underlining that present results were the first demonstration of aftereffects of prism adaptation on auditory interval bisection judgment in nonmusicians. Altogether, our results give theoretical perspectives of effects of prism adaptation in the auditory perception and could lead to clinical perspectives in the future.

CRediT authorship contribution statement

CB, BPC and CM participated in the elaboration of the experimental protocol, made the statistical analysis, and wrote the paper.

PB participated in the elaboration of the experimental design and data analyses.

References

Altenmüller, E., Gruhn, W., Parlitz, D., & Liebert, G. (2000). The impact of music education on brain networks. *International Journal of Music Education, 35*, 47–53. https://doi.org/10.1177/025576140003500115

Bagot, J.-D. (1999). *Information, sensation et perception.* Paris: A. Colin.

Bisiach, E., Luzzatti, C., & Perani, D. (1979). Unilateral neglect, representational schema and consciousness. *Brain, 102*(3), 609–618. https://doi.org/10.1093/brain/102.3.609

Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2nd ed.). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Colent, C., Pisella, L., Bernieri, C., Rode, G., & Rossetti, Y. (2000). Cognitive bias induced by visuo-motor adaptation to prisms. *NeuroReport, 11*(9), 1899–1902. https://doi.org/10.1097/00001756-200006260-00019

Corballis, P. M. (2003). Visuospatial processing and the right-hemisphere interpreter. *Brain and Cognition, 53*(2), 171–176. https://doi.org/10.1016/S0278-2626(03)00103-9

Dehaene, S., Bossini, S., & Giraux, P. (1993). The mental representation of parity and number magnitude. *Journal of Experimental Psychology: General, 122*(3), 371–396. https://doi.org/10.1037/0096-3445.122.3.371

Faul, F., Erdfelder, E., Lang, A.-G., & Buchner, A. (2007). G*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behavior Research Methods, 39*(2), 175–191. https://doi.org/10.3758/bf03193146

Fierro, B., Brighina, F., Oliveri, M., Piazza, A., La Bua, V., Buffa, D., & Bisiach, E. (2000). Contralateral neglect induced by right posterior parietal rTMS in healthy subjects. *NeuroReport, 11*(7), 1519–1521. https://doi.org/10.1097/00001756-200005150-00031

Fink, G. R., Marshall, J. C., Weiss, P. H., & Zilles, K. (2001). The neural basis of vertical and horizontal line bisection judgments: An fMRI study of normal volunteers. *NeuroImage, 14*(1 II), 59–67. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0819

Fortis, P., Goedert, K. M., & Barrett, A. M. (2011). Prism adaptation differently affects motor-intentional and perceptual-attentional biases in healthy individuals. *Neuropsychologia, 49*(9), 2718–2727. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.05.020

Gaser, C., & Schlaug, G. (2003). Brain structures differ between musicians and non-musicians. *The Journal of Neuroscience, 23*(27), 9240–9245. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.23-27-09240.2003

Goedert, K. M., LeBlanc, A., Tsai, S.-W., & Barrett, A. M. (2010). Asymmetrical effects of adaptation to left and right shifting prisms depends on pre-existing attentional biases. *Journal of the International Neuropsychological Society, 16*(5), 795–804. https://doi.org/10.1017/S1355617710000597

Hall, D. A., & Plack, C. J. (2009). Pitch processing sites in the human auditory brain. *Cerebral Cortex, 19*, 576–585. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn108

Herholz, S. C., Lappe, C., Knief, A., & Pantev, C. (2008). Neural basis of music imagery and the effect of musical expertise. *European Journal of Neuroscience, 28*, 2352–2360. https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2008.06515.x

Herlihey, T. A., Black, S. E., & Ferber, S. (2012). Terminal, but not concurrent prism exposure produces perceptual aftereffects in healthy young adults. *Neuropsychologia, 50*(12), 2789–2795. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.08.009

Hyde, K. L., Peretz, I., & Zatorre, R. J. (2008). Evidence for the role of the right auditory cortex in fine pitch resolution. *Neuropsychologia, 46*(2), 632–639. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.09.004

Ishihara, M., Revol, P., Jacquin-Courtois, S., Mayet, R., Rode, G., Boisson, D., Farnè, A., & Rossetti, Y. (2013). *Tonal cues modulate line bisection performance: Preliminary evidence for a new rehabilitation prospect? Frontiers in Psychology, 4(OCT), 1–10.* https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00704

Jewell, G., & McCourt, M. E. (2000). Pseudoneglect: A review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia, 38*(1), 93–110. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00045-7

Kamath, U., Liu, J., & Whitaker, J. (2019). *Deep learning for NLP and speech recognition.* Cham: Springer.

Kornheiser, A. S. (1976). Adaptation to laterally displaced vision: A review. *Psychological Bulletin, 83*(5), 783–816. https://doi.org/10.1037/0033-2909.83.5.783

Lidji, P., Kolinsky, R., Lochy, A., & Morais, J. (2007). Spatial associations for musical stimuli: A piano in the head? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 33*(5), 1189–1207. https://doi.org/10.1037/0096-1523.33.5.1189

Liégeois-chauvel, C., Giraud, K., Badier, J., Marquis, P., & Chauvel, P. (2001). Intracerebral evoked potentials in pitch perception reveal a functional asymmetry of the human auditory cortex. *Annals of the New York Academy of Sciences, 930*, 117–132. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2001.tb05728.x

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., & Bradshaw, J. L. (2008). Left to right: Representational biases for numbers and the effect of visuomotor adaptation. *Cognition, 107*(3), 1048–1058. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.09.007

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., Chapman, H. L., & Bradshaw, J. L. (2009). Pseudoneglect for the bisection of mental number lines. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology, 62*(5), 925–945. https://doi.org/10.1080/17470210802305318

Longo, M. R., & Lourenco, S. F. (2007). Spatial attention and the mental number line: Evidence for characteristic biases and compression. *Neuropsychologia, 45*(7), 1400–1407. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.11.002

Luauté, J., Schwartz, S., Rossetti, Y., Spiridon, M., Rode, G., Boisson, D., & Vuilleumier, P. (2009). Dynamic changes in brain activity during prism adaptation. *Journal of Neuroscience, 29*(1), 169–178. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3054-08.2009

McCourt, M. E., & Jewell, G. (1999). Visuospatial attention in line bisection: Stimulusmodulation of pseudoneglect. *Neuropsychologia, 37*(7), 843–855. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(98)00140-7

Michel, C. (2006). Simulating unilateral neglect in normals: Myth or reality? *Restorative Neurology and Neuroscience, 24*(4–6), 419–430.

Michel, C. (2016). Beyond the sensorimotor plasticity: Cognitive expansion of prism adaptation in healthy individuals. Frontiers in Psychology, 6(JAN), 1–7. doi: https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01979.

Michel, C., Bonnet, C., Podor, B., Bard, P., & Poulin-Charronnat, B. (2019). Wearing prisms to hear differently: After-effects of prism adaptation on auditory perception. *Cortex, 115*, 123–132. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.01.015

Michel, C., Pisella, L., Halligan, P. W., & Luaute, J. (2003). Simulating unilateral neglect in normals using prism adaptation: Implications for theory. *Neuropsychologia, 41*, 25–39. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00135-5

Michel, C., Rossetti, Y., Rode, G., & Tilikete, C. (2003). After-effects of visuo-manual adaptation to prisms on body posture in normal subjects. *Experimental Brain Research, 148*(2), 219–226. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1294-3

Milner, A. D., Brechmann, M., & Pagliarini, L. (1992). To halve and to halve not: An analysis of line bisection judgements in normal subjects. *Neuropsychologia, 30*(6), 515–526. https://doi.org/10.1016/0028-3932(92)90055-Q

Nicholls, M. E. R., Kamer, A., & Loftus, A. M. (2008). Pseudoneglect for mental alphabet lines is affected by prismatic adaptation. *Experimental Brain Research, 191*(1), 109–115. https://doi.org/10.1007/s00221-008-1502-x

Nicholls, M. E. R., & Loftus, A. M. (2007). Pseudoneglect and neglect for mental alphabet lines. *Brain Research, 1152*(1), 130–138. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2007.03.036

Redding, G. M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: A tutorial in theory and method. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 29*(3), 431–444. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.12.004

Redding, G. M., & Wallace, B. (1996). Adaptive spatial alignment and strategic perceptual-motor control. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 22*(2), 379–394. https://doi.org/10.1037//0096-1523.22.2.379

Redding, G. M., & Wallace, B. (1997). Prism adaptation during target pointing from visible and nonvisible starting locations. *Journal of Motor Behavior, 29*(2), 119–130. https://doi.org/10.1080/00222899709600827

Rusconi, E., Kwan, B., Giordano, B. L., Umiltà, C., & Butterworth, B. (2006). Spatial representation of pitch height: The SMARC effect. *Cognition, 99*(2), 113–129. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2005.01.004

Schintu, S., Martín-arévalo, E., Vesia, M., Rossetti, Y., Salemme, R., Pisella, L., … Reilly, K. T. (2016). Modulates corticospinal excitability across hemispheres when combined with prism adaptation. *Neural Plasticity*. https://doi.org/10.1155/2016/5716179

Schneider, P., Scherg, M., Dosch, H. G., Specht, H. J., Gutschalk, A., & Rupp, A. (2002). Morphology of Heschl's gyrus reflects enhanced activation in the auditory cortex of musicians. *Nature Neuroscience, 5*(7), 688–694. https://doi.org/10.1038/nn871

Stevens, S. S., Volkmann, J., & Newman, E. B. (1937). A scale for the measurement of the psychological magnitude pitch. *The Journal of the Acoustical Society of America, 8*(3), 185–190. https://doi.org/10.1121/1.1915893

Stratton, G. (1896). Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image. *Psychological Review, 3*(6), 611–617. https://doi.org/10.1037/h0072918

Zago, L., Petit, L., Jobard, G., Hay, J., Mazoyer, B., Tzourio-Mazoyer, N., Karnath, H.-O., & Mellet, E. (2017). Pseudoneglect in line bisection judgement is associated with a modulation of right hemispheric spatial attention dominance in right-handers. *Neuropsychologia, 94*(March 2016), 75–83. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.11.024

Zatorre, R. J. (1998). Functional specialization of human auditory cortex for musical processing. *Brain, 121*(10), 1817–1818. https://doi.org/10.1093/brain/121.10.1817

Zatorre, R. J., & Belin, P. (2001). Spectral and temporal processing in human auditory cortex. *Cerebral Cortex, 11*, 946–953 (doi:1047–3211/01/$4.00).

Zatorre, R. J., Chen, J. L., & Penhune, V. B. (2007). When the brain plays music: Auditory-motor interactions in music perception and production. *Nature Reviews Neuroscience, 8*(7), 547–558. https://doi.org/10.1038/nrn2152

Zorzi, M., Priftis, K., Meneghello, F., Marenzi, R., & Umiltà, C. (2006). The spatial representation of numerical and non-numerical sequences: Evidence from neglect. *Neuropsychologia, 44*(7), 1061–1067. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.10.025

Zwicker, E., & Fastl, H. (1990). In Springer-Verlag (Ed.), *Psychoacoustics: Facts and models* (2nd ed.). Berlin: Springer.

Zwicker, E., & Feldtkeller, R. (1981). *Psychoacoustique: l'Oreille, récepteur d'information*. Paris: Masson.

American Psychological Association

Neuropsychology

© 2021 American Psychological Association
ISSN: 0894-4105

https://doi.org/10.1037/neu0000774

Cross-Modal Aftereffects of Visuo-Manual Prism Adaptation: Transfer to Auditory Divided Attention in Healthy Subjects

Clémence Bonnet[1], Bénédicte Poulin-Charronnat[2], Corentin Vinot[1], Patrick Bard[2], and Carine Michel[1]
[1] INSERM UMR1093-CAPS, UFR des Sciences du Sport, Université Bourgogne Franche-Comté
[2] LEAD, CNRS UMR5022, Université Bourgogne Franche-Comté, Université de Bourgogne, Pôle AAFE

Objective: Prism adaptation was shown to modify auditory perception. Using a dichotic listening task, which assesses auditory divided attention, benefits of a rightward prism adaptation were demonstrated in neglect patients (i.e., a syndrome following right hemisphere brain damage) by reducing their left auditory extinction. It is currently unknown whether prism adaptation affects auditory divided attention in healthy subjects. In the present study, we investigated the aftereffects of prism adaptation on dichotic listening. ***Method:*** A sample of 47 young adults performed a dichotic listening task, in which pairs of words were presented with two words sounded simultaneously, one in each ear. Three parameters were measured: The percentage of recalled words, the percentage of correctly recalled words, and the laterality index (LI). ***Results:*** Prism adaptation to a leftward optical deviation (L-PA) significantly increased the overall percentage of recalled words ($p = .044$) and that from the right ear ($p = .002$), and the overall LI ($p = .049$). ***Conclusions:*** For the first time, these findings demonstrate that L-PA produced an orientation of the auditory divided attention in favor of the right ear in healthy participants. This asymmetrical aftereffect provides a new argument in favor of the cross-modal dimension of prism adaptation, although an acclimatization effect of the dichotic listening task is also discussed. Our study opens up a new avenue for using prism adaptation in the field of auditory rehabilitation requiring a modulation of auditory attention.

Key Points
Question: Does prism adaptation act on auditory divided attention in healthy people? ***Findings:*** Prism adaptation to a leftward optical deviation produces aftereffects on auditory divided attention in favor of the right ear. ***Importance:*** Prism adaptation produces auditory cross-modal aftereffects. ***Next Steps:*** Using prism adaptation in auditory rehabilitation requiring a modulation of auditory attention.

Keywords: prism adaptation, dichotic listening, auditory divided attention, cross-modal aftereffects

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

Prism Adaptation and Space Representation

The orientation of spatial attention modulates space representation (e.g., Milner et al., 1992). Our ability to orient our visuo-spatial attention to the left and right sides of space is asymmetrical. A spatial bias has been widely observed using the line-bisection task, a reliable tool to study space representation. In this task, the participant has to determine the center of a horizontal line by manually setting a mark (e.g., Colent et al., 2000) or perceptively (e.g., Milner et al., 1992). In healthy subjects, the subjective center is placed slightly to the left of the objective center of the line (e.g., Jewell & McCourt, 2000). This leftward bias is assumed to reflect the dominance of the right hemisphere in visuo-spatial functions (Corballis, 2003; Corbetta & Shulman, 2002; Fink et al., 2001; Zago et al., 2017). Called pseudoneglect, mirroring the rightward bias of neglect (i.e., a neurological deficit of attention, perception, and action in the left part of space following a right brain lesion; Bowers & Heilman, 1980), this behavior is explained by an over-representation of the left part of space and an under-representation of the right part (e.g., McCourt & Jewell, 1999). Prism adaptation consists in pointing at visual targets while wearing prisms that change the visual field (e.g., Stratton, 1896). In healthy subjects, prism adaptation to a leftward optical deviation (L-PA) shifts the estimation of the center of the line to the right of the objective center, producing a neglect-like behavior (Berberovic & Mattingley, 2003; Colent et al., 2000; Fortis et al., 2011; Michel, 2006, 2016; Michel, Pisella, et al., 2003; Striemer & Danckert, 2010).

Clémence Bonnet https://orcid.org/0000-0002-3747-466X
Bénédicte Poulin-Charronnat https://orcid.org/0000-0003-3244-6747
Corentin Vinot https://orcid.org/0000-0002-7082-9952
Patrick Bard https://orcid.org/0000-0001-5464-4766

Clémence Bonnet played equal role in conceptualization, formal analysis, writing of original draft and writing of review and editing. Bénédicte Poulin-Charronnat played equal role in conceptualization, formal analysis, methodology, supervision, and writing of review and editing. Corentin Vinot played equal role in investigation. Patrick Bard played equal role in formal analysis and software. Carine Michel played equal role in conceptualization, formal analysis, methodology, supervision, and writing of review and editing.

Correspondence concerning this article should be addressed to Clémence Bonnet, INSERM UMR1093-CAPS, UFR des Sciences du Sport, Université Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France. Email: clemence.bonnet@u-bourgogne.fr

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

Prism Adaptation and Space Associated Elements

Space representation is not only restricted to physical stimuli but also concerns mental lines along which spatially valued elements are mentally represented. Dehaene et al. (1993) showed the existence of a mental numerical scale with a left-to-right organization whereby small numbers are associated with the left part of a mental horizontal line and large numbers with the right part. Similarly, the mental alphabetic line also has a left-to-right organization, with letters at the beginning of the alphabet on the left side and letters toward the end of the alphabet on the right side (i.e., A–Z; Gevers et al., 2003). A spatial association is also present in the auditory domain. It has been shown that auditory frequencies are mentally represented along a horizontal line with low frequencies on the left and high frequencies on the right (Ishihara et al., 2013; Rusconi et al., 2006). Like for physical horizontal lines, pseudoneglect affects all these mental horizontal lines involving an overestimation of the left-sided associated elements. This left-sided bias is observed when healthy subjects have to bisect numbers (i.e., toward small numbers; Loftus, Nicholls, et al., 2009; Longo & Lourenco, 2007), letters (i.e., toward the beginning of the alphabet; Nicholls & Loftus, 2007) or auditory frequencies (i.e., toward low frequencies; Michel et al., 2019). After an L-PA, the bias is shifted more toward the right-sided associated elements. As for the physical line-bisection task, the pseudoneglect becomes a neglect-like behavior illustrated by an overestimation of the features with right-sided association, that is to say toward large numbers (Loftus et al., 2008) and letters toward the end of the alphabet (Nicholls et al., 2008). A bias toward high auditory frequencies has also been observed after an L-PA (Bonnet et al., 2021; Michel et al., 2019). In addition to mental scales, many studies have demonstrated aftereffects of an L-PA on a wide range of tasks such as spatial attention (Loftus, Vijayakumar, et al., 2009), visual and auditory time bisection (Magnani et al., 2012, 2020), hierarchical processing (Bultitude & Woods, 2010), or haptic exploration (Girardi et al., 2004). All together, these results suggest that prism adaptation can affect higher levels of spatial representation and modify elements not directly linked to sensorimotor processes involved in the development of visuo-manual adaptation.

Prism Adaptation and Auditory Attention

Prism adaptation to a rightward optical deviation (R-PA), used as a rehabilitative procedure in neglect patients with right hemisphere brain damage (Rossetti et al., 1998), has been shown to improve a wide range of deficits such as drawing, reading, line-cancellation performance, and line-bisection performance (Jacquin-Courtois et al., 2013; Rode et al., 1998; Rossetti & Rode, 2002; Rossetti et al., 1998). Jacquin-Courtois and collaborators (Jacquin-Courtois et al., 2010) have demonstrated aftereffects of an R-PA in neglect patients with a left auditory extinction. These authors used a dichotic listening task, which is an experimental paradigm allowing the study of auditory divided attention. Dichotic listening consists in presenting two different auditory stimuli simultaneously, one stimulus to the left ear and the other to the right ear of the participant (e.g., Broadbent, 1952; Kimura, 1967). After an R-PA, the left auditory extinction was observed to decrease in patients. This aftereffect of prism adaptation was illustrated by a decrease in the lateralization index (i.e., a sensitive measure of auditory asymmetry) corresponding to an increase in words recalled from the left ear (Jacquin-Courtois et al., 2010; Tissieres et al., 2017). Audition is a sensory modality not involved in the development of visuo-manual adaptation (unlike proprioception and vision) and verbal responses do not require visuo-manual coordination, these results therefore highlight the cross-modal effect of prism adaptation.

To the best of our knowledge, the aftereffects of prism adaptation on dichotic listening in healthy subjects have not been investigated to date. In the present study, we investigated whether the attentional aftereffects were restricted to neglect patients because of their particular brain plasticity following brain damage (Jacquin-Courtois et al., 2013), or whether the aftereffects also manifest in healthy subjects. Assessing the aftereffects of prism adaptation on auditory attention in healthy subjects will provide a better understanding of the mechanisms of sensorimotor plasticity transfer into the auditory system. The novel results of the present study could have positive repercussions in the clinical field for rehabilitation processes involving auditory attention.

In the present study, the dichotic listening task was performed with words. Participants were assigned to three groups: One group wore neutral lenses (i.e., control group; NL group), one group was adapted to a leftward optical deviation (L-PA group), and the other group was adapted to a rightward optical deviation (R-PA group). A right-ear advantage (REA) was predicted before the prism adaptation procedure because of the dominance of the left hemisphere in language functions (e.g., Kimura, 1967; Michel et al., 1986) and the preactivation of the left hemisphere in the processing of verbal stimuli (Kinsbourne, 1970). Although we predicted this initial rightward bias, different from the classical initial leftward representational bias of pseudoneglect (e.g., McCourt & Jewell, 1999), an increase in the REA was expected only after an L-PA. Due to the attentional nature of the dichotic listening task, a shift of the orientation of spatial attention to the right was assumed following an L-PA (Michel, 2016). Nevertheless, aftereffects following an R-PA were not completely excluded for two reasons. First, on representational spatial tasks, asymmetrical aftereffects depend on preexisting attentional biases: If the initial representational bias is oriented toward the left side of space, then adaptation to an L-PA would produce greater aftereffects in comparison to an R-PA, and vice versa (Goedert et al., 2010). Second, asymmetrical aftereffects are less obvious according to the age (Magnani et al., 2012, 2020) or the experimental paradigm used (Frassinetti et al., 2009; Ronga et al., 2018; Schintu et al., 2017).

Material and Methods

Participants

From the study of Jacquin-Courtois et al. (2010; effect size: $\eta_p^2 = .27$), we performed a sample size estimation based on an a priori analysis ($\alpha = .05$ and power $= .80$). The required sample size for such effect size was $N = 8$ per group of optical deviation (G*Power 3.1. Software; Faul et al., 2007).

The present study involved 47 healthy participants (23 females, 24 males, $M_{age} = 23.63$, $SD = 4.08$ years). The participants were allocated to a neutral lens group (i.e., control group; NL group: 16 participants), or to prism adaptation to a leftward or rightward optical deviation group (respectively, L-PA group: 16 participants; R-PA group: 15 participants). None of the participants reported any visual, auditory, or neurological deficits. According to the

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

Edinburgh Handedness Inventory, all participants were right-handed (M = .61; SD = .23) except 13 participants who were ambidextrous (NL group: 3; L-PA group: 7; R-PA group: 3). After having been informed of the experimental procedures, all the participants gave their informed consent prior to their inclusion in the study. Although ethical review and approval was not required for the present study, in line with the local legislation and institutional requirements, the experimental protocol was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki (1964).

Experimental Procedure

The experimental procedure was divided into three phases: Pretest (before prism adaptation), prism adaptation, and posttest (after prism adaptation). Pretest and posttest consisted of the same tasks: A dichotic listening task and an open-loop pointing task (see Figure 1). At the end of the experiment, a last open-loop pointing task was conducted to ensure that the participants were still adapted, and that sensorimotor aftereffects were maintained until the end of the experiment.

Dichotic Listening Task

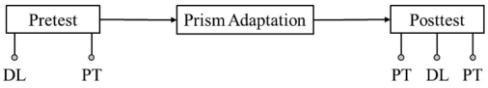
Participants sat in a quiet room, and stimuli were played through headphones.

A first step was to ensure that none of the participants had an obvious hearing deficit. Participants listened to 10 pure tones of different frequencies (60 Hz, 345 Hz, 630 Hz, 915 Hz, and 1200 Hz), which were all played randomly in each ear, and they had to indicate in which ear they heard the tones. We also questioned the participants to ensure that the intensity of the stimuli was equivalently perceived by both ears.

Next, the dichotic listening task was performed. This involved pairs of words being presented with the two words sounded simultaneously, one in the left and the other in the right ear. Eighty pairs of bisyllabic words were constituted (i.e., 160 words). The 160 words were chosen from the French database "Lexique" (New et al., 2001), which classifies French words according to their frequency of occurrence. The film frequencies of the selected words were comprised between 41.34 and 583.45 occurrences per million. As far as possible, the pairs of words were created by associating words with similar frequencies.

In both the pretest and posttest, 40 pairs of words were presented to each participant in ten blocks of four pairs (two different sets of 80 words were presented in pretest and posttest, respectively). For each pair of words, one word was presented in the left ear, while the other was presented simultaneously in the right ear (i.e., dichotic listening). To avoid word effect, all the same words were presented in all the conditions across the participants. To that end, the lists of words were yoked by eight participants. First, two lists were created, each containing 40 pairs of words. Participant S1 received list 1 for the pretest and list 2 for the posttest. Participant S2 also received list 1 in pretest and list 2 in posttest, but the ear in which the words were presented was reversed compared to Participant S1. The words presented in the left ear for Participant S1 were presented in the right ear for Participant S2, and vice versa. Participant S3 also received list 1 in pretest and list 2 in posttest, but this time the ear from which the recall was requested was reversed. The words to be recalled from the left ear for Participant S3, were the words to be recalled from the right ear for Participant S1, and vice versa. Finally, Participant S4 received the same list as Participant S2, but the ear to recall was reversed. Then Participants S5 to S8 were yoked respectively with Participants S1–S4, with list 1 (with the same ears for presenting and requesting words) presented in posttest and list 2 presented in pretest. With this kind of yoked design, all the words were presented in both pretest and posttest, in both left and right ears, and were recalled from both left and right ears. Thus, no influence of word properties could have influenced participant performance. The other participants were yoked by eights in a similar way to Participants S1 to S8, but the pairs of words were presented in a new random order across blocks.

Figure 1
Experimental Procedure



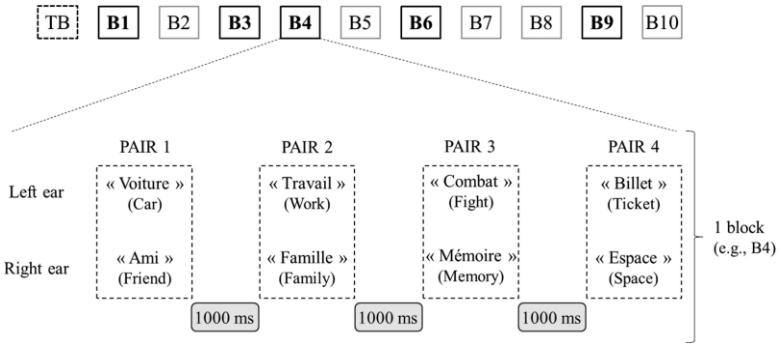
Note. DL = dichotic listening; PT = open-loop pointing task.

The dichotic listening task began with a training block to ensure that participants had understood the instructions well. The training block was similar in all respect to the experimental blocks. Within the blocks, the word pairs were presented at 1000-ms intervals. To avoid a strategy of lateralized memorization, during each block the participants had to pay attention to all the words because they did not know from which ear they would be asked to recall the words. At the end of each block, the participants were asked to recall as many words as possible heard by a specific ear and told not to recall the words from the other ear. From the 10 blocks, 40 words had to be recalled in pretest and posttest. The left and right ear heard 20 words each (i.e., five blocks each; see Figure 2).

Prism Adaptation Procedure

Following the pretest, participants underwent the prism adaptation procedure. The visual field was not modified in the control group (NL group), which used neutral lenses. In the other two groups, the visual field was displaced laterally by 15° to the left (L-PA group) or to the right (R-PA group), using optical wedge-prisms. The adaptation procedure was achieved with the right hand, and vision of the starting position of the hand was occluded to ensure optimal development of adaptation (Redding & Wallace, 1997). The participants performed a simple pointing task (four blocks of 81 pointing trials) for 20 min. They were asked to point as fast and accurately as possible at the nine colored visual targets (diameter: 6 mm). These targets were horizontally placed (interdot spaces: 4 cm) on a horizontal plane, with the sagittal central target aligned 35 cm from the starting point. Four targets were placed on the left and four others were placed on the right of the central target. The effective development of adaptation was checked using sensorimotor aftereffects measured during the open-loop pointing. Before and after the prism adaptation procedure, participants were required to point with the right hand toward a sagittal black visual target (diameter: 6 mm) placed 35 cm from the starting position and without visual feedback during movement execution. To avoid de-adaptation, participants were asked to keep their eyes closed

Figure 2
Dichotic Listening Task Design



Note. TB = training block; B1, . . . , B10: Block 1 to Block 10, experimental blocks; The bold black square and the gray square represent the recall side, left and right, respectively.

between each trial, and the experimenter passively placed the participants' right index finger at the starting position. The same experimental procedure was used at the end of the experiment to ensure that sensorimotor aftereffects persisted during all the experiment. All arm movements were recorded using three TV-cameras connected to an optoelectronic system of motion analysis (Smart, B.T.S., Italy).

Analysis

Open-Loop Pointing Task

To assess sensorimotor aftereffects, angular pointing errors from the sagittal target were computed. Expressed in degrees, the errors were calculated as the difference between the starting position to target position vector and the starting position to final index fingertip position vector. Negative values corresponded to leftward errors and positive values to rightward errors.

Dichotic Listening Task

Three parameters were applied three times, one for both ears together (overall) and then for each ear separately, resulting in nine different measures (i.e., two percentages and LI, for both ears (overall), and separately for the left and right ears).

The first parameter was the percentage of recalled words, which corresponds to the percentage of all the recalled words, whether or not correctly recalled according to the requested ear. Measuring the percentage of recalled words allowed the total number of words recalled to be assessed, including lateralization errors. The overall percentage corresponded to: (the number of words recalled from the right ear plus the number of words recalled from the left ear) divided by (the total number of words presented) multiplied by 100. In other words, it was equal to $100 \times (R + L)/80$, where R and L were the number of recalled words from the right and left ear, respectively. For each ear, the percentage corresponded to: (the number of words recalled from the right or left ear) divided by (the number of words presented per ear) multiplied by 100. In other words, it was equal to $(100 \times R)$ or $(100 \times L)/40$.

The second parameter was the percentage of correctly recalled words, which corresponded to the percentage of correctly recalled words according to the requested ear. Measuring the percentage of correctly recalled words allowed a more precise evaluation of the lateralized restitution ability. The overall percentage corresponded to: (the number of correctly recalled words from the right ear plus the number of correctly recalled words from the left ear) divided by (the total number of words to be recalled) multiplied by 100. In other words, it was equal to $100 \times (R_C + L_C)/40$, where R_C and L_C were the number of correctly recalled words from the right and left ear, respectively. For each ear, the percentage corresponded to: (the number of words correctly recalled from the right or left ear) divided by (the number of words to be recalled per ear) multiplied by 100. In other words, it was equal to $(100 \times R_C)$ or $(100 \times L_C)/20$.

The third parameter was the laterality index (LI), which quantified a possible asymmetry in the recall of words. The overall LI corresponded to: (the number of words recalled from the right ear minus the number of words recalled from the left ear) divided by (the number of words recalled from the right ear plus the number of words recalled from the left ear) multiplied by 100. In other words, the overall LI was equal to $100 \times (R - L)/(R + L)$, where R and L were the number of recalled words from the right and left ear, respectively. A positive value represented an advantage for the right ear, while a negative value represented an advantage for the left ear. The LI was measured for each ear with the same formula as the overall LI by considering only the blocks to be recalled from the requested ear.

Statistical Analysis

The present study investigated the aftereffects of prism adaptation on the dichotic listening task (i.e., Posttest vs. Pretest). Because this is usual in prism adaptation research and because different aftereffects occur after prism adaptation according to the optical deviation used, separate analyses were carried out for each optical

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

deviation to highlight potential asymmetrical effects. The threshold for statistical significance was set at $\alpha = .05$. The analyses were conducted with Statistica software (Version 13.3), and effect sizes were computed with JASP software (Version 0.11.1).

Sensorimotor Aftereffects. Sensorimotor measures followed a normal distribution (Shapiro–Wilk: all $ps > .05$). To ensure that participants were well adapted, a repeated measures analysis of variance (ANOVA) with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor was conducted separately for each optical deviation. Posttest and late-test were then compared to pretest with paired t tests. The same procedure was completed for the control group (NL group).

Dichotic Listening Task. For each group (NL, L-PA, and R-PA), the overall data (i.e., combining left and right ear performance) were analyzed using paired comparisons. When results followed a normal distribution, a Student's t test was computed; otherwise, a Wilcoxon test was used. Furthermore, for each group (NL, L-PA, and R-PA), we used a repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors. Posttest was then compared to pretest with paired t tests for each ear when data followed a normal distribution; otherwise, a Wilcoxon test was used.

Results

Sensorimotor Aftereffects on Open-Loop Pointing Task

For each group, sensorimotor data followed a normal distribution (Shapiro–Wilk: all $ps > .05$).

Neutral Lenses

A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor showed no significant effect of Session, $F(2, 30) = .490$, $p = .617$, $\eta_p^2 = .032$. Compared to the pretest, the pointing performance remained constant until the end of the experiment.

Leftward Optical Deviation

A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor showed a significant main effect of Session, $F(2, 28) = 86.624$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .861$. Compared to pretest, the pointing performance was significantly shifted toward the right (positive values in Table 1) in posttest, $t(15) = -14.966$, $p = .000$, $d = -3.741$, and in late-test, $t(14) = -8.568$, $p = .000$, $d = -2.212$. All participants remained adapted until the end of the experiment.

Rightward Optical Deviation

A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest, late-test) as within-subject factor showed significant main effect of Session, $F(2, 28) = 83.765$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .857$. Compared to pretest, the pointing performance was significantly shifted toward the left (negative values in Table 1) in posttest, $t(14) = 12.233$, $p = .000$, $d = 3.159$, and in late-test, $t(14) = 7.804$, $p = .000$, $d = 2.015$. All participants remained adapted until the end of the experiment.

Aftereffects of Prism Adaptation on the Dichotic Listening Task

The following analyses compared the performance on the dichotic listening task before and after prism adaptation (pretest vs. posttest) according to the ear, for each optical deviation (i.e., NL group, L-PA group, and R-PA group) and for each parameter (i.e., percentage of recalled words, percentage of correctly recalled words, laterality index). For all parameters, baseline measurements in pretest indicated no difference between L-PA and R-PA groups (all $ps > .10$). However, the NL group significantly recalled less words and less correct words than the L-PA and R-PA groups in pretest for all measures (i.e., Overall, Left ear, Right ear; all $ps < .05$).

Percentage of Recalled Words

The percentage of recalled words corresponds to the percentage of all the words recalled, whether or not they were recalled correctly according to the ear they were requested from (Table 2).

Neutral Lenses. In each session, data of the percentage of recalled words followed a normal distribution overall and also for each ear (Shapiro–Wilk test: all $ps > .05$). No significant difference was observed for the overall percentage of recalled words between pretest and posttest, $t(15) = -1.916$, $p = .075$, $d = -0.479$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors showed a significant effect of Session, $F(1, 15) = 4.618$, $p = .048$, $\eta_p^2 = .235$, a significant effect of Ear, $F(1, 15) = 8.156$, $p = .012$, $\eta_p^2 = .352$, but no significant Session × Ear interaction, $F(1, 15) = 0.124$, $p = .729$, $\eta_p^2 = .008$. Paired t tests showed no significant variation between pretest or posttest for each ear, Left ear: $t(15) = -0.648$, $p = .527$, $d = .162$; Right ear: $t(15) = -1.662$, $p = .117$, $d = -0.416$.

Leftward Prism Adaptation. First, the data of the overall percentage of recalled words did not follow a normal distribution

Table 1
Means and SDs of Sensorimotor Data for Each Group

	Average pointing errors (°)					
	Pretest		Posttest		Late-test	
Exposure session	*M*	*SD*	*M*	*SD*	*M*	*SD*
Neutral lenses	−0.689	3.153	−0.182	3.042	−0.581	3.094
Leftward prism adaptation	−1.315	2.509	9.757	3.744	5.462	3.402
Rightward prism adaptation	−0.234	3.505	−10.081	3.123	−8.114	2.922

Note. Positive values indicate rightward pointing errors; negative values indicate leftward pointing errors.

Table 2
Means and SDs of the Percentage of Recalled Words for Each Experimental Group

	Percentage of recalled words								
	Leftward prism adaptation			Neutral lenses			Rightward prism adaptation		
Test	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear
Pretest	32.688	30.438	35.250	26.375	23.813	28.938	34.333	32.733	36.067
SD pretest	6.183	9.893	6.486	6.761	9.558	7.261	3.904	6.041	5.800
Posttest	35.375	28.813	42.188	28.688	25.563	32.125	36.067	33.533	38.400
SD posttest	5.596	6.534	7.565	7.418	10.991	8.123	3.595	6.105	5.138

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

in posttest (Shapiro–Wilk test: $p < .05$). A Wilcoxon test revealed a significant aftereffect of leftward prism adaptation for the overall data ($Z = 2.016$; $p = .044$), illustrating an increase in the overall percentage of recalled words after L-PA. Second, the data for the percentage of recalled words followed a normal distribution for both ears in each session (Shapiro–Wilk test: all $ps > .05$), except the data from the right ear which tended not to be normal in posttest (Shapiro–Wilk test: $p = .045$). A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors showed a significant effect of Session, $F(1, 15) = 5.311$, $p = .036$, $\eta_p^2 = .261$, a significant effect of Ear, $F(1, 15) = 21.281$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .587$, and a significant Session × Ear interaction, $F(1, 15) = 7.991$, $p = .013$, $\eta_p^2 = .348$. More words were significantly recalled from the right ear after L-PA than before adaptation, $t(15) = -3.817$, $p = .002$, $d = -0.954$, whereas no significant variation was observed for the left ear, $t(15) = .819$, $p = .426$, $d = .205$.

Rightward Prism Adaptation. The percentage of recalled words followed a normal distribution overall and also for each ear, in each session (Shapiro–Wilk test: all $ps > .05$). The overall percentage of recalled words did not significantly change after adaptation to a rightward optical deviation, $t(14) = -1.216$, $p = .244$, $d = -0.314$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors showed a significant Session × Ear interaction, $F(1, 14) = 4.760$, $p = .047$, $\eta_p^2 = .254$, although no significant difference was observed in posttest compared to pretest for either the left ear, $t(14) = -0.462$, $p = .651$, $d = -0.119$] or the right ear, $t(14) = -1.769$, $p = .099$, $d = -0.457$. No significant main effects of Session, $F(1, 14) = 1.094$, $p = .313$, $\eta_p^2 = .073$, or Ear, $F(1, 14) = 3.539$, $p = .081$, $\eta_p^2 = .202$, were observed.

In summary, L-PA improved the overall performance. More specifically, the word recall performance from the right ear was increased, while none of the exposure to optical deviations significantly affected the performance of the left ear. As for the NL group, the R-PA group did not show a change in the percentage of recalled words, either overall or when each ear was considered separately.

Percentage of Correctly Recalled Words

To complete the previous analysis, the percentage of correctly recalled words (i.e., the percentage of words correctly recalled according to the requested ear) was analyzed before and after prism adaptation for each group of optical deviation (see Table 3). Except for the overall percentage of correctly recalled words in pretest and that from the right ear in posttest, data did not follow a normal distribution in the NL group (Shapiro–Wilk test: all $ps < .05$). Normality was confirmed in the L-PA and R-PA groups, as well as for each ear, in each session (Shapiro–Wilk test: all $ps > .05$).

Neutral Lenses. Overall, the participants significantly recalled more correct words in posttest than in pretest ($Z = 2.582$, $p = .010$). The percentage did not significantly change in posttest, regardless of the ear to be recalled (Left ear: $Z = 1.549$, $p = .121$; Right ear: $Z = 1.443$, $p = .149$).

Leftward Prism Adaptation. The overall recall performance significantly increased after L-PA, $t(15) = -2.390$, $p = .030$, $d = -0.597$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors revealed a significant effect of Session, $F(1, 15) = 5.880$, $p = .028$, $\eta_p^2 = .282$, and a significant effect of Ear, $F(1, 15) = 30.484$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .670$. Although there was no significant Session × Ear interaction, $F(1, 15) = 2.621$, $p = .126$, $\eta_p^2 = .149$, the present study aimed to investigate the potential differential effects of the Ear factor, relevant to our a priori hypotheses. L-PA significantly increased the percentage of correctly recalled words from the right ear, $t(15) = -2.819$, $p = .013$, $d = -0.705$, and no significant

Table 3
Means and SDs of the Percentage of Correctly Recalled Words for Each Experimental Group

	Percentage of correctly recalled words								
	Leftward prism adaptation			Neutral lenses			Rightward prism adaptation		
Test	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear
Pretest	45.188	40.313	49.688	33.867	29.333	38.000	46.067	43.000	48.667
SD pretest	7.565	11.470	9.031	6.266	9.612	6.761	9.067	10.488	11.412
Posttest	49.500	40.938	57.813	40.200	37.000	43.000	52.667	49.667	55.000
SD posttest	10.589	11.863	12.776	9.814	17.300	8.409	12.799	14.936	13.363

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

change was observed from the left ear, $t(15) = -0.209$, $p = .837$, $d = -0.052$.

Rightward Prism Adaptation. No significant aftereffects of R-PA were observed for the overall percentage of correctly recalled words even though the effect of session nearly reached significance, $t(14) = -2.135$, $p = .051$, $d = -0.551$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors indicated a statistical trend for the main effects of Session, $F(1, 14) = 4.387$, $p = .055$, $\eta_p^2 = .239$, and Ear, $F(1, 14) = 3.429$, $p = .085$, $\eta_p^2 = .197$, but no significant Session × Ear interaction, $F(1, 14) = .019$, $p = .892$, $\eta_p^2 = .001$. In posttest, there was only a trend for an increase in words correctly recalled from each ear, Left ear: $t(14) = -1.939$, $p = .073$, $d = -0.501$; Right ear: $t(14) = -1.969$, $p = .069$, $d = -0.508$.

In summary, adaptation to a leftward optical deviation and exposure to neutral lenses produced a significant overall improvement in the ability to correctly recall words in relation to the ear requested. More specifically, this improvement reached significance only for the right ear in the L-PA group. No significant effect by ear was observed with neutral lenses, while both the left and right ear showed an improvement trend for the R-PA.

Laterality Index

The LI allows the detection and quantification of a possible asymmetry in the recall of words presented to both ears (Bellmann et al., 2001; see Table 4). Regardless of the optical deviation used, a REA was observed in pretest with a positive average overall LI, significantly different from zero, $M = 8.617$, $SD = 17.654$, $t(46) = 3.346$, $p = .002$, $d = .488$. Except for the left ear LI in posttest in the NL group (Shapiro–Wilk test: $p = .029$), the LI data followed a normal distribution overall and also for each ear, in each session (Shapiro–Wilk test: all $ps > .05$).

Neutral Lenses. The overall LI was unchanged after exposure to neutral lenses, $t(15) = -0.183$, $p = .857$, $d = -0.046$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors indicated only a significant main effect of Ear, $F(1, 15) = 73.185$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .830$. No significant effect of Session, $F(1, 15) = .537$, $p = .475$, $\eta_p^2 = .035$, or of significant Session × Ear interaction, $F(1, 15) = 1.107$, $p = .309$, $\eta_p^2 = .069$, were observed. The LI was not changed in posttest, although a trend was observed for the right ear, Left ear: $Z = .517$, $p = .605$; Right ear: $t(15) = -2.051$, $p = .058$.

Leftward Prism Adaptation. When overall LI was compared between pretest and posttest with a paired t test, there was a significant increase in overall LI after adaptation to a leftward optical deviation, $t(15) = -2.138$, $p = .049$, $d = -0.534$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors showed a significant effect of Session, $F(1, 15) = 6.515$, $p = .022$, $\eta_p^2 = .303$, a significant effect of Ear, $F(1, 15) = 90.121$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .857$, but no significant Session × Ear interaction, $F(1, 15) = .014$, $p = .908$, $\eta_p^2 = .001$. LI was not significantly modulated for either the left ear, $t(15) = -1.143$, $p = .271$, $d = -0.286$, or the right ear, $t(15) = -1.703$, $p = .109$, $d = -0.426$.

Rightward Prism Adaptation. The overall LI was not significantly modified after adaptation to a rightward prism adaptation, $t(14) = -1.819$, $p = .090$, $d = -0.470$. A repeated measures ANOVA with Session (pretest, posttest) and Ear (left ear, right ear) as within-subject factors revealed a significant effect of Session, $F(1, 14) = 5.622$, $p = .033$, $\eta_p^2 = .287$, a significant effect of Ear, $F(1, 14) = 39.466$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .738$, but no significant Session × Ear interaction, $F(1, 14) = 2.807$, $p = .116$, $\eta_p^2 = .167$. No significant effect was observed after adaptation to a rightward optical deviation for the left ear, $t(14) = 1.091$, $p = .294$, $d = .282$, and there was only a trend for the right ear, $t(14) = -2.142$, $p = .051$, $d = -0.553$.

In summary, only adaptation to a leftward optical deviation significantly increased the overall LI. The left ear LI and the right ear LI were not significantly changed in any group after goggles exposure.

Discussion

The present study aimed to investigate the effect of prism adaptation on dichotic listening in healthy subjects. Exposure to an L-PA modified the participants' performances. The overall percentage of recalled words, the overall percentage of correctly recalled words and the overall LI all increased after an L-PA. L-PA produced a significant improvement in the percentage of recalled words and the percentage of correctly recalled words only for the right ear. Our innovative findings demonstrate that an L-PA modifies auditory divided attention and support the cross-modal aftereffects of prism adaptation in modalities not directly involved in the adaptation process.

Modification of Dichotic Listening Performance by Prism Adaptation: The First Time This Has Been Demonstrated in Healthy Subjects

Dichotic listening is a tool to assess auditory divided attention (Westerhausen & Kompus, 2018). In pretest, the average LI was positive, meaning that participants reported more of the words

Table 4
Means and SDs of the Laterality Index for Each Experimental Group

	Laterality index								
	Leftward prism adaptation			Neutral lenses			Rightward prism adaptation		
Test	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear	Overall	Left ear	Right ear
Pretest	8.938	−34.875	45.375	11.688	−28.688	46.875	5.000	−31.600	38.733
SD pretest	18.717	27.765	27.782	21.093	33.627	28.458	12.130	32.483	26.935
Posttest	19.188	−22.313	59.875	13.250	−28.938	59.750	7.000	−38.800	53.533
SD posttest	13.403	31.797	28.284	24.689	40.285	25.666	12.984	34.935	28.950

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

presented to the right ear. Called right-ear advantage, this asymmetry indicates a left-hemispheric specialization in language processing (Kimura, 1967), and results from a preactivation of the left hemisphere, which orients the auditory attention toward the right (Kinsbourne, 1970).

Altogether, our novel results can be interpreted as attentional aftereffects of prism adaptation on the REA. Exposure to an L-PA produced an increase in the overall LI, the overall percentage of recalled words and the overall percentage of correctly recalled words. More specifically, an L-PA modified the performance of the right ear, by increasing the percentage of words recalled and the percentage of words correctly recalled, without decreasing the performance from the left ear.

Attentional factors have already been shown to modulate the REA (Hiscock et al., 1999). Hugdahl et al. (2000) have shown this modulation especially when the participants were required to focus their attention toward the left or the right ear. The present experiment showed that the focus of the participants, following prism adaptation, was not intentional and occurred without the participants' knowledge. The increase in the overall recall (measured by the percentage of words recalled), and the improvement of the lateralized auditory processing (measured by the percentage of words correctly recalled) could correspond to the rise in auditory attention. After L-PA, there was a significant increase in both percentages only for the right ear. The fact that an L-PA helped more words to be recalled from the right ear, and more specifically more correct words, suggests an increase in auditory attention of the right ear, which is consistent with the increase in the overall LI. Adaptation to an L-PA modified auditory divided attention by enhancing the REA.

Prism Adaptation, a Procedure With Cross-Modal Aftereffects

As mentioned in the Introduction section, aftereffects of prism adaptation extend to cognitive processes (Michel, 2016). An L-PA produces a rightward shift in spatial representation assessed with line-bisection tasks (Berberovic & Mattingley, 2003; Colent et al., 2000; Fortis et al., 2011; Striemer & Danckert, 2010), in orientation of spatial attention assessed with the luminance judgment task (Loftus, Vijayakumar, et al., 2009), in body posture assessed with a force platform (Michel, Rossetti, et al., 2003), and in spatially valued elements (numbers, Loftus et al., 2008; letters, Nicholls et al., 2008; auditory frequencies, Michel et al., 2019). These cognitive aftereffects cannot be explained by sensorimotor aftereffects of prism adaptation, but rather by high-level effects on spatial cognition involving spatial attention and representation (Michel, 2006, 2016). Following L-PA, processes of plasticity may lead to an interhemispheric imbalance to the detriment of the right hemisphere or in favor of the left hemisphere at the parietal level, leading to an orientation of visuo-spatial attention toward the right side of space (Magnani et al., 2014; Michel, 2006, 2016; Panico et al., 2020). The current aftereffects observed at the auditory level also seem to be related to the attentional shift toward the right: The shift of attention would enhance the REA initially present. This may account for aftereffects of prism adaptation on hearing, which is a sensory modality not involved in the development of prism adaptation.

Our results are directly in line with previous findings of Jacquin-Courtois et al. (2010), which demonstrated the benefits of an R-PA in neglect patients (i.e., a neurological deficit of perception of stimuli in left hemispace; Heilman et al., 2000). Before prism adaptation, these patients had left ear extinction. After an R-PA, left ear extinction was reduced with a decrease in IL indicating that the detection asymmetry in favor of the right ear was reduced. Similarly, aftereffects of an R-PA were observed in a haptic discrimination task in neglect patients (Revol et al., 2020). An R-PA corrected the initial error bias of the neglect patients, suggesting an increase in haptic divided attention in the left side. For the first time, the present study showed aftereffects of prism adaptation on auditory divided attention in healthy subjects. This means that these effects are independent of the patient's recovery plasticity.

Modifying Auditory Attention in Healthy Subjects: A Neuroanatomical Point of View

Studies of neural substrates at play during prism adaptation have shown a crucial role of the cerebellum and the parietal cortex in error correction and spatial realignment as well as a consistent involvement of the temporal cortex during the late phase of exposure (Chapman et al., 2010; Luauté et al., 2009; Panico et al., 2020). The cerebellum includes areas involved in auditory processing, in particular crus I area activated regardless the nature of the auditory task (Baumann & Mattingley, 2010; Petacchi et al., 2005). The parietal cortex and the temporal cortex comprise multimodal neurons, which process information from different sensory modalities (Stein & Stanford, 2008). It is worth noting that these two brain areas are also involved in visual and auditory processing. Studies have shown that the parietal cortex is directly involved in both the orientation of visual (Fierro et al., 2000; Fink et al., 2001) and auditory spatial attention (Cohen, 2009; Tissieres et al., 2018), while the temporal cortex is known to be the site of auditory processing (Hall & Plack, 2009). Tissieres et al. (2017) demonstrated the key role of the parietal and the temporal cortex in the emergence of aftereffects of prism adaptation in auditory divided attention. According to the literature, the current aftereffects of prism adaptation in auditory divided attention would involve the cerebellum as well as the parietal and temporal cortex (i.e., multimodal structures; Michel, 2016).

Unexpected Aftereffects: Are They Real or Not?

A seemingly surprising significant increase in the overall percentage of correctly recalled words was observed after exposure to neutral lenses (i.e., control group). Similarly, exposure to an R-PA tended (a) to enhance the ability of the participants to recall correct words overall and (b) to emphasize the LI of the right ear.

In the literature, aftereffects on spatial attention have been observed only after exposure to an L-PA in healthy participants (Loftus, Vijayakumar, et al., 2009; for review see Michel, 2016), and after exposure to an R-PA only in brain-damaged patients (Jacquin-Courtois et al., 2013). As the dichotic listening task assesses attentional mechanisms, the lateralized effect of prism adaptation observed in the present study (i.e., asymmetrical aftereffects in favor of L-PA) is in accordance with the literature of attentional aftereffects of prism adaptation.

In the present study, exposure to an R-PA tended to increase the LI for the right ear. Considering the literature referring to tasks that are not intrinsically attentional, such as representational line-bisection tasks, a decreased LI could have been expected after

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

exposure to an R-PA, due to the presence of an REA from the pretest linked to the use of words in the dichotic listening task. However, the improvement trend observed in the present study would be difficult to explain within the framework of the literature on prism adaptation.

Another explanation for the improvement observed in the NL and R-PA groups could be that familiarization with the dichotic listening task was not long enough. Although participants performed one training block to familiarize themselves with the dichotic listening task, it is likely that they still encountered difficulties in accomplishing this task in the first blocks. One block was maybe insufficient for participants to get used to hearing two different words simultaneously and it is possible that during the first training blocks, they progressively developed more attention to the stimuli, and improved in the task by recalling more correct words. A limitation of the present study could thus be the use of only a single training block programmed at the beginning of each session (i.e., pretest and posttest). In order to avoid this effect, several training blocks should be provided to get the participants used to the dichotic listening task. The combination of the REA and the acclimatization of the participants to the dichotic listening task could account for the improvement observed in the NL and R-PA conditions. However, it is worth noting that L-PA was the only one to reach a significance threshold probably because of its aftereffects on auditory attention.

Finally, the percentage of recalled words and the overall LI seem to be the most sensitive parameters to assess the aftereffects of prism adaptation in a dichotic listening task in healthy participants. These two parameters take into account the incorrectly recalled words that could be recalled because of increased attention on the right-side following adaptation to a leftward optical deviation. These two parameters should be considered for future studies involving dichotic listening; they would be a more precise way to evaluate prism adaptation aftereffects in a dichotic listening task than a measure based on correctly recalled words only.

Conclusion

For the first time, the present study in healthy subjects extended the aftereffects of an L-PA to auditory divided attention by using a dichotic listening task. An L-PA increased auditory attention only to the right ear without decreasing the performance from the left ear. This asymmetrical aftereffect in the auditory domain provides a new argument in favor of the cross-modal influence of prism adaptation. The effect of an L-PA on dichotic listening can be explained partly by a strengthening of auditory divided attention, which enhanced the REA. Our findings give a theoretical approach to mechanisms involved in prism adaptation aftereffects in the auditory modality. Our study opens up a new avenue for using prism adaptation in the field of auditory rehabilitation requiring a modulation of auditory attention.

References

Baumann, O., & Mattingley, J. B. (2010). Scaling of neural responses to visual and auditory motion in the human cerebellum. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *30*(12), 4489–4495. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5661-09.2010

Bellmann, A., Meuli, R., & Clarke, S. (2001). Two types of auditory neglect. *Brain: A Journal of Neurology*, *124*(4), 676–687. https://doi.org/10.1093/brain/124.4.676

Berberovic, N., & Mattingley, J. B. (2003). Effects of prismatic adaptation on judgements of spatial extent in peripersonal and extrapersonal space. *Neuropsychologia*, *41*(4), 493–503. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00090-8

Bonnet, C., Poulin-Charronnat, B., Bard, P., & Michel, C. (2021). Modifying auditory perception with prisms? Aftereffects of prism adaptation on a wide auditory spectrum in musicians and nonmusicians. *Acta Psychologica*, *213*, Article 103219. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2020.103219

Bowers, D., & Heilman, K. M. (1980). Pseudoneglect: Effects of hemispace on a tactile line bisection task. *Neuropsychologia*, *18*(4–5), 491–498. https://doi.org/10.1016/0028-3932(80)90151-7

Broadbent, D. E. (1952). Listening to one of two synchronous messages. *Journal of Experimental Psychology*, *44*(1), 51–55. https://doi.org/10.1037/h0056491

Bultitude, J. H., & Woods, J. M. (2010). Adaptation to leftward-shifting prisms reduces the global processing bias of healthy individuals. *Neuropsychologia*, *48*(6), 1750–1756. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.02.024

Chapman, H. L., Eramudugolla, R., Gavrilescu, M., Strudwick, M. W., Loftus, A., Cunnington, R., & Mattingley, J. B. (2010). Neural mechanisms underlying spatial realignment during adaptation to optical wedge prisms. *Neuropsychologia*, *48*(9), 2595–2601. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.05.006

Cohen, Y. E. (2009). Multimodal activity in the parietal cortex. *Hearing Research*, *258*(1–2), 100–105. https://doi.org/10.1016/j.heares.2009.01.011

Colent, C., Pisella, L., Bernieri, C., Rode, G., & Rossetti, Y. (2000). Cognitive bias induced by visuo-motor adaptation to prisms: A simulation of unilateral neglect in normal individuals? *Neuroreport*, *11*(9), 1899–1902. https://doi.org/10.1097/00001756-200006260-00019

Corballis, P. M. (2003). Visuospatial processing and the right-hemisphere interpreter. *Brain and Cognition*, *53*(2), 171–176. https://doi.org/10.1016/S0278-2626(03)00103-9

Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(3), 201–215. https://doi.org/10.1038/nrn755

Dehaene, S., Bossini, S., & Giraux, P. (1993). The mental representation of parity and number magnitude. *Journal of Experimental Psychology: General*, *122*(3), 371–396. https://doi.org/10.1037/0096-3445.122.3.371

Faul, F., Erdfelder, E., Lang, A.-G., & Buchner, A. (2007). G*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behavior Research Methods*, *39*(2), 175–191. https://doi.org/10.3758/BF03193146

Fierro, B., Brighina, F., Oliveri, M., Piazza, A., La Bua, V., Buffa, D., & Bisiach, E. (2000). Contralateral neglect induced by right posterior parietal rTMS in healthy subjects. *Neuroreport*, *11*(7), 1519–1521. https://doi.org/10.1097/00001756-200005150-00031

Fink, G. R., Marshall, J. C., Weiss, P. H., & Zilles, K. (2001). The neural basis of vertical and horizontal line bisection judgments: An fMRI study of normal volunteers. *NeuroImage*, *14*(1 Pt. 2), S59–S67. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0819

Fortis, P., Goedert, K. M., & Barrett, A. M. (2011). Prism adaptation differently affects motor-intentional and perceptual-attentional biases in healthy individuals. *Neuropsychologia*, *49*(9), 2718–2727. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.05.020

Frassinetti, F., Magnani, B., & Oliveri, M. (2009). Prismatic lenses shift time perception. *Psychological Science*, *20*(8), 949–954. https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2009.02390.x

Gevers, W., Reynvoet, B., & Fias, W. (2003). The mental representation of ordinal sequences is spatially organized. *Cognition*, *87*(3), B87–B95. https://doi.org/10.1016/S0010-0277(02)00234-2

Girardi, M., McIntosh, R. D., Michel, C., Vallar, G., & Rossetti, Y. (2004). Sensorimotor effects on central space representation: Prism adaptation influences haptic and visual representations in normal subjects.

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

Neuropsychologia, *42*(11), 1477–1487. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.03.008

Goedert, K. M., Leblanc, A., Tsai, S.-W., & Barrett, A. M. (2010). Asymmetrical effects of adaptation to left- and right-shifting prisms depends on pre-existing attentional biases. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *16*(5), 795–804. https://doi.org/10.1017/S1355617710000597

Hall, D. A., & Plack, C. J. (2009). Pitch processing sites in the human auditory brain. *Cerebral Cortex (New York, N.Y. : 1991)*, *19*(3), 576–585. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn108

Heilman, K. M., Valenstein, E., & Watson, R. T. (2000). Neglect and related disorders. *Seminars in Neurology*, *20*(4), 463–470. https://doi.org/10.1055/s-2000-13179

Hiscock, M., Inch, R., & Kinsbourne, M. (1999). Allocation of attention in dichotic listening: Differential effects on the detection and localization of signals. *Neuropsychology*, *13*(3), 404–414. https://doi.org/10.1037/0894-4105.13.3.404

Hugdahl, K., Law, I., Kyllingsbaek, S., Brønnick, K., Gade, A., & Paulson, O. B. (2000). Effects of attention on dichotic listening: An 15O-PET study. *Human Brain Mapping*, *10*, 87–97. https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0193(200006)10:2<87::AID-HBM50>3.0.CO;2-V

Ishihara, M., Revol, P., Jacquin-Courtois, S., Mayet, R., Rode, G., Boisson, D., Farnè, A., & Rossetti, Y. (2013). Tonal cues modulate line bisection performance: Preliminary evidence for a new rehabilitation prospect? *Frontiers in Psychology*, *4*, Article 704. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00704

Jacquin-Courtois, S., O'Shea, J., Luauté, J., Pisella, L., Revol, P., Mizuno, K., Rode, G., & Rossetti, Y. (2013). Rehabilitation of spatial neglect by prism adaptation: A peculiar expansion of sensorimotor after-effects to spatial cognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *37*(4), 594–609. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.02.007

Jacquin-Courtois, S., Rode, G., Pavani, F., O'Shea, J., Giard, M. H., Boisson, D., & Rossetti, Y. (2010). Effect of prism adaptation on left dichotic listening deficit in neglect patients: Glasses to hear better? *Brain: A Journal of Neurology*, *133*(3), 895–908. https://doi.org/10.1093/brain/awp327

Jewell, G., & McCourt, M. E. (2000). Pseudoneglect: A review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia*, *38*(1), 93–110. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00045-7

Kimura, D. (1967). Functional asymmetry of the brain in dichotic listening. *Cortex*, *3*(2), 163–178. https://doi.org/10.1016/S0010-9452(67)80010-8

Kinsbourne, M. (1970). The cerebral basis of lateral asymmetries in attention. *Acta Psychologica*, *33*, 193–201. https://doi.org/10.1016/0001-6918(70)90132-0

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., & Bradshaw, J. L. (2008). Left to right: Representational biases for numbers and the effect of visuomotor adaptation. *Cognition*, *107*(3), 1048–1058. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.09.007

Loftus, A. M., Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., Chapman, H. L., & Bradshaw, J. L. (2009). Pseudoneglect for the bisection of mental number lines. *Quarterly Journal of Experimental Psychology: Human Experimental Psychology*, *62*(5), 925–945. https://doi.org/10.1080/17470210802305318

Loftus, A. M., Vijayakumar, N., & Nicholls, M. E. R. (2009). Prism adaptation overcomes pseudoneglect for the greyscales task. *Cortex*, *45*(4), 537–543. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2007.12.011

Longo, M. R., & Lourenco, S. F. (2007). Spatial attention and the mental number line: Evidence for characteristic biases and compression. *Neuropsychologia*, *45*(7), 1400–1407. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.11.002

Luauté, J., Schwartz, S., Rossetti, Y., Spiridon, M., Rode, G., Boisson, D., & Vuilleumier, P. (2009). Dynamic changes in brain activity during prism adaptation. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *29*(1), 169–178. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3054-08.2009

Magnani, B., Caltagirone, C., & Oliveri, M. (2014). Prismatic adaptation as a novel tool to directionally modulate motor cortex excitability: Evidence from paired-pulse TMS. *Brain Stimulation*, *7*(4), 573–579. https://doi.org/10.1016/j.brs.2014.03.005

Magnani, B., Musetti, A., & Frassinetti, F. (2020). Spatial attention and representation of time intervals in childhood. *Scientific Reports*, *10*(1), Article 14960. https://doi.org/10.1038/s41598-020-71541-6

Magnani, B., Pavani, F., & Frassinetti, F. (2012). Changing auditory time with prismatic goggles. *Cognition*, *125*(2), 233–243. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2012.07.001

McCourt, M. E., & Jewell, G. (1999). Visuospatial attention in line bisection: Stimulus modulation of pseudoneglect. *Neuropsychologia*, *37*(7), 843–855. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(98)00140-7

Michel, C. (2006). Simulating unilateral neglect in normals: Myth or reality? *Restorative Neurology and Neuroscience*, *24*(4–6), 419–430.

Michel, C. (2016). Beyond the sensorimotor plasticity: Cognitive expansion of prism adaptation in healthy individuals. *Frontiers in Psychology*, *6*, Article 1979. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01979

Michel, C., Bonnet, C., Podor, B., Bard, P., & Poulin-Charronnat, B. (2019). Wearing prisms to hear differently: After-effects of prism adaptation on auditory perception. *Cortex*, *115*, 123–132. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.01.015

Michel, C., Pisella, L., Halligan, P. W., Luauté, J., Rode, G., Boisson, D., & Rossetti, Y. (2003). Simulating unilateral neglect in normals using prism adaptation: Implications for theory. *Neuropsychologia*, *41*(1), 25–39. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00135-5

Michel, C., Rossetti, Y., Rode, G., & Tilikete, C. (2003). After-effects of visuo-manual adaptation to prisms on body posture in normal subjects. *Experimental Brain Research*, *148*(2), 219–226. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1294-3

Michel, F., Mauguiere, F., & Duquesnel, J. (1986). Listening with one or two hemispheres: Verbal dichotic testing after intracarotid barbiturate injection. *Neuropsychologia*, *24*(2), 271–276. https://doi.org/10.1016/0028-3932(86)90060-6

Milner, A. D., Brechmann, M., & Pagliarini, L. (1992). To halve and to halve not: An analysis of line bisection judgements in normal subjects. *Neuropsychologia*, *30*(6), 515–526. https://doi.org/10.1016/0028-3932(92)90055-Q

New, B., Pallier, C., Ferrand, L., & Matos, R. (2001). Une base de données lexicales du français contemporain sur internet: LEXIQUE. *L'Année Psychologique*, *101*(3), 447–462. https://doi.org/10.3406/psy.2001.1341

Nicholls, M. E. R., Kamer, A., & Loftus, A. M. (2008). Pseudoneglect for mental alphabet lines is affected by prismatic adaptation. *Experimental Brain Research*, *191*(1), 109–115. https://doi.org/10.1007/s00221-008-1502-x

Nicholls, M. E. R., & Loftus, A. M. (2007). Pseudoneglect and neglect for mental alphabet lines. *Brain Research*, *1152*(1), 130–138. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2007.03.036

Panico, F., Rossetti, Y., & Trojano, L. (2020). On the mechanisms underlying Prism Adaptation: A review of neuro-imaging and neuro-stimulation studies. *Cortex*, *123*, 57–71. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.10.003

Petacchi, A., Laird, A. R., Fox, P. T., & Bower, J. M. (2005). Cerebellum and auditory function: An ALE meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Human Brain Mapping*, *25*(1), 118–128. https://doi.org/10.1002/hbm.20137

Redding, G. M., & Wallace, B. (1997). Prism adaptation during target pointing from visible and nonvisible starting locations. *Journal of Motor Behavior*, *29*(2), 119–130. https://doi.org/10.1080/00222899709600827

Revol, P., Touil, N., Havé, L., Rode, G., Jacquin-Courtois, S., & Rossetti, Y. (2020). Prisms adaptation improves haptic object discrimination in hemispatial neglect. *Cortex*, *123*, 152–161. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.10.004

Rode, G., Rossetti, Y., Li, L., & Boisson, D. (1998). Improvement of mental imagery after prism exposure in neglect: A case study. *Behavioural Neurology*, *11*(4), 251–258. https://doi.org/10.1155/1999/797425

Ronga, I., Sarasso, P., Fossataro, C., Salatino, A., Garbarini, F., Ricci, R., & Neppi-Modona, M. (2018). Everything is illuminated: Prismatic adaptation lowers visual detection threshold in normal subjects. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *44*(10), 1619–1628. https://doi.org/10.1037/xhp0000559

Rossetti, Y., & Rode, G. (2002). Reducing spatial neglect by visual and other sensory manipulations: Non-cognitive (physiological) routes to the rehabilitation of a cognitive disorder. In H. Karnath, A. Milner, & G. Vallar (Eds.), *The cognitive and neural bases of spatial neglect* (pp. 375–396). https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198508335.003.0027

Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Farné, A., Li, L., Boisson, D., & Perenin, M. T. (1998). Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. *Nature*, *395*(6698), 166–169. https://doi.org/10.1038/25988

Rusconi, E., Kwan, B., Giordano, B. L., Umiltà, C., & Butterworth, B. (2006). Spatial representation of pitch height: The SMARC effect. *Cognition*, *99*(2), 113–129. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2005.01.004

Schintu, S., Patané, I., Caldano, M., Salemme, R., Reilly, K. T., Pisella, L., & Farnè, A. (2017). The asymmetrical effect of leftward and rightward prisms on intact visuospatial cognition. *Cortex*, *97*, 23–31. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.09.015

Stein, B. E., & Stanford, T. R. (2008). Multisensory integration: Current issues from the perspective of the single neuron. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(4), 255–266. https://doi.org/10.1038/nrn2331

Stratton, G. (1896). Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image. *Psychological Review*, *3*(6), 611–617. https://doi.org/10.1037/h0072918

Striemer, C. L., & Danckert, J. (2010). Dissociating perceptual and motor effects of prism adaptation in neglect. *Neuroreport*, *21*(6), 436–441. https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e328338592f

Tissieres, I., Elamly, M., Clarke, S., & Crottaz-Herbette, S. (2017). For better or worse: The effect of prismatic adaptation on auditory neglect. *Neural Plasticity*, *2017*, Article 8721240. https://doi.org/10.1155/2017/8721240

Tissieres, I., Fornari, E., Clarke, S., & Crottaz-Herbette, S. (2018). Supramodal effect of rightward prismatic adaptation on spatial representations within the ventral attentional system. *Brain Structure & Function*, *223*(3), 1459–1471. https://doi.org/10.1007/s00429-017-1572-2

Westerhausen, R., & Kompus, K. (2018). How to get a left-ear advantage: A technical review of assessing brain asymmetry with dichotic listening. *Scandinavian Journal of Psychology*, *59*(1), 66–73. https://doi.org/10.1111/sjop.12408

Zago, L., Petit, L., Jobard, G., Hay, J., Mazoyer, B., Tzourio-Mazoyer, N., Karnath, H.-O., & Mellet, E. (2017). Pseudoneglect in line bisection judgement is associated with a modulation of right hemispheric spatial attention dominance in right-handers. *Neuropsychologia*, *94*, 75–83. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.11.024

Received December 2, 2020
Revision received August 10, 2021
Accepted August 11, 2021 ■

This document is copyrighted by the American Psychological Association or one of its allied publishers.
This article is intended solely for the personal use of the individual user and is not to be disseminated broadly.

Résumé

La plasticité sensorimotrice se définit comme notre capacité à produire une réponse motrice appropriée face à des modifications corporelles ou environnementales. Le paradigme expérimental classique pour l'étudier est l'adaptation prismatique qui consiste à pointer des cibles visuelles en portant des lunettes prismatiques qui dévient le champ visuel latéralement ou verticalement. Ses effets consécutifs ne sont pas restreints au comportement sensorimoteur et s'étendent à d'autres modalités sensorielles non-sollicitées lors de l'exposition, comme l'audition. Il existe une représentation mentale de la fréquence auditive au sein de laquelle les basses fréquences (i.e., sons graves) sont associées avec l'espace gauche et les hautes fréquences (i.e., sons aigus) avec l'espace droit. Le premier objectif de ce travail de thèse est d'étudier l'organisation de la représentation mentale de la hauteur des sons et sa modulation par l'adaptation prismatique latérale et verticale. Le second objectif est de s'intéresser aux effets de l'adaptation prismatique latérale sur l'attention divisée auditive chez des individus sains. Enfin, le troisième et dernier objectif a une portée clinique et vise à tester les effets de l'adaptation prismatique sur la perception d'un acouphène unilatéral.

Indépendamment de l'expertise musicale, la première étude a mis en évidence l'existence d'une pseudonégligence auditive orientée vers les basses fréquences au sein d'un spectre auditif élargi. Ce biais initial est décalé vers les hautes fréquences après adaptation prismatique de déviation gauche. La seconde étude s'est intéressée à l'adaptation prismatique verticale. Nous avons montré les premiers effets sensorimoteurs après adaptation verticale aux deux déviations optiques, ainsi que la première modulation du biais de pseudonégligence auditive après adaptation prismatique de déviation vers le bas. Dans la troisième étude, nous avons observé de nouveaux résultats avec des effets de l'adaptation prismatique de déviation gauche sur l'attention divisée auditive chez des individus sains. La quatrième et dernière investigation était une étude de cas qui a fourni des résultats préliminaires et prometteurs sur la modulation de la perception de l'acouphène unilatéral après adaptation prismatique latérale. Les résultats innovants de ces travaux de thèse témoignent des effets intermodaux de l'adaptation prismatique et plus particulièrement dans le domaine de l'audition. L'exposition aux prismes engendre des modifications dans la perception de la hauteur des sons et l'orientation de l'attention auditive. De plus, même si des études complémentaires sont nécessaires, la modulation de la perception de l'acouphène après adaptation prismatique ouvre de nouvelles voies de recherches thérapeutiques.

Mots-clés : Adaptation prismatique ; Perception auditive ; Effets consécutifs intermodaux ; Acouphène ; Attention auditive ; Hauteur des sons

Abstract

Sensorimotor plasticity is defined as the ability to produce an appropriate motor response face to environmental or bodily changes. The classical experimental paradigm to study sensorimotor plasticity is prism adaptation, which consists of pointing to visual targets while wearing prisms that shift the visual field laterally or vertically. Its aftereffects are not restricted to sensorimotor behavior but extend to sensorial modalities not directly involved during prism exposition, such as audition. There exists a mental representation of auditory frequencies in which low auditory frequencies are associated with the left part of space and high auditory frequencies with the right part of space. The first aim of the present thesis work is to study the organization of this mental representation and its modulation after lateral and vertical prism adaptation. The second objective is to explore aftereffects of lateral prism adaptation in auditory divided attention in healthy people. Finally, the third and last purpose, is a clinical one, which aims as assessing aftereffects of prism adaptation on the perception of unilateral tinnitus perception.

Regardless the musical expertise, the first study showed the existence of an auditory pseudoneglect directed toward low auditory frequencies within a large auditory spectrum. This initial bias is shifted toward high auditory frequencies after prism adaptation to a leftward optical deviation. The second study investigated the vertical prism adaptation. We showed the first sensorimotor aftereffects after vertical adaptation to both optical deviations, as well as the first modulation of the auditory pseudoneglect after prism adaptation to a downward optical deviation. In the third study, we observed new results with aftereffects of prism adaptation to a leftward optical deviation on auditory divided attention in healthy individuals. Finally, the fourth investigation was a case study which provided preliminary and promising results on the modulation of unilateral tinnitus perception after lateral prism adaptation. Overall, the results of this thesis work testify to crossmodal aftereffects of prism adaptation, specifically in the auditory field. Prism exposure produces changes in pitch perception and auditory attention orientation. Furthermore, although further studies are needed, the observed modulation of tinnitus perception after prism adaptation opens new therapeutic research avenues.

Keywords: Prism adaptation; Auditory perception; Crossmodal aftereffects; Tinnitus; Auditory attention; Pitch

Université Bourgogne Franche-Comté
32, avenue de l'Observatoire
25000 Besançon